

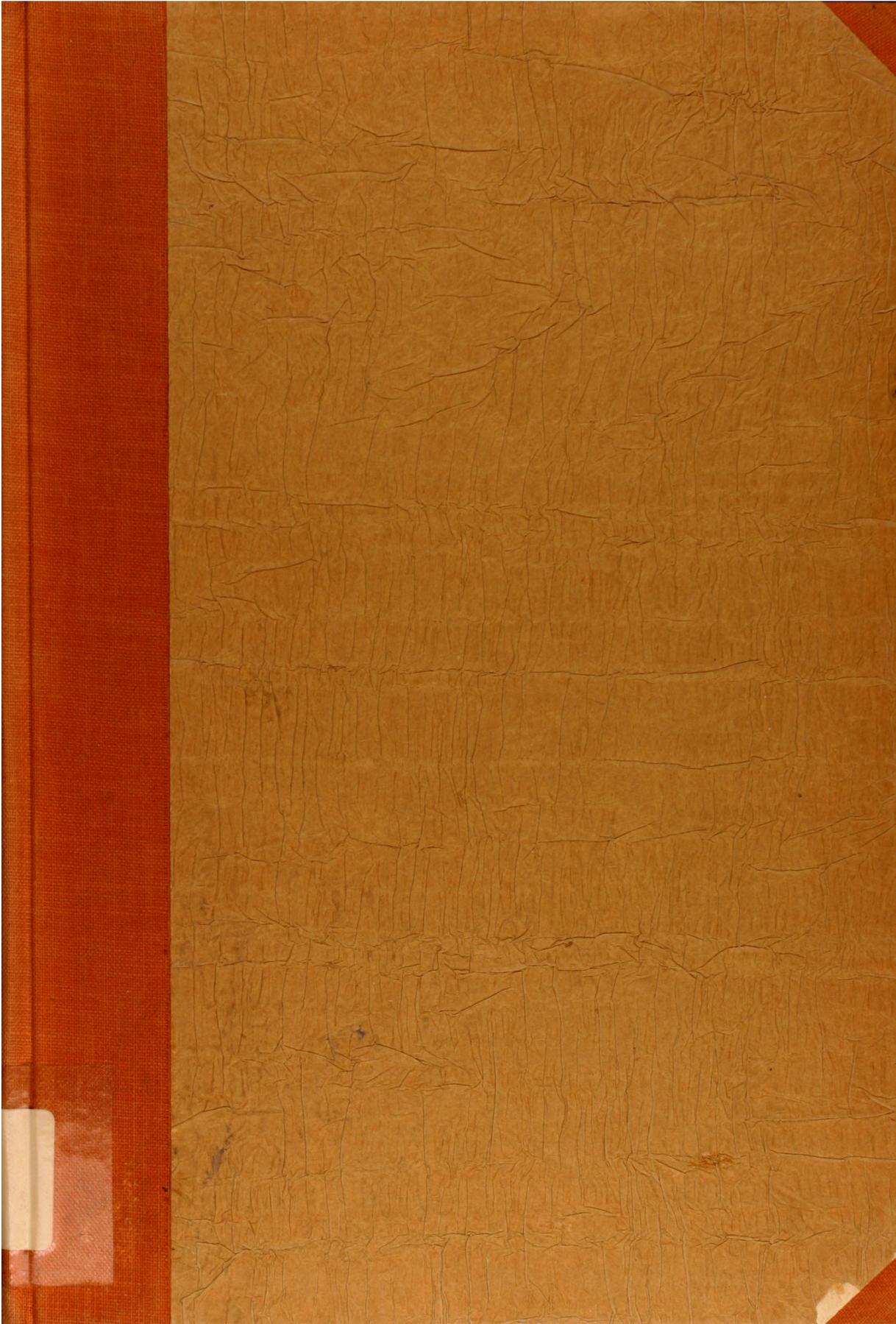
- Digitalisierte Fassung im Format PDF -

Pluripotenzerscheinungen

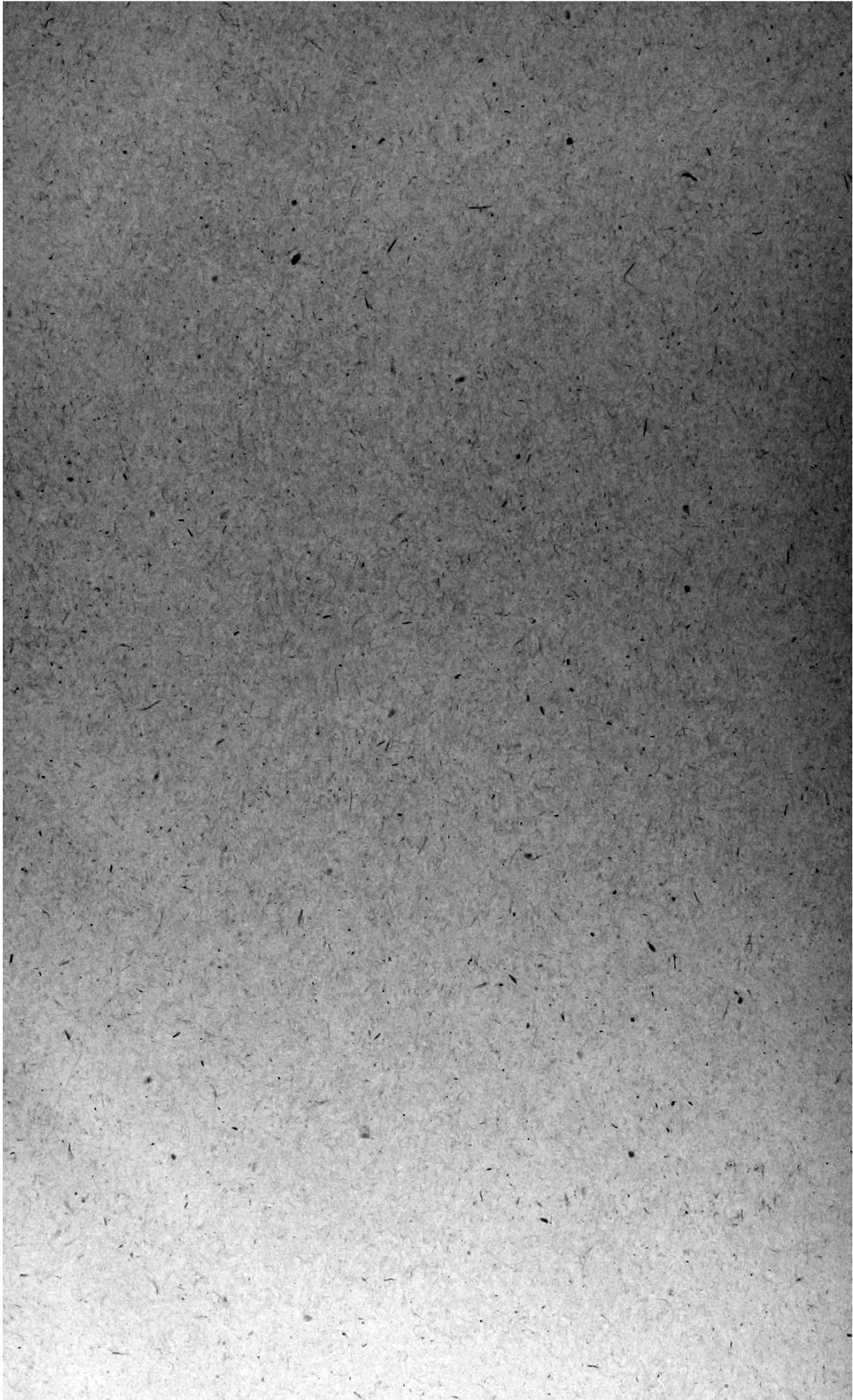
Valentin Haecker

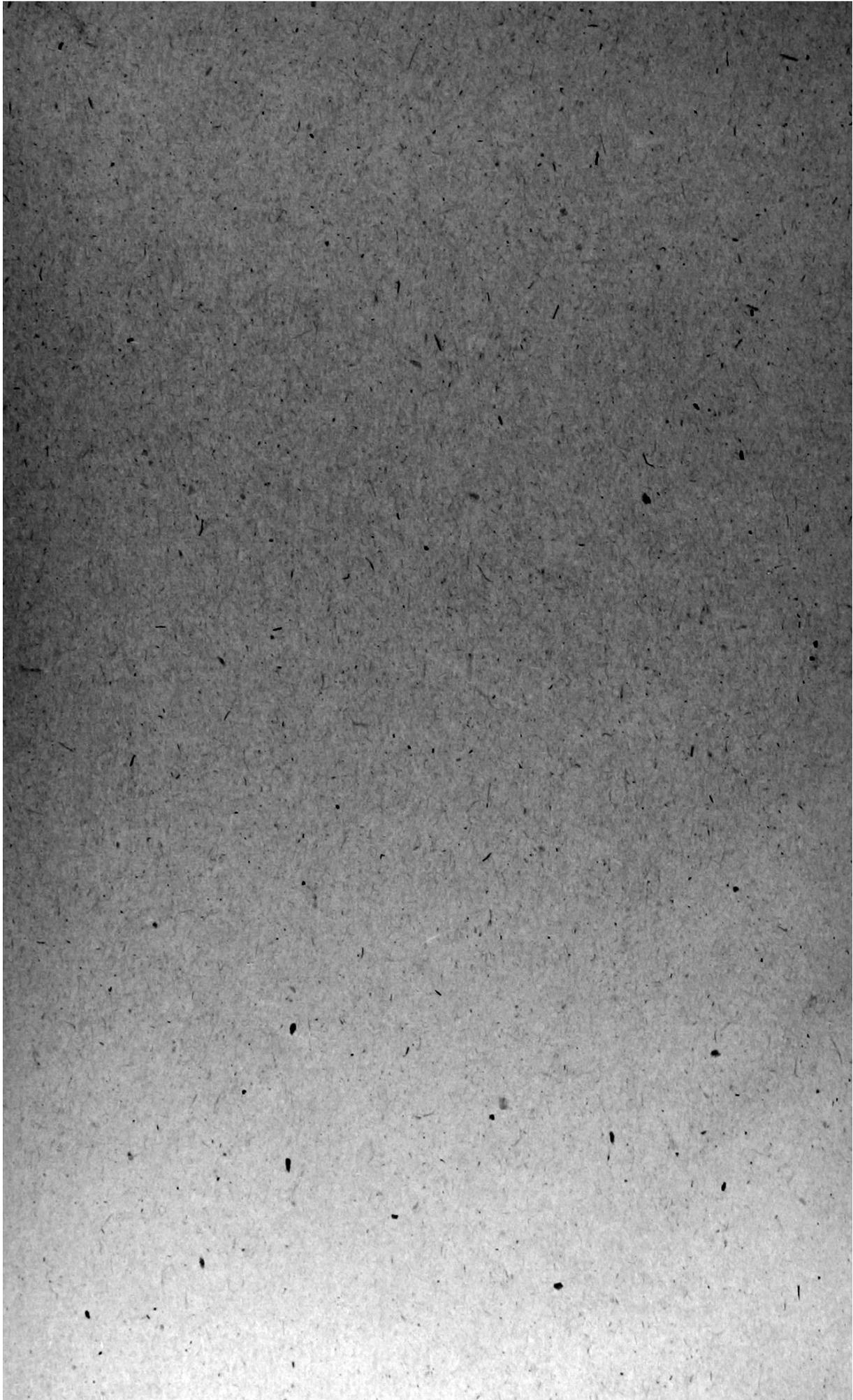
Die Digitalisierung dieses Werkes erfolgte im Rahmen des Projektes BioLib (www.BioLib.de).

Die Bilddateien wurden im Rahmen des Projektes Virtuelle Fachbibliothek Biologie (ViFaBio) durch die [Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg \(Frankfurt am Main\)](http://Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg (Frankfurt am Main)) in das Format PDF überführt, archiviert und zugänglich gemacht.



GN34





Gen. 26



1929/135

Pluripotenzerscheinungen

Synthetische Beiträge zur Vererbungs-
und Abstammungslehre

Von

Valentin Haecker

Halle a. S.

Mit 26 Abbildungen im Text



Jena

Verlag von Gustav Fischer

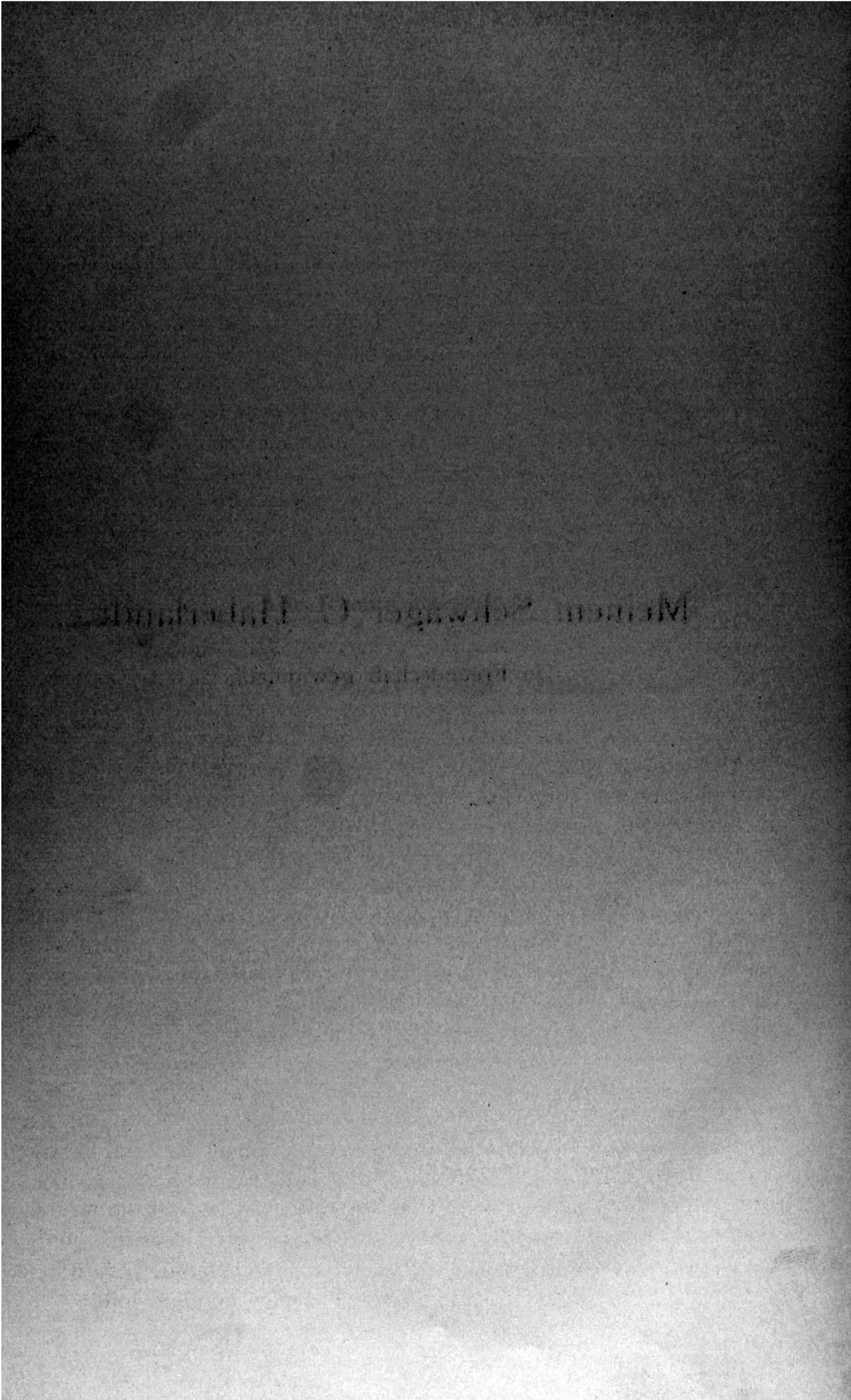
1925

Alle Rechte vorbehalten.

Copyright 1925 by Gustav Fischer, Publisher, Jena.

Meinem Schwager G. Haberlandt

in Freundschaft gewidmet.



Vorwort.

Seit in der biologischen Wissenschaft die Ansichten über den Erkenntniswert der theoretischen Forschung und über ihre Grenzen eine größere Klärung erfuhren, haben Perioden, in denen die Zusammenfassung der Ergebnisse und die Verbindung der Einzelgebiete stärker in den Vordergrund rückte, mit solchen gewechselt, in welchen die Spezialforschung, befruchtet und getragen durch die herrschende Theorie, mit verfeinerten Methoden und unter Überwindung immer größerer technischer Schwierigkeiten sich ihren Weg vorwärts bahnte. Die Jahre nach dem Erscheinen der „Entstehung der Arten“, die Mitte der 80er Jahre des letzten und dann wieder der Anfang des neuen Jahrhunderts sind Perioden der ersteren Art gewesen. Aber auch in den Zwischenzeiten ist natürlich die Freude an gedanklichen Verknüpfungen nicht ausgestorben und das Gefühl, daß schließlich doch nicht das Sammeln von Tatsachen, sondern ihre gegenseitige Verbindung und ihre Einreihung in immer weitere Zusammenhänge das letzte Ziel aller Forschung darstellt, ist auch in der Biologie immer stärker durchgedrungen. Heute, seit einer längeren Reihe von Jahren, befinden wir uns zweifellos auf biologischem Gebiete in einer Periode der Spezialforschung: die Beschäftigung mit einzelnen Spezialproblemen, von denen einige Jahrzehnte hindurch immer wieder aufgenommen wurden, und die Freude an den Schönheiten und Feinheiten der Spezialmethodik sind fast überall in den Vordergrund gerückt, während das Interesse an weitergehenden synthetischen Verknüpfungen (man denke an die heutige verhältnismäßig geringe Bewertung des Deszendenzgedankens!) mehr zurücktritt und der Drang zur Verbindung und Zusammenfassung hauptsächlich in wertvollen, umfangreichen Werken kompilatorischen Charakters zum Vorschein kommt.

Bei diesem mehrmaligen Wechsel in der Gesamtrichtung biologischer Forschung sind ihre einzelnen Hauptgebiete nicht immer in gleicher Weise beteiligt gewesen. So sind in der dritten der oben genannten theoretisch orientierten Perioden durch die „Mutationstheorie“ und die „Reinelinientheorie“ Erbllichkeitsforschung und Abstammungslehre aufs innigste miteinander verknüpft worden, während in der „Chromosomentheorie der Vererbung“ die Erbllichkeitsforschung und die Cytologie in scheinbar endgültiger Weise zu einer Einheit verbunden wurden. Dagegen mußte die

Entwicklungsgeschichte, die in früheren Perioden bei der Aufstellung des „biogenetischen Grundgesetzes“ und bei der Begründung der „Keimplasmatheorie“ eine mehr zentrale Stellung einnahm, längere Zeit beiseite stehen. Auch heute sind unsere entwicklungsphysiologischen, zellgeschichtlichen und kolloidchemischen Kenntnisse noch nicht weit genug vorgeschritten, um die vollständige Durchdringung der Vererbungs- und Abstammungslehre mit den Ergebnissen und Vorstellungen entwicklungsgeschichtlicher Forschung zu vollziehen, und eine neue theoretisch-produktive Periode scheint noch nicht vor der Türe zu stehen. Aber das schließt nicht die Möglichkeit und das Bedürfnis aus, schon jetzt auch in dieser Richtung da und dort vorzufühlen und den Boden für eine endgültige Synthese der genannten Wissensgebiete vorzubereiten. Wie meine und meiner Schüler phänogenetische Untersuchungen, so soll auch die vorliegende Schrift einen Versuch in dieser Richtung bedeuten.

Es sind im folgenden an verschiedenen Stellen gegen neuere vererbungstheoretische Anschauungen Einwände erhoben worden, und es könnte daher der eine oder der andere Leser den Eindruck gewonnen haben, daß dieser Aufsatz eine Art Kampfschrift darstelle und sein eigentlicher Zweck die Kritisierung moderner Vererbungslehren sein soll. Demgegenüber scheint es mir aber angezeigt, zu betonen, daß diese Mitteilungen einen ganz anderen Ursprung haben. Eigene Beobachtungen auf sehr verschiedenartigen Arbeitsgebieten haben mich zu wiederholten Malen zu Vorstellungen geführt, die sich mit dem Pluripotenzbegriff aufs engste berühren, und erst, nachdem der Eindruck gewonnen war, daß diese Vorstellungen sich zwanglos zusammenschließen und daß sie möglicherweise eine etwas größere Tragweite haben könnten, hat die Berührung und auch der Konflikt mit einigen scheinbar gut fundierten modernen Theorien stattgefunden. Und nur weil sich die Möglichkeit eröffnete, statt bloß negative Kritik auszuüben, dem Inhalt jener Theorien einige neue Gedankenverbindungen gegenüberzustellen, ist auf Gebiete eingegangen worden, deren ausführliche kritische Besprechung einen sehr viel größeren Raum beansprucht hätte, wenn sie Hauptaufgabe der Arbeit gewesen wäre.

Ich möchte dieses Vorwort nicht schließen, ohne auch hier meinem hochgeehrten Verleger, Herrn Dr. Gustav Fischer, für sein weitgehendes Entgegenkommen meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.
Halle, Februar 1925.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
1. Kapitel: Begriffsbestimmung	I
2. Kapitel: Begründung der Pluripotenzhypothese	5
Radiolarien. Axolotl. Parallelvariationen.	
3. Kapitel: Erweiterung des Pluripotenzbegriffes	11
Entwicklungsmechanische und entwicklungspathologische Vorkommnisse. Äquipotenz der Furchungszellen. Umdifferenzierung von Epithelien. Ektopien. Spontan entstehende überzählige Bildungen (Progonome). Heteromorphosen. Petaloidie. Gemeinsames bei all diesen Erscheinungen. Kriterium für die Anwendbarkeit des Pluripotenzbegriffes. Goethes Metamorphosenlehre.	
4. Kapitel: Eine zweite Möglichkeit der Begriffserweiterung	23
Übergänge zwischen Rassen- u. Artmerkmalen (Transversionen). Parallelbildungen höherer Ordnung von ausgesprochen adaptivem Charakter (Cychrisation, Zeichnung und Schwanzbildungen der Schmetterlinge, blaue Farbe der Vogelfedern). Paläontologisch-stammesgeschichtliche Probleme (Parallelbildungen bei niederen Fischen). Phänogenetische Betrachtung der Parallelbildungen höherer Ordnung.	
5. Kapitel: Artplasma-Umstimmung	49
Begriff der Umstimmung. Temperaturaberrationen der Schmetterlinge. Gallenbildungen. Umstimmung bei Transplantationen.	
6. Kapitel: Geschlechtsumstimmung	60
Umstimmung der Geschlechtscharaktere auf hormonalem Wege. Schwierigkeiten für die Hormonhypothese (Halbseitenzwitter). Genotypische Zusammenhänge zwischen primären und sekundären Geschlechtscharakteren. Vergleich der Zwitterbildungen mit Knospenvariationen. Umstimmungserscheinungen bei Knospenvariationen und Mosaikzwitterbildungen.	
7. Kapitel: Bedeutung des Pluripotenzbegriffes für die Frage der Vererbung erworbener Eigenschaften	82
Abgrenzung des Lamarckschen Problems. Die angenommenen Beweise einer somatischen Induktion. Schwierigkeiten für den Lamarckismus. Einführung des Pluripotenzbegriffes. Theoretische Möglichkeit einer somatischen Induktion. Pluripotenztheoretische Erklärung der indirekten Parallelinduktion. Nochmals die Tem-	

	Seite
peraturaberrationen (Zurückdifferenzierungen und Weckung genereller Potenzen). Fakultativ-identische Scheinvererbung, Blastophthorie.	
8. Kapitel: Virtuelle Potenzen und Habitusformen	102
Korrelative und konnektive Zusammenhänge der pluripotentiiell bedingten Merkmale. Große Konstitutionen oder Habitusformen. Kleine Konstitutionen oder Habitusformen (Habitus albinoticus, Mongolismus, zoologische Vorkommnisse). Fakultative Merkmalsverbindungen (Extremitätenanomalien). Gemeinschaftliche genetische Grundlagen, Labilitäts- und Idiostatushypothese.	
9. Kapitel: Anwendung des Habitusbegriffes auf das Drosophila-Problem	118
Faktorenaustausch und Koppelungsgruppen bei Drosophila. Übereinstimmung zwischen den Mutationen von Drosophila und den menschlichen Extremitätenanomalien. Anwendung des Habitusbegriffes. Zwischenbemerkungen über Chromosomendifferenzierung (funktionelle Verschiedenheit der Chromosomen, Phylogenie des Chromosomen-Mechanismus, poly-, poikilo- u. oligochromosomale Organismen, entwicklungsgeschichtliche Bedeutung der Differenzierung, Geschlechtschromosomen). Idiostatus, Chromosomendifferenzierung und Koppelungsgruppen.	
10. Kapitel: Bedeutung des Pluripotenz- u. Umstimmungsbegriffes für die Frage der Anlagenspaltung: a) Unreine Spaltung und Kreuzungslabilität	140
11. Kapitel: Bedeutung des Pluripotenz- u. Umstimmungsbegriffes für die Frage der Anlagenspaltung: b) Die crossing-over-Erscheinungen	150
Die beiden Grundvoraussetzungen Morgans. Die angenommene cytologische Basis der crossing-over-Erscheinungen (Überkreuzungsfiguren). Logisch-methodologische Einwände.	
12. Kapitel: Bedeutung des Pluripotenz- u. Umstimmungsbegriffes für die Frage der Anlagenspaltung: c) Physiologische Erklärungsversuche	168
Frühere Vergleiche mit umkehrbaren Reaktionen (Renner). Frühere Bedenken bezüglich der linearen Anordnung der Gene (Castle). Cytologische und pluripotenztheoretische Ausgangspunkte einer chemisch-physiologischen Hypothese (ursprüngliche Bedeutung der Chromosomendifferenzierung, s. Kap. 9; Zeitpunkt der gegenseitigen Beeinflussung der elterlichen Keimplasmen; ein- und wechselseitige Beeinflussung; physiologische Reaktionen höherer Ordnung; Erklärung der regelmäßigen Häufigkeitsverhältnisse; crossing-over-Erscheinungen bei zwei und drei Genpaaren; menschliche Komplexion). Mögliche Einwürfe gegen die Umstimmungshypothese. Nachteile und Vorteile der Umstimmungshypothese.	
Autoren- und Sachregister	206

1. Kapitel.

Begriffsbestimmung.

Man spricht auch in der Biologie öfters von Anschauungen und Begriffen, die gewissermaßen längere Zeit in der Luft gelegen haben, ehe sie anläßlich einer bestimmten Beobachtung oder im Verlauf einer theoretischen Erörterung ihre Formulierung fanden. Es darf wohl mit Sicherheit angenommen werden, daß auch die Zusammenhänge, von denen in dieser Schrift gesprochen werden soll, wenigstens zu einem Teil vielen neueren Biologen vorgeschwebt haben, und daß speziell das Gefühl dafür weit verbreitet war, daß zwischen den im Fluß befindlichen Vorstellungen über Atavismus, Latenz, Kryptomerie, Rezessivität einerseits und den von entwicklungsphysiologischer Seite geprägten Begriffen Äquipotenz, Omnipotenz, Totipotenz andererseits Beziehungen bestehen, die einer schärferen begrifflichen Fassung noch harren. Auch die neue Wortbildung Pluripotenz, welche diese Beziehungen zum Ausdruck bringen soll, schloß sich fast zwangsläufig an die gegebenen Termini an und ist daher auch, nachdem sie einmal eingeführt war, von einer größeren Anzahl von biologischen Autoren angenommen und ohne weiteres, wenn auch nicht immer im gleichen Sinne benützt worden.

Unter Pluripotenz im engeren (stammesgeschichtlichen) Sinne möchte ich verstehen die in jedem Organismus — nicht bloß in der Art und Rasse, sondern in jedem individuellen Keim und in den embryonal gebliebenen Zellen jedes einzelnen Individuums — vorhandene virtuelle Fähigkeit, unter besonderen Bedingungen bestimmte, vom Typus abweichende Entwicklungsrichtungen einzuschlagen¹⁾ Pluripotenz

1) Einzelfragen III, Zeitschr. ind. Abst. 11, 1913, S. 8; Über Gedächtnis, Vererb. u. Pluripotenz, Jena 1913, S. 25, 40, sowie Kap. 3, S. 63 ff., 76 ff.; Entwicklungsgeschichtl. Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik),

ist also das Vorhandensein einer größeren, aber nicht unbegrenzten¹⁾ Zahl von Potenzen oder Entwicklungsmöglichkeiten als ein normaler, in der stofflichen, strukturellen Beschaffenheit des Artplasmas begründeter, aber größtenteils vielen Spezies gemeinsamer Besitz. Unter Artplasma ist dabei die Vererbungssubstanz im weitesten Sinne zu verstehen, während Keimplasma im wesentlichen die Kernsubstanz der Keimzellen und Keimbahnzellen bedeuten soll (s. 5. Kap.).

Das nächstliegende Korrelat der Pluripotenz ist die Paripotenz²⁾. Da nämlich für einen großen Teil der virtuellen Potenzen einer Art gezeigt werden kann, daß sie auch bei sämtlichen Arten des engeren oder weiteren Verwandtschaftskreises, allerdings in einer von Spezies zu Spezies wechselnden Häufigkeit, in Form von Parallelvariationen manifest werden können, so kann folgendes gesagt werden: wie eine einzelne Art z. B. auf dem Gebiet des Pigmentchemismus pluripotent erscheint und eine größere Anzahl von Entwicklungsmöglichkeiten besitzt, so ist umgekehrt ein größerer oder kleinerer Kreis von verwandten Arten in bezug auf jede einzelne dieser Potenzen paripotent.

Die physiologische Wurzel der Pluripotenzerscheinungen liegt in allen Fällen in der Fähigkeit des Artplasmas, aus einem Gleichgewichtszustand in einen anderen überzuspringen oder überzugleiten. Findet diese Gleichgewichtsveränderung in den Keimzellen statt, so entstehen erbliche Variationen vorwiegend mutativen Charakters (keimplasmatische Pluripotenz), erfolgt sie während der Ontogenese in embryonal gebliebenen Geweben oder Organanlagen (z. B. Haar- oder Federkeimen), so sieht man den Organismus abweichende Entwicklungsrichtungen einschlagen, die zum Teil identisch mit den durch Gleichgewichtsänderung des Keimzellplasmas bedingten sind (somatische Pluripotenz). Besondere Fälle sind die Umstimmung

Jena 1918, Kap. 25, besonders S. 318 ff. Eine selbständige, inhaltlich aber vollkommen mit der obigen Definition sich deckende Fassung des Pluripotenzbegriffes hat G. Sommer (Naturw. Wochenschr. 14, 1915, S. 454) gegeben.

1) Vgl. dagegen O. Jackmann, Über die Vorstellbarkeit der direkt bewirkten Anpassungen usw. Vorträge u. Aufsätze über Entwicklungsmechanik, Heft 28, Berlin (Springer) 1922, S. 82.

2) Haecker, Einige Aufgaben der Phänogenetik. *Studia Mendeliana* Brünn 1923; Aufg. u. Erg. der Phän. *Bibliographia Genetica* 1, s'-Gravenhage 1925.

des „typischen“, artmäßigen, verhältnismäßig stabilen Gleichgewichtszustandes (z) in andere, rassenmäßig auftretende, nur in wenigen Punkten verschiedene, weniger stabile Gleichgewichtszustände (z' , z'' , z), und andererseits die nur selten vorkommende Reversion eines der letzteren in den typischen Zustand.

Wie erwähnt, kann sich die Pluripotenz im Auftreten sowohl von Keimesvariationen als auch von Somavariationen äußern. Soweit es sich um euryëdrische Eigenschaften handelt, d. h. um solche, die sich auf sämtliche oder wenigstens auf sehr zahlreiche Körperzellen erstrecken, sind theoretisch alle Übergänge möglich zwischen wirklichen erblichen Keimesvariationen und nicht-erblichen Somavariationen. So wäre es z. B. möglich, daß die einer bestimmten Wuchsform zugrunde liegende Änderung der Chromosomenzahl oder eine Abänderung des Zellchemismus, die zu Stoffwechselanomalien oder Farbvariationen führt, schon in den Gameten gegeben ist, aber ebensogut könnte sie auch durch äußere Reize erst im befruchteten Keim, in irgendeinem Furchungsstadium oder in embryonal gebliebenen Zellen späterer Entwicklungsperioden hervorgerufen werden. Solange überhaupt nicht-differenziertes Zellmaterial vorhanden ist, wird eine Umstimmung des Artplasmas, eine Weckung virtueller Potenzen möglich sein, und sofern nur Keimbahnzellen davon betroffen werden, werden die manifestierten Eigenschaften auch einen erblichen Charakter haben können¹⁾.

Pluripotenz und virtuelle Potenzen sind Qualitäten, die dem Artplasma in ihrer Gesamtzahl jederzeit zukommen, d. h. jede einzelne Potenz ist virtuell vorhanden, auch ehe diejenigen Zustandsänderungen des Artplasmas und diejenigen Verschiebungen des Entwicklungsmechanismus eintreten, auf Grund deren sie tatsächlich manifest wird. Sie unterscheiden sich dadurch von den latenten, kryptomeren und rezessiven Anlagen, welche wir irgendeinem Keim oder Organismus nur dann zuschreiben, wenn in einem Teil des Artplasmas eine entsprechende Abänderung als bereits gegeben anzunehmen ist (s. auch 6. Kap.).

Um sich die Fähigkeit des Artplasmas zur Umstimmung und die Wirkung der Plasmaumstimmung auf die äußeren Eigenschaften in vorläufiger Weise zu versinnlichen, kann man sich denken, daß die den einzelnen virtuellen Potenzen entsprechenden Entwicklungsverläufe und Entwicklungsprodukte durch die chemi-

1) Aufg. u. Erg., 1924, S. 108.

schen Grundeigenschaften des Artplasmas bedingt sind, wie die verschiedenen Wachstumsformen der Schneekristalle zwar abhängig vom Medium, aber in letzter Linie doch durch die Grundeigenschaften der Verbindung H_2O bestimmt sind, oder wie bei hochatomigen Estern oder aromatischen Körpern der Benzolgruppe die Eigenschaften der ganzen Verbindung (Geruch, optisches Verhalten, Reaktionsweise u. a.) abgeändert werden, wenn ein einziges Radikal durch ein anderes substituiert oder auch schon, wenn ein Radikal aus der Ortho- in Meta- oder Parastellung verlagert wird. Will man sich im besonderen ein Bild davon machen, wie durch Weckung einer virtuellen Potenz nur einzelne Eigenschaften des Organismus abgeändert werden können, so mag man sich daran erinnern, daß die optisch-aktiven Modifikationen (Antipoden) asymmetrischer Verbindungen nur in bezug auf die Kristallform und die Drehung der Polarisationssebene, nicht aber in bezug auf andere physikalische Eigenschaften (Raumerfüllung, Löslichkeit, thermisches und elektrisches Verhalten) ungleich sind¹⁾.

1) Vgl. H. Kauffmann, Beziehungen zwischen physikalischen Eigenschaften und chemischer Konstitution, Stuttgart 1920.

2. Kapitel.

Begründung der Pluripotenzhypothese.

Der erste Anstoß zur Beschäftigung mit den Pluripotenzerscheinungen ergab sich für mich bei der Untersuchung abnormer Radiolarienskelette, wie sie von der „Valdivia“ besonders in Mischwasser- und extremen Kaltwassergebieten¹⁾ in großer Anzahl zutage gefördert worden waren.

Es fanden sich unter anderem Skelette, welche an einzelnen Stellen ein aberratives Übergreifen oder Überspringen (Transversieren) einer Spezies auf die normalen Formverhältnisse einer oder mehrerer benachbarter, scharf abgegrenzter Verwandtschaftskreise zeigten und also das sehr selten beobachtete Verhältnis aufwiesen, daß in ein und derselben Zelle gleichzeitig mehrere homologe Potenzen zur Entfaltung kommen²⁾. Nun gestattet aber bei den Radiolarien die Untersuchung der teratologischen Vorkommnisse eine Analyse der bei der Skelettbildung wirksamen entwicklungsgeschichtlichen Faktoren, und zwar lassen sich jene „Transversionen“ (Überschläge) in letzter Linie auf geringe Unterschiede in der Masse und im physikalischen Verhalten der vom Protoplastkörper produzierten Sekrete (Gallerte, Kieselsubstanz) zurückführen, also auf Verschiedenheiten, die ihrerseits vielleicht nur in ganz geringfügigen Verschiedenheiten der Konstitution des

1) Tiefsee-Radiolarien, Jena 1908, S. 534.

2) Ein Gegenstück bildet die Beobachtung von Hildebrand bei einem Oxalis-Bastard (vgl. Allg. Vererb., 3. Aufl., S. 407). Aus der Einzelligenliteratur sind mir sonst nur Fälle bekannt, in denen in derselben Zelle normalerweise nebeneinander homologe Differenzierungen vorkommen. Vgl. Suchlandts Beobachtungen bei einer Dinoflagellate des roten Schnees (Glenodinium), die im apikalen Teil Öl, im antapikalen Stärke enthält (Ber. Deutsch. Botan. Ges., 34, 1916).

Plasmas ihren Ursprung haben. Hier ist der Weg wenigstens angedeutet, auf welchem die Pluripotenzerscheinungen auch phänotypisch faßbar sind. Hinsichtlich der Einzelheiten verweise ich auf frühere, durch Abbildungen erläuterte Darstellungen¹⁾, ebenso bezüglich des auffallenden Umstandes, daß die Befunde bei den Radiolarien bisher in der Literatur nirgends Aufnahme gefunden haben, obwohl nicht bloß die hervorragende Bedeutung der Protozoen für die Variations- und Vererbungslehre, sondern auch der große Wert, welchen teratologische Vorkommnisse für die Kausalforschung haben können, allgemein anerkannt wird²⁾.

Das zweite eigene Objekt, von welchem ich ausgehen konnte, bildete der mexikanische Molch (*Amblystoma*, Axolotl). Die bei manchen Kreuzungen beobachtete metameroide Scheckzeichnung, das Vorkommen einer „primären Längsstreifung“ am Kopfe von im Dunkel gehaltenen Tieren, das gelegentliche Auftreten eines „Aalstrichs“ und andere Befunde weisen darauf hin, daß die virtuelle Potenz zu bestimmten Zeichnungsformen bei den Wirbeltieren viel weiter verbreitet ist, als es zunächst erscheint. Da es ferner beim Axolotl möglich ist, diese Verhältnisse auch entwicklungsgeschichtlich zu verfolgen, so ergab sich auch hier ein engerer Zusammenhang zwischen dem Pluripotenzgedanken und der phänotypischen Betrachtungsweise³⁾.

Ein weiteres, allerdings nicht von mir selbst genauer untersuchtes Objekt, welches unmittelbar zur Bildung des Pluripotenzbegriffs führte, bildeten die künstlich erzeugten Temperaturaberrationen der Vanessaarten. Wenn Frost- und Hitzebehandlung bei den Puppen von *V. urticae*, *polychloros*, *Io* und *c-album* in gleicher Weise die Verschmelzung der Randflecke II und III des Vorderflügels hervorruft, so wird hier offenbar eine in sämtlichen Artplasmen oder, wie wir auch sagen können, eine im Gattungspasma steckende generelle Potenz in Erscheinung gebracht, und zwar handelt es sich hier bemerkenswerterweise um eine Entwicklungsmöglichkeit, die bei den in der Jetztzeit bestehenden Kombinationen äußerer und innerer Formbildungsfaktoren normalerweise nicht zur Entfaltung gelangt, also bei keiner leben-

1) Vgl. Einzelfragen I, Zeitschr. indukt. Abst., 1, 1909, S. 461; Die Rad. in d. Var.- und Artbild.-Lehre, ebenda 2, 1909; Ged., Vererb., Plur., Abschn. V; Phä., Kap. 2.

2) Phä., S. 10.

3) Phä., Kap. 7 u. 17 (vgl. Verh. D. Zool. Ges. 1980, S. 203).

den Form als normaler Artcharakter manifest wird¹⁾ und, vielleicht, was sehr gut möglich ist, auch in der Vergangenheit niemals zum Vorschein kam. Dieser Punkt ist, worauf wir unten noch zurückkommen werden, für die ganze Auffassung der Pluripotenz von größter Bedeutung.

Wie schon das letzte Beispiel zeigt, setzt sich mindestens ein größerer Teil des Potenzschatzes einer Art aus Entwicklungsmöglichkeiten zusammen, die zahlreichen anderen Arten gemeinsam sind und die also da und dort immer wieder als parallele Variationen zutage treten können. In erster Linie sind diese Parallelvariationen natürlich für die Frage der Paripotenz von Interesse, aber bei der großen Regelmäßigkeit, mit der uns die Manifestationen der Pluripotenz in Form von Parallelvariationen begegnen, ist es klar, daß letztere gleichzeitig auch das wichtigste Material für das Studium der Pluripotenzerscheinungen und für die Feststellung des Potenzschatzes einer Spezies bilden²⁾.

Zunächst zeigt ein Vergleich der verschiedenartigen Fälle von Parallelvariationen, daß der Grad der „Ubiquität“, d. h. die Weite des Verbreitungsgebietes einer Potenz, sehr verschieden sein kann: sie kann universell (ubiquitär i. e. S.) sein, d. h. in sämtlichen Hauptgruppen der Tiere und Pflanzen da und dort in Erscheinung treten (Albinismus, Zwergwuchs), sie kann ferner eine kreis-, klassen-, ordnungs-, familien- oder gattungsweise (generelle) Verbreitung haben. Die metameroide Scheckung der Wirbeltiere (Fische, Axolotl, Vögel, Säuger), der Angorismus der Säuger, bestimmte Formen der Scheckzeichnung (z. B. die dreiteilige Scheckung) bei den paarzehigen Huftieren, die Geweihanomalien der Cerviden, die verschmolzenen Randflecke der Vanessen bilden Beispiele für diese Abstufungen. Ferner läßt sich sagen: je größer das Gebiet ist, innerhalb dessen eine Eigenschaft als Parallelvariation hervortreten kann, je mehr man also berechtigt ist, von einer wirklichen Ubiquität der Potenzen zu sprechen, um so deutlicher hebt sich ein Komplex von Verhältnissen hervor, der für solche ubiquitäre Eigenschaften charakteristisch ist³⁾: rassenmäßiges und mutatives Auftreten; bio-

1) Einzelfr. I, S. 464; Einzelfr. II, Zeitschr. indukt. Abst., 4, 1910, S. 24.

2) Vgl. Phä., Kap. 25, S. 313.

3) Weit. Zusammenhänge, Pflüg. Arch. 181, 1920, S. 157, 163; Einf.-mendelnde Merkm., Genetica 4, 1922, S. 198; Über umkehrbare Proz., Berlin (Borntraeger) 1922, S. 21 ff., 34; Allg. Vererb., 3. Aufl., S. 311 ff.

logische Bedeutungslosigkeit oder mehr oder weniger degenerativer Charakter; im ganzen Fehlen einer echten, d. h. epigenetisch bedingten Korrelation mit anderen Merkmalen (wohl aber Beziehungen konnektiver Natur¹⁾); einfach-verursachte Entwicklung; reine Mendelsche Spaltung und Möglichkeit der Reversibilität. Wie aber schon aus den oben angeführten Beispielen hervorgeht, sind Parallelvariationen keineswegs auf das Gebiet solcher Rassenmerkmale beschränkt, welche sämtliche genannte Kriterien erkennen lassen, vielmehr finden sich speziell unter den Parallelvariationen mit engerem Ausdehnungsbereich auch solche, deren mutativer Ursprung unsicher oder unwahrscheinlich ist, welche einen mehr oder weniger adaptativen Charakter annehmen und stärkere Korrelationen, eine komplexere entwicklungsgeschichtliche Grundlage und weniger übersichtliche Erblchkeitsverhältnisse aufweisen können und welche als „speziesbildende Merkmale“ eine Mittelstellung zwischen den eben charakterisierten Rassenmerkmalen und den ausgesprochen adaptativen spezifisch-spezialisierten oder Artmerkmalen einnehmen. Es folgt demnach aus der vergleichenden Betrachtung der Parallelvariationen, daß die Pluripotenz einer Spezies nicht mit einer bestimmten Art von Variabilität zusammenhängt, sondern sich auf das ganze Gebiet der Abänderungsfähigkeit erstreckt, insbesondere können, wie schon hier betont werden soll, außer mutativen Abänderungen von streng rassenmäßigem Charakter auch kontinuierlich abändernde Merkmale von komplexer, adaptativer Natur in Betracht kommen²⁾.

Von Jahr zu Jahr erweitert sich die Kenntnis der Parallelvariationen und damit der Pluripotenzerscheinungen. Speziell auf botanischem Gebiet ist hier vielfach systematisch vorgegangen worden. Eine ältere Arbeit Zederbauers über die Variations-

1) Unter Konnexion möchte ich ein konstantes (nicht korrelativ bedingtes) Zusammenvorkommen mehrerer Merkmale bzw. ihrer Anlagen bei den Individuen einer Familie oder Rasse verstehen, namentlich dann, wenn für diese Merkmale eine gemeinsame, mehrseitig wirksame (nach Plate pleiotrope, nach Siemens und mir polyphäne) Erbinheit oder mehrere „gekoppelte“ Erbinheiten als Grundlage wahrscheinlich gemacht werden können (vgl. Abderhaldens Handb. biol. Arbeitsmeth., Abt. IX, Teil 3, S. 106).

2) Phä., S. 320; vgl. auch Einzelfr. III, Zeitschr. ind. Abst. II, 1913, S. 8.

richtungen der Nadelhölzer¹⁾, die Untersuchungen über die Parallelvariationen bei *Oenothera*²⁾ und die neue Zusammenstellung Vavilovs, welche besonders die „homologen Variationsreihen“ der Getreidearten behandelt³⁾, seien hier genannt. Ein sehr dankbares Arbeitsfeld bilden für die Zukunft noch die pflanzlichen und tierischen Stoffwechselanomalien, von denen viele, wie mit Sicherheit zu erwarten ist, eine sehr weitgesteckte Ubiquität aufweisen dürften. Es sei darauf hingewiesen, daß Zuckerrassen bei vielen Kulturpflanzen vorkommen, und ferner daß mehrere beim Menschen als erblich nachgewiesene Diathesen auch bei verschiedenen Haustieren beobachtet werden⁴⁾.

Es wurde schon oben ein Wort über die keimplasmatischen Grundlagen der Pluripotenzerscheinungen gesagt. Was speziell diejenigen virtuellen Potenzen anbelangt, die als parallele Variationen in Erscheinung treten, so habe ich früher das Bild gebraucht, daß die betreffenden Qualitäten des Keimplasmas seinem „spezifischen“ Kern, dem eigentlichen Artplasma, mehr oberflächlich und locker angegliedert sein müssen. Sonst wäre es ja nicht zu verstehen, daß die betreffenden Variationen mit den verschiedensten Artbildern verbunden sein können. Es braucht wohl nicht besonders gesagt zu werden, daß es sich hier nur um einen ganz rohen bildlichen Vergleich handeln kann. Denn bis jetzt konnte in keinem Fall das letzte Ziel phänogenetischer Forschung, die Zurückführung der rassen- und artmäßigen Unterschiede des erwachsenen Organismus auf erbliche Verschiedenheiten der Keimzellen⁵⁾, in vollständiger Weise erreicht werden, und so ist es heute ganz unmöglich zu sagen, was für Veränderungen in der Keimplasma-Architektonik den beiden Hauptgruppen von Eigenschaftsabänderungen, welche besonders häufig in Form von Parallelvariationen auftreten, generell zugrunde liegen. Es sind dies einerseits die Abänderungen euryëdrischer Eigenschaften, die sich auf sämtliche Körperzellen oder wenigstens auf eine Anzahl von Geweben oder Organen gleichmäßig erstrecken (einzelne Stoffwechselanomalien, manche Wuchsformen), andererseits

1) Sitz.-Ber. Ak. d. Wiss. Wien, 1907.

2) Stomps, Ber. D. Bot. Ges. 1914; de Vries, *Genetica* 3, 1918.

3) *J. Gen.* 12, 1922.

4) So ist z. B. Alkaptonurie bei Pferden, Zystinurie bei Hunden nachgewiesen; vgl. J. Marek, *Lehrb. klin. Diagnostik*, 2. Aufl., Jena 1922, S. 553, 571.

5) *Phä.*, S. 7.

die Variationen akroëdrischer Merkmale, welche in der Peripherie des Körpers gelegene, in der Phylogenese spät hinzugekommene, in der Ontogenese spät zur Entfaltung gelangende Spitzen- und Kleinorgane (Extremitäten, Haare, Federn, Blütenteile usw.) betreffen¹⁾.

1) Vgl. Weit. Zusammenh., 1920, S. 151; Aufg. u. Erg., 1924, Kap.7, u. a. a. O.

3. Kapitel.

Erweiterungen des Pluripotenzbegriffes.

Die oben gegebene Begriffsbegrenzung ist gegenüber der in meinen allerersten Veröffentlichungen¹⁾ mitgeteilten Fassung schon insofern schärfer präzisiert, als ausdrücklich von einer generellen Fähigkeit sowohl der Keimzellen als auch der embryonal gebliebenen Zellen des heranwachsenden oder fertigen Organismus die Rede ist. In beiden Fällen ist gemeint, daß sich diese virtuelle Fähigkeit auf die Produktion von Merkmalen erstreckt, die den Wert von Rassen- oder Artcharakteren haben; rote Blütenfarbe kann durch Weiß, Normalwüchsigkeit durch Zwergwuchs substituiert werden. Da wenigstens in vielen Fällen auf Grund der Umstimmung erbliche Eigenschaften entstehen, so ist der Pluripotenzbegriff zunächst ein phylogenetischer Begriff.

Nun gibt es aber auch auf eigentlich ontogenetischem Gebiete zahlreiche Erscheinungen, die damit vielfach eine große Ähnlichkeit haben, und es erhebt sich die Frage: gehören alle diese Erscheinungen zusammen? ist es am Platze, auch dann von Pluripotenz zu sprechen, wenn Embryonalzellen irgendwelcher Entwicklungsstufe auf abnorme Reize hin, insbesondere auch bei Regenerationsprozessen, nicht die normale Entwicklung und Differenzierung einschlagen, sondern ganz oder teilweise das Schicksal von Schwesterzellen übernehmen und erfüllen? ist also der ursprünglich phylogenetische Begriff der Pluripotenz, wie es wiederholt geschehen ist²⁾, nach der eigentlich „entwicklungsmechanischen“ und entwicklungspathologischen Richtung hin zu erweitern?

1) Ged., Vererb., Plur., S. 63; Phä. S. 318.

2) Vgl. Th. Ziehen, Die Grundlagen der Naturphilosophie. Wissenschaft u. Bildung. Heft 182, Leipzig (Quelle u. Meyer) 1922, S. 125 ff.; D. R. R. Burt, Kopf und Fuß des Süßwasserpolyphen als unipotenzielle Systeme. Akad. Anz. Wien 1923, Nr. 24, u. a.

Es muß hier an erster Stelle an den Begriff der Äquipotenz¹⁾ erinnert werden. Bekanntlich versteht Driesch unter einem äquipotentiellen System solche Teile eines in Entwicklung begriffenen Keimes oder eines fertigen Organismus, dessen einzelne Elemente alles, was zur Potenz des Systems überhaupt gehört, gleichermaßen leisten können. So stellt der Seeigelkeim noch im 8-Zellenstadium ein äquipotentielles System dar, insofern sowohl aus den vegetativen als aus den animalen Zellen noch vollständige Gastrulae hervorgehen können. Auch der Urdarm ist noch äquipotentiell, denn es kann z. B. das Material, welches normalerweise den Mitteldarm liefert, durch experimentelle Eingriffe veranlaßt werden, den Vorderdarm oder den Enddarm oder die Cölomsäcke aus sich hervorgehen zu lassen. Entsprechendes gilt für manche andere tierische Keime, wie denn z. B. beim Wassersalamander (Triton) das Ektoderm im beginnenden Gastrulastadium als „in sich äquipotent“ zu bezeichnen ist. In allen diesen Fällen liegt es nahe, den Pluripotenzbegriff anzuwenden. Ähnliches wie für isolierte Furchungszellen und Keimblätter kann auch für stärker differenzierte Gewebe älterer Keime und besonders für Epithelien gesagt werden. Auch hier wird man vielfach an die Pluripotenzerscheinungen erinnert, und in der Tat ist neuerdings öfters von pluripotenten Zellen und pluripontenter Reaktionsfähigkeit gesprochen worden, wenn sich Drüsen- oder Flimmerepithelien auf künstliche Reize hin abnormerweise zu Plattenepithel umbilden, indem junge Zellen eine für die betreffenden Körperzellen ungewöhnliche Differenzierung erfahren. Vorkommnisse dieser Art sind in großer Zahl bekannt. Erwähnt sei nur, daß durch Einspritzung von Scharlachöl in die Milchdrüsen von Kaninchen die Umwandlung des Drüsenepithels zu einem regelrecht sich verhornenden Plattenepithel bewirkt wird, und daß ähnliches bei mechanischer Reizung des einschichtigen flimmernden Zylinderepithels der Luftröhre erreicht wird²⁾. Auch

1) Vgl. hierzu C. Herbst, Artikel: Entwicklungsmechanik. Hdwb. Naturwiss. 3, 1912, besonders S. 561, 580, 588; H. Spemann, Zur Theorie der tier. Entw. Freiburg i. Br. (Speyer u. Kaerner) 1923.

2) Nach Untersuchungen von B. Fischer u. Kawamura. Vgl. die Zusammenstellung bei H. Krieg, Naturw. Wochenschr. 21, Nr. 16, 1922, S. 219. Die Kenntnis eines interessanten Falles verdanke ich meinem Kollegen R. Beneke. Bei der Sektion eines mit einer Hirnfinne behafteten Mädchens fanden sich im 4. Ventrikel überall da, wo die Finne vorübergehend dem Ependym angelagert war, Wucherungen ähnlich den Plexuszotten.

bei regenerativen Prozessen ist derartiges zu beobachten: so ist beim Wassersalamander die auf das Bein transplantierte rote Bauchhaut imstande, auf dem Umwege über das embryonale, indifferente Zellenstadium etwas Neues, nämlich Beinhaut mit charakteristischer Pigmentierung und Drüsenbildung zu liefern, so daß man auch hier von einer „Metaplasie innerhalb derselben Gewebsart“ sprechen kann¹⁾ (siehe unten Kap. 5). Endlich können Umbildungen solcher Art auch durch innere Zustände ausgelöst werden. So finden sich bei alternden Axolotln der weißen Rasse besonders am Unterkieferrand, am Bauch und Kloakenwulst schwarze Hautpartien, welche aus einem dicken, drüsenlosen, von einem dunklen Farbstoff durchtränkten Plattenepithel bestehen und in den Strukturverhältnissen im wesentlichen mit der Zehenhaut übereinstimmen²⁾.

An diese Fälle, in welchen es sich um Gewebsdifferenzierungen einfacherer Art handelt, reihen sich solche an, in denen ein embryonales oder künstlich embryonalisiertes Gewebe die Fähigkeit zeigt, Organbildungen bestimmteren Charakters außerhalb ihres normalen Entstehungsortes zu produzieren. Das bekannteste Beispiel für die Entstehung derartiger Ektopien ist die bei den Embryonen einiger Batrachier festgestellte Fähigkeit der Epidermis, auch an solchen Stellen, die außerhalb der Augenregion gelegen sind, unter dem Einfluß des Augenbeckers Linsen zu bilden. Bewiesen wird dies auf verschiedene Weise: durch Verschiebung der abgeschnittenen Augenblase unter die abgehobene Haut, durch Umdrehung des über den Augenanlagen gelegenen Ektodermbezirks oder durch Transplantation von Rumpfhaut auf die Augengegend³⁾.

Wie im Falle der Umdifferenzierung der Epithelien, so stehen auch auf dem Gebiet der Ektopien den experimentell ermittelten Tatsachen „spontan“, d. h. ohne erkennbare Beeinflussung durch

1) E. Taube, Arch. Entw.-Mech. 49, 1921, S. 286, 301.

2) Phä., S. 93; näheres bei W. Schnakenbeck, Zool. Anz. 56, 1923.

3) H. Spemann, Verh. Anat. Ges. 1901; Zool. Jahrb. (allg. Zool.) 32, 1912; W. H. Lewis, Amer. Journ. Anat. 3, 1904, 6, 1907, 7, 1907; G. Ekman, Arch. Entw.-Mech. 39, 1914; vgl. auch C. Herbst, Art.: Entw.-Mech. Handwb. Naturw. 3, Jena 1912, S. 624, und B. Dürken, Einführung in d. Experimentalzool., Berlin 1919, S. 123. Bezüglich der Frage nach der Abhängigkeit der normalen Linsenentwicklung vom Augenbecher vgl. auch L. v. Uebisch, Verh. Phys.-Med. Ges. Würzburg, N.F., 48, 1924; Zeitschr. wiss. Zool. 123, 1924.

abnorme Reize, zustande kommende Bildungen gegenüber. Es handelt sich um überzählige, neben den normalen Organen auftretende, in der Regel mehr oder weniger rudimentäre Bildungen, für die vielfach nachgewiesen werden kann, daß sie in verwandten Tierstämmen an den gleichen Stellen normalerweise vorkommen. So können nach Mathias¹⁾ im ganzen „alten Pankreasgebiet der Phylogenese“, vom Magen an bis mindestens zu der Stelle, wo noch ein Rest des Dotterganges, das sogenannte Meckelsche Divertikel, erhalten sein kann, Nebenpankreasbildungen als Atavismen oder „Progonome“ auftreten und gelegentlich in geschwulstartige „Progonoblastome“ ausarten. Man kann hier von einer Pluripotenz des Entoderms sprechen, und in der Tat hat auch Mathias selbst seine theoretischen Ergebnisse mit der Pluripotenzlehre in Verbindung gebracht.

Eine andere hierher gehörige Gruppe von Vorkommnissen bilden die Heteromorphosen. Mit diesem Ausdruck hat J. Loeb²⁾ die Erscheinung bezeichnet, daß bei einem Tier an Stelle eines Organs ein nach Form und Lebenserscheinungen typisch verschiedenes Organ wächst. In der Regel handelt es sich dabei darum, daß ein Körperanhang durch einen homologen Anhang, der normalerweise in einem anderen Metamer auftritt, ersetzt ist. Auch hier liefern Experiment und Natur übereinstimmende Erscheinungen. So können bei Insekten die Endglieder einer Antenne die typische Ausbildung eines Thorakalfußes zeigen³⁾, auch wurde ein *Drosophila*-Individuum gefunden, bei dem der linke Vorderflügel nicht am zweiten Brustsegment, sondern an Stelle der Haltere am dritten sich befand⁴⁾. Bei dekapoden Krebsen wurde Scherenbildung am dritten Kieferfuß⁵⁾, das Vorkommen eines Schreitbeins, an dem sonst beinlosen sechsten Schwanzsegment⁶⁾ beobachtet. Noch merkwürdiger ist es, wenn Körperanhänge durch solche ersetzt werden, die nicht im strengen Sinne als homolog betrachtet werden können, wenn also bei einem

1) Virch. Arch. 236, 1922, S. 429, 437, 444.

2) Unters. z. phys. Morph. d. Tiere I, Würzburg 1891; vgl. Herbst, l. c., S. 594.

3) Kraatz, D. Entom. Zeitschr., 1876; Kriechbaumer, Entom. Nachr., 1898.

4) Bonnier, Hereditas 4, 1923, S. 108.

5) Bateson, Materials for the study of variation. London 1894.

6) Bethe, Arch. Entw.-Mech. 3, 1896.

Schmetterling (*Zygaena*) ein Thorakalbein durch einen Hinterflügel ersetzt ist¹⁾ oder bei Dekapoden an Stelle des exstirpierten Auges eine fühler- oder spaltfußartige Bildung tritt²⁾). Während man im Fall der Ektopien und überzähligen Bildungen sagen kann, daß sehr viele oder alle Stellen eines epithelialen Muttergewebes die Potenz zur Differenzierung eines bestimmten Organs besitzen, daß also jede einzelne Stelle mindestens bipotent ist, erscheinen bei den Heteromorphosen die mehrfachen Potenzen auf die in regelmäßiger Zahl vorhandenen, metamer angeordneten epithelialen Extremitätenknospen lokalisiert. Eine abnorme Beschaffenheit der Unterlage bzw. der Umgebung wird dann in vielen Fällen die Ursache sein, daß nicht die normale, sondern eine andere Potenz zur Entfaltung kommt. Darauf weist die Beobachtung von Peebles³⁾ hin, daß beim Hühnerembryo die auf den proximalen Stumpf der amputierten Beinanlage transplantierte Flügelanlage ein Bein, die in entsprechender Weise vertauschte Beinanlage einen Flügel liefert. Erwähnt sei nur noch, daß die aufgezählten Heteromorphosen natürlich auch als Ektopien spezieller Art aufgefaßt werden können.

Die Fälle, in denen an Stelle eines Körperanhangs ein homologes Organ ausgebildet ist⁴⁾, weisen in ein vielbesprochenes botanisches Gebiet hinüber, das besonders durch Experimente von Blaringhem und Klebs erschlossen worden ist. Wenn bei der von Klebs⁵⁾ untersuchten Hauswurz (*Sempervivum acuminatum*) die Blütenwickel abgeschnitten werden, so entstehen aus den Achseln der normalerweise sterilen Blätter des Infloreszenzstumpfes neue Blüten, welche besonders bei sehr günstigen Ernährungsbedingungen (Düngung, hohe Temperatur, Feuchtigkeit) starke Abweichungen im Zahlenverhältnis der Blumen-, Staub- und Fruchtblätter⁶⁾, vor allem aber auch die als Petaloïdie bezeichnete

1) Bateson, l. c.

2) Herbst, Arch. Entw.-Mech. 2, 1896; 9, 1899.

3) Peebles, Biol. Bull. Woods Hole 20, 1910 (erwähnt bei Dürken, l. c., S. 206). Vgl. hierzu P. Weiss, A. m. A. u. Ent.-Mech. 102, 1924.

4) Hierher gehören auch in gewissem Sinne die Erscheinungen der vorausseilenden Entwicklung (Prothetelie). Vgl. Goldschmidt, Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.-Mech. 98, 1923.

5) Sitz.-Ber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-nat. Kl., 1909.

6) Normalerweise ist bei vielen *Sempervivum*-Arten die Zahl der Kelch-, Blumen- und Fruchtblätter gleich, während diejenige der Staubblätter das Doppelte dieser Zahl beträgt.

Umwandlung von Staub- in Blumenblätter zeigen, eine Erscheinung, die bei *Sempervivum* und überhaupt in der ganzen Familie der Crassulaceen bis dahin nicht bekannt war. Auch Zwischenformen zwischen Staub- und Fruchtblättern und solche zwischen Blattrosetten und Blüten kommen vor, so daß es hier nahe liegt, ähnlich wie bei den an ungewöhnlichen Orten wachsenden Arthropoden-Extremitäten von einer Pluripotenz der einzelnen Organanlagen zu reden. Auf einen kleinen Unterschied ist allerdings hier aufmerksam zu machen. Bei *Sempervivum* werden nämlich ganze Blüten sprosse amputiert und die an ihre Stelle tretenden Sprosse (Organe 1. Ordnung) zeigen in der Regel nicht selber die Erscheinung der Heteromorphose, vielmehr gilt dies erst für die an den Sprossen sich entwickelnden, untereinander homologen Blattorgane (Organe 2. Ordnung). Dagegen tritt bei den Arthropoden im allgemeinen die Erscheinung der Heteromorphose unmittelbar an dem jungen Organ (1. Ordnung) auf, welches an Stelle des weggeschnittenen Organs hervorsproßt. Diese Verschiedenheit ist jedoch nicht sehr schwerwiegend und ist so zu verstehen, daß der durch die Amputation gegebene Reiz bei den Arthropoden in der Regel schon bei der Entwicklung des Organs erster Ordnung, nämlich der ganzen Extremität, bei *Sempervivum* und anderen Pflanzen dagegen erst bei der Differenzierung der Organe zweiter Ordnung zu voller phänotypischer Auswirkung kommt. Überdies hat ja, wie erwähnt, Klebs bei seinen *Sempervivum*-Versuchen auch vereinzelte Zwischenformen zwischen Blattrosetten und Blüten gefunden, womit eine Annäherung an die Verhältnisse bei den Arthropoden gegeben ist, insofern dann ganze Organe erster Ordnung füreinander einzutreten beginnen, und umgekehrt zeigen einige der bei Arthropoden beobachteten Fälle (z. B. der Ersatz des Innenastes eines Kieferfußes durch eine Schere) eine größere Ähnlichkeit mit den Beobachtungen bei den Pflanzen.

Alle hier aufgezählten Erscheinungen, von der Äquipotenz der isolierten Furchungszellen des Seeigelkeims bis zur Petalödie von *Sempervivum*, haben, so verschiedener Natur sie auch im einzelnen sein mögen, das Gemeinsame, daß Zellen oder Zellkomplexe (Bildungsgewebe, Organknospen) von embryonalem Charakter den Ausgangspunkt von solchen Differenzierungen bilden, welche an und für sich normale Bestandteile desselben Organismus darstellen, aber im typischen Entwicklungsverlauf von **anderen** Embryonalzellen und ihren Abkömmlingen übernommen werden.

Ein Punkt ist dabei noch von Interesse. Jene Fähigkeit ist natürlich nicht bei allen Embryonalzellen und embryonal gebliebenen Zellen in gleichem Umfang vorhanden. Vor allem ist es eine altbekannte Tatsache, daß im großen ganzen die Gesamtzahl der Entwicklungsmöglichkeiten der Embryonalzellen oder, wie Driesch sagt, die prospektive Potenz von Entwicklungsstufe zu Entwicklungsstufe abnimmt. Während die Furchungszellen des Seeigelkeimes beinahe noch omnipotent (totipotent) im eigentlichen Sinne des Wortes sind und ähnliche Verhältnisse auch noch für die Keime einiger Wirbeltiere (Amphioxus, Triton) gelten, können z. B. die Zellen des Stratum Malpighii der Wirbeltiere nur das aus sich hervorgehen lassen, was in dem engeren Potenzbereich der Epidermis, d. h. eines im Laufe der Stammesgeschichte in großen Zügen festgelegten, auf bestimmte Funktionen eingestellten Systems gelegen ist. Ferner kommen natürlich innerhalb eines und desselben Bildungsgewebes auch Einschränkungen örtlicher Natur vor, die zum Teil ein spezifisches Gepräge zeigen. Darauf weisen unter anderem die Ergebnisse bezüglich der Linsenbildung der Batrachier hin. Wenn bei der Unke (Bombinator) nur Teile der Kopfhaut imstande sind, unter dem Einfluß der vom Augenbecher ausgehenden Reizstoffe Linsen zu erzeugen, beim Laubfrosch (Hyla) aber auch die Rumpfhaut diese Fähigkeit besitzt¹⁾, so kann dies nur so gedeutet werden, daß bei letzterer die Potenz zur Linsenbildung weniger lokalisiert ist, als bei ersterer. Ganz allgemein scheint bei den Batrachiern dieses Vermögen der Epidermis am stärksten über dem Augenbecher zu sein und von hier aus kaudalwärts abzuklingen²⁾. Auch bei Pflanzen spielt ähnliches eine Rolle. So werden Staubblätter in der Regel nur durch die normalerweise benachbarten Organe, die Blumenblätter, ersetzt. Ausnahmsweise können allerdings auch Staubblätter in Kelchblätter, Fruchtblätter in Blumenblätter verwandelt sein.

Für die Gesamtheit der hier aufgezählten Erscheinungen, bei denen durchweg eine Übernahme fremder Funktionen durch einzelne Embryonalzellen oder Zellenkomplexe beobachtet wird, und welche im wesentlichen ontogenetischer Natur sind, existiert keine zusammenfassende Bezeichnung. Es ist aber wohl erlaubt, den von Driesch zunächst für ein etwas engeres Gebiet eingeführten

1) Die amerikanischen Frösche *Rana palustris* und *sylvatica* nehmen nach Lewis vielleicht eine Mittelstellung ein (vgl. Herbst, l. c., S. 625).

2) Spemann, 1912, S. 90; Dürken, l. c., S. 124.

Begriff der prospektiven Potenz zu erweitern und hier anzuwenden. Allerdings wird ja das Wort Potenz von Driesch in etwas anderem Sinne benützt, als es neuerdings zu geschehen pflegt, da von Driesch unter prospektiver Potenz nicht ein einzelnes Vermögen, sondern die Gesamtheit der in einer Embryonalzelle steckenden Entwicklungsmöglichkeiten verstanden wird. Auch ist der Ausdruck prospektive Potenz, wie wohl schon viele Entwicklungsphysiologen empfunden haben, insofern nicht ganz glücklich, als der Gegensatz zu dem Begriff der prospektiven Bedeutung, worunter das tatsächliche Schicksal einer Embryonalzelle gemeint sein soll, nicht unmittelbar aus den Worten hervorgeht. Indessen scheint es zweckmäßig zu sein, keine weiteren Termini einzuführen, und so soll im folgenden von den Erscheinungen der prospektiven Potenz gesprochen werden.

Wie erwähnt, ist in der neueren Literatur für einige der hierher gehörigen Verhältnisse bereits mehrfach der Ausdruck Pluripotenz angewandt worden, und so erhebt sich die Frage, inwieweit fallen die im wesentlichen ontogenetischen Erscheinungen der prospektiven Potenz mit der phylogenetisch bedeutsamen Pluripotenz zusammen?

Es wird hier im wesentlichen darauf ankommen, ob die atypischen Entwicklungsvorgänge, welche darauf beruhen, daß eine Zelle oder ein Zellenkomplex auf Grund der prospektiven Potenz die Aufgaben anderer embryonaler Elemente übernimmt, in Phänotypen auslaufen, welche infolge der Pluripotenz des Artplasmas auch als rassen- oder artmäßige Merkmalskomplexe in Erscheinung treten können.

Nun ist allerdings zu sagen, daß letzteres für einen großen Teil der aufgezählten Äußerungen der prospektiven Potenz nach unseren bisherigen Kenntnissen nicht zutrifft. Immerhin lassen sich jeder Gruppe von Beispielen Vorkommnisse ganz ähnlicher Art an die Seite stellen, welche in den Bereich der echten Pluripotenzerscheinungen gehören, so daß man schon dadurch zu der Vorstellung geführt wird, daß zwischen beiden Gebieten keine scharfen Grenzen gezogen werden können.

So ist, wenn wir zunächst die Äquipotentialität der isolierten Furchungszellen des Seeigelkeims ins Auge fassen, allerdings noch kein Organismus bekannt, bei welchem auf Grund einer erblich-konstanten Keimplasmavariation schon im Zwei- oder Vierzellenstadium in regelmäßiger Weise ein Zerfall in Teilkeime und eine

Bildung von Zwergembryonen stattfindet, wie dies künstlich beim Seeigelkeim bewirkt werden kann. Immerhin darf aber an die in manchen Tiergruppen, nämlich in der parasitischen Schlupfwespenfamilie der Encyrtiden und bei den Gürteltieren, verbreitete Erscheinung der Polyembryonie erinnert werden, welche auf einer familienweise fixierten, in frühen Entwicklungsstadien auftretenden vegetativen Vermehrung des Keims beruht.

Gehen wir zur zweiten Gruppe von Erscheinungen, zur Um-differenzierung von Epithelien, über. Ein Axolotl, bei welchem die als Alterserscheinung beobachtete Verhornung ursprünglich drüsenreicher Epidermispartien in früheren Lebensstadien und längs der ganzen Hautfläche auftreten würde, wäre zweifellos frühzeitig lebensunfähig, so daß eine Rassenbildung nicht zustande kommen könnte, aber beim Menschen sind lokale und diffuse Hyperkeratosen als ausgesprochen erbliche und sogar als endemische Anomalien eine längst bekannte Erscheinung.

Ob Nebenpankreasbildungen erblicher Natur sind, ist wohl noch nicht festgestellt worden, aber daß überzählige Organanlagen ähnlicher Art in allerdings unregelmäßiger Weise erblich übertragen werden können, ist besonders für die Polymastie der Meer-schweinchen bekannt.

Die oben aufgezählten tierischen Heteromorphosen sind wohl größtenteils als Folgen unregelmäßiger Regenerationsprozesse, also als Erscheinungen rein ontogenetischer Art, die keinen rassensmäßigen Charakter haben, aufzufassen, aber die im wesentlichen entsprechenden Verhältnisse bei Pflanzen, vor allem die Petaloïdie, zeigen, daß sich auch hier die Gebiete der prospektiven Potenz und der stammesgeschichtlich wirksamen Pluripotenz in weitem Umfang decken. Die beiden Kreise würden vollständig zusammenfallen, wenn die Ergebnisse von Blaringhem und Klebs, welche die künstlich hervorgerufenen Variationen zum Teil auch bei der ersten Tochtergeneration wiederkehren sahen, als Beweise für eine wirkliche Erblichkeit angesehen werden dürften, was jedoch zweifelhaft ist¹⁾. Immerhin geht die enge Zusammengehörigkeit beider Gruppen von Erscheinungen daraus hervor, daß wenigstens bei näheren Verwandten von *Sempervivum* (*Rosa*, *Prunus*) die auf Petaloïdie beruhende ganze oder teilweise

1) Vgl. Allg. Vererb., 3. Aufl., S. 160, wo die betreffenden Erscheinungen als fakultativ-identische Teilvererbung (s. unten Kap. 7) gekennzeichnet wurden, sowie die ähnliche Erklärung bei Goebel, Organographie der Pflanzen, 1. Teil, 2. Aufl., Jena 1913, S. 335.

Füllung der Blüten tatsächlich als erbliches Rassenmerkmal ausgebildet ist, was, wie wir gesehen haben, für *Sempervivum* selbst nicht zutrifft. Noch schwerwiegender ist ein anderer Fall von gefüllten Blumen, in welchem es sich allerdings nicht um Petaloödie, sondern um die bei Kompositen vorkommende Umwandlung von Röhrenblüten in Zungenblüten handelt. Ich meine die Versuche mit *Crysanthemum segetum*, über welche H. de Vries im ersten Teil der Mutationstheorie (S. 535) ausführlich berichtet hat und die trotz ihres hervorragenden theoretischen Interesses auffälligerweise in der Vererbungsliteratur gar nicht oder höchstens nur im Hinblick auf das Problem der Isolierung reiner Linien angeführt werden.

Als de Vries bei der Weiterzüchtung einer 21-strahligen *Crysanthemum*-Rasse, die aus einem Rassengemisch isoliert worden war, die Selektion auf die extremen Plusvarianten konzentrierte, stellten sich bei einem Nachkommen einer 48-strahligen Pflanze, einem 66-strahligen Individuum, im Endköpfchen zum ersten Male Anzeichen einer Füllung, nämlich einzelne Zungenblüten zwischen den Röhrenblüten der Scheibe ein. Bei den Nachkommen dieser 66-strahligen Pflanze trat dann die Füllung plötzlich in voller Ausbildung auf, wenn auch die Zahl der Zungenblüten innerhalb der Scheibe im höchsten Maße fluktuierend war. Bei zwei Pflanzen hatten die Endkörbchen im ganzen 99 bzw. 101 weiße Zungen und zeigten dem äußeren Anschein nach bereits eine vollständige Füllung, da die noch vorhandenen kleinen gelben Röhrenblüten von den weißen Zungenblüten verdeckt waren. Leider konnten die Versuche, wie Herr Prof. de Vries mir mitzuteilen die Güte hatte, nicht weiter fortgesetzt werden, aber die Beobachtungen sind auch schon in dem gegebenen Umfang von allergrößtem Interesse. Wie de Vries (S. 543) sagt, bestand für ihn die Aufgabe, ein latentes Merkmal, eben die Füllung, hervorzuholen und sie zu voller Entfaltung zu bringen, und diese Aufgabe darf im wesentlichen auch als gelöst betrachtet werden. Für unsere spezielle Frage ist aber der Fall deshalb besonders bemerkenswert, weil hier eine Erscheinung, die zunächst nur auf die prospektive Potenz der einzelnen Organanlagen, in diesem Falle der Einzelblüten des Kompositenköpfchens, hinweist, in der zweiten Generation zu einer typischen Pluripotenzerscheinung geworden ist, indem aus einer ungefüllten Rasse eine gefüllte entstanden ist. Man kann in diesem, wie in anderen Fällen auch sagen, daß die prospektive Potenz der einzelnen Teile

die Grundlage für die Äußerungen der Pluripotenz des Ganzen bildet.

Es möge hier eine Abschweifung historischer Art gestattet sein. Gerade in den letzten Jahren ist wieder von mehreren Seiten die Frage lebhaft besprochen worden, wie man sich die von Goethe in seiner Metamorphosenlehre hervorgehobene geheime Verwandtschaft der verschiedenen Blattformen und Blütenorgane zu denken hat, wie sich also Goethe die Metamorphose von Laubblättern bzw. Laubblattanlagen in die einzelnen Blütenteile vorgestellt haben mag¹⁾. Man wird kaum im Zweifel darüber sein können, daß Goethe zunächst und in erster Linie nur an rein ideelle Beziehungen gedacht hat²⁾. Bei genauerem Lesen kann man sich aber des Eindrucks nicht erwehren, daß die Gedanken Goethes immer wieder weiter vorfühlen, und daß er, man möchte sagen, unbewußt in die eigentlich kausale Betrachtungs- und Forschungsweise hineingerät. So z. B., wenn Goethe meint, daß ein oberer Knoten, indem er aus dem vorhergehenden entsteht und die Säfte mittelbar durch ihn empfängt, solche feiner und filtrierter erhält, und daß durch die stufenweise Änderung der Säfte auch die entsprechenden Organe modifiziert werden (§§ 27, 30, 41, 83)³⁾, und vor allem, wenn er sogar dem Gedanken einer experimentellen Beeinflussung immer näherkommt (§§ 38, 113) und diesen Gedanken später wirklich auch in die Tat umsetzt⁴⁾. Und wenn Goethe unter Hinweis auf die durchgewachsenen Rosen und Nelken zeigt, daß die Natur gewöhnlich in den Blumen ihr Wachstum schließe und gleichsam eine Summe ziehe, und daß sie der Möglichkeit, ins Unendliche mit einzelnen Schritten fortzugehen, im Interesse der Samenbildung Einhalt tue (§ 106), so schwebt ihm offenbar auch schon die Vorstellung vor, daß nicht bloß die tatsächlich beobachteten, regel-

1) Vgl. K. Goebel, Organographie der Pflanzen (s. oben), S. 314 ff.; A. Hansen, Goethes Morphologie, Gießen (Töpelmann) 1919; G. Haberlandt, Goethe und die Pflanzenphysiologie, Leipzig (M. Weg) 1923, Anm. 5; sowie die Aufsätze von Hansen, Moebius und Waaser, Naturwiss. Wochenschr. 20, 1921, S. 7, 739, u. 21, 1922, S. 473.

2) Vgl. auch Weismann, Vorträge über Deszendenztheorie, 2. Aufl., Jena 1904, S. 14.

3) Vgl. hierzu Moebius, l. c., S. 740.

4) Vgl. Wächter in seiner Besprechung des Hansenschen Buches (Naturw. Wochenschr. 20, 1921, S. 277), wo auf Versuche dieser Art (Einfluß der Nahrung auf die Fruchtbildung, Phänomene des Abbleichens) hingewiesen wird.

mäßigen und ausnahmsweisen Erscheinungen, sondern auch noch andere weit darüber hinausliegende Potenzen in den Pflanzen vorhanden seien.

Wer in den zwei oder drei letzten Jahrzehnten miterlebt hat, wie nur ganz allmählich z. B. zwischen dem Deszendenzgedanken und der Selektionstheorie ein Unterschied gemacht wurde, und ebenso wie langsam sich bei den Biologen die kausale und teleologische Betrachtungsweise voneinander gelöst haben, kann sich ein ungefähres Bild davon machen, wie bei einem der ersten Pioniere der theoretischen Biologie, beim Naturforscher Goethe, zu einer Zeit, als das Tatsachenmaterial nur äußerst spärlich war und ein Rüstzeug von biologischen Begriffen überhaupt erst noch geschaffen werden mußte, die Anschauungen miteinander gerungen haben müssen und nur da und dort zur vollen Klärung gelangen konnten. Offenbar gilt bezüglich der in der „Metamorphose der Pflanzen“ behandelten Probleme ähnliches wie für die verwandte Frage, inwieweit, an welchen Stellen und mit welcher Klarheit Goethe über die Vorstellung von einer idealen Verwandtschaft der Organismus hinausgegangen ist und zu der Annahme eines wirklichen genealogischen Zusammenhangs vorgedrungen ist. Man kann mit Braus¹⁾ sagen, daß Goethe auf der Schwelle stehe und vielleicht bewußt Halt mache, ohne das Tor zu öffnen, man kann aber auch, wie oben angedeutet wurde, die Meinung vertreten, daß Goethes Einstellung nicht immer die nämliche war, sondern wiederholte Schwankungen erfahren hat.

1) Exper. Beiträge z. Morph. 1, Heft 1, Leipzig 1906, S. 8.

4. Kapitel.

Eine weitere Möglichkeit der Begriffserweiterung.

Wie schon im zweiten Kapitel (S. 7) ausgeführt wurde, erstreckt sich die parallellaufende Variabilität, in welcher Pluripotenz und Paripotenz in besonders deutlicher Weise zutage treten, in erster Linie auf ausgesprochene „Rassenmerkmale“, also Merkmale, welche im allgemeinen durch einen bestimmten Komplex von Qualitäten gegenüber den „artbildenden“ und den eigentlichen Speziesmerkmalen charakterisiert sind. Es handelt sich, wie wir sahen, um folgende Eigentümlichkeiten: „Ubiquität“ im weiteren Sinne, d. h. weite, über eine größere Anzahl von Spezies sich erstreckende Verbreitung¹⁾, mutative Entstehung (in der Regel unter Verlust von Merkmalen), biologische Indifferenz oder leicht degenerativer Charakter, geringe korrelative Bindung, einfache entwicklungsgeschichtliche Verursachung, reine Spaltung und ein gewisses Maß von Reversibilität.

Nun läßt sich freilich, wie ebenfalls schon angedeutet wurde, eine scharfe Grenze zwischen Rassen-, „artbildenden“ und ausgeprägt adaptativen Artmerkmalen nicht ziehen, ebenso wie auch die einzelnen sie kennzeichnenden Qualitäten größtenteils nur relativer Art sind: insbesondere kommt es vor, daß dasselbe Merkmal in einigen Arten auftritt, in anderen zu einem konstanten Artkennzeichen adaptativen Charakters geworden ist. Dies gilt z. B. für den weißen Halsring, der bei zahlreichen Vogelarten als gelegentliche Variante erscheinen kann, dagegen bei der Stockente

1) Von Ubiquität im engeren Sinne würde zu sprechen sein, wenn sich die Verbreitung einer Variation über die ganze Organismenwelt oder über das ganze Tierreich (Albinismus, Zwergwuchs) oder wenigstens über einen der großen, wohlbegrenzten Tierkreise (primäre Längstreifung, einige Typen der Scheckung bei Wirbeltieren) erstreckt.

(*Anas boschas*), beim chinesischen Ringhals- und mongolischen Ringfasan und bei manchen anderen Vogelarten konstant vorkommt, und auf Grund seiner optischen Kontrastwirkung zweifellos die Bedeutung eines männlichen sekundären Geschlechtscharakters oder ganz allgemein eines Arterkennungsmaterials haben kann. In ähnlicher Weise tritt der Akromelanismus, d. h. die Schwarzfärbung der „Spitzenteile“ (Schnauze, Ohr- und Schwanzspitze, Füße) bei sonst weißer Farbe, bei zahlreichen Säugetieren, wenn auch in wechselnder Form als Rassenmerkmal auf (Himalayakaninchen, Hunde, Iltis-Frett-Bastarde, Rinder) und ist andererseits mit gewissen Abweichungen beim nordamerikanischen schwarzfüßigen Iltis (*Putorius nigripes*) als Artmerkmal fixiert. Einen besonderen Fall bilden die schon früher erwähnten Transversionen oder Überschläge: solche liegen vor, wenn ein in einer Artgruppe oder in einer größeren systematischen Abteilung weiter verbreitetes Merkmal adaptativer Art in seltenen Ausnahmefällen bei verwandten oder entfernter stehenden Arten als Aberration zutage tritt. Es sei hier nur an die Schwimm- und Spannhautbildungen der Vögel erinnert, die einerseits für ganze Ordnungen charakteristisch sind, andererseits bei Huhn und Taube als rassenmäßige Charaktere zum Vorschein kommen können. Ähnliches gilt für die Schwimm-, Spann- und Flughäute der Säuger, die in den verschiedensten Stammbaumlinien beim Versuche, zum Wasser- oder Luftleben überzugehen, als dauernder Besitz erworben worden sind und vereinzelt auch in anderen Gruppen als Rassenmerkmal oder Aberration wiederkehren. So sind bei den Neufundländerhunden Schwimmhäute als Rassenmerkmale ausgebildet, beim Menschen kehrt die Zygodaktylie der zweiten und dritten Zehe, die beim sumatranischen Gibbon (*Hylobates syndactylus*) im Dienste der Kletterfunktion steht, nicht selten genau an der gleichen Stelle wieder, und ebenso finden sich beim Menschen, z. T. in erblicher Weise, am Halse, in den Ellenbeugen und in der Kniekehle Hautfalten, die mit Recht den Flughautbildungen homolog gesetzt worden sind¹⁾. Ebenso häufig sind die Beispiele auf botanischem Gebiet: es sei hier nur erwähnt, daß beim Apfel- und Birnbaum gelegentlich gelappte oder tief eingeschnittene Blätter ähnlich denjenigen des Weißdorns (*Crataegus*) auftreten und daß ebenso das Umgekehrte vorkommen

1) Vgl. E. Ebstein, Dermatol. Wochenschr. 67, 1918; F. Weidenreich, Zeitschr. induct. Abst. 32, 1923.

kann. Auch bei Kreuzungen beobachtet man manchmal „extravagante“ Formen, von denen es mindestens fraglich ist, ob sie als Kreuzungsrückschläge im Sinne einer Wiederholung der für die Vorfahren charakteristischen Faktorenkombination oder nicht vielmehr als wirkliche, auf Pluripotenz beruhende Überschläge auf entfernterstehende Formen aufzufassen sind, in welchem Falle die Kreuzung nur eine induzierende Wirkung haben würde¹⁾.

Wie es sich in den letztgenannten Fällen auch verhalten mag, jedenfalls wird man Charaktere, die bald als parallellaufende Rassenmerkmale auftreten, bald einen artmäßigen, zum Teil ausgesprochen adaptativen Charakter haben, ebenso als Ausdruck einer gleich- oder ähnlichgerichteten, sämtliche Arten einer größeren Organismengruppe immanenten Pluripotenz ansehen dürfen, wie das wiederholte Auftreten von Merkmalen, die überhaupt nur als Rassenmerkmale auftreten und stets einen biologisch indifferenten oder sogar degenerativen Charakter haben.

Von solchen Eigenschaften, die auf Grund einer ähnlich gerichteten Pluripotenz der Artplasmen bald als Rassen-, bald als konstante, biologisch bedeutsame Artmerkmale auftreten können, ist nur ein Schritt zu solchen, die gleichfalls einerseits als Attribute bestimmter Rassen, besonders geographischer Unterarten, andererseits als Art- oder Gattungsmerkmale vorkommen, welche aber im Gegensatz zu der erstgenannten Gruppe stets einen adaptativen Charakter haben und besonders wegen ihrer korrelativen Bindung mit anderen Merkmalen, wegen ihrer Zugehörigkeit zu einem bestimmten „Habitus“ wesentliche Züge der echten Speziescharaktere in sich vereinigen. Dürfen wir auf diese Gruppe von Parallelerscheinungen den Pluripotenzbegriff ausdehnen? Ist etwa auf phänogenetischem Wege die Annahme zu begründen, daß gleichwie im Keimplasma sämtlicher Arten einer bestimmten Organismengruppe gleichsinnige Potenzen vorhanden sind, welche den ubiquitären Rassenmerkmalen einfacher Art entsprechen, so auch Potenzen „höherer Ordnung“ sozusagen bereit liegen, auf Grund deren adaptative, scheinbar komplizierte, im Rahmen eines Habitus auftretende Charaktere als Parallelvariationen zum Vorschein kommen können?

1) Vgl. die Zusammenstellung in Heribert-Nilssons großer Salix-Arbeit in der Lunder Festschrift (Lund Univ. Årsskr., N. F., Avd. 2, Bd. 14, 1918, S. 95) und das Problem der systematischen Stellung von *Rosa stylosa* (Täckholm, Zytol. Stud. über d. Gattung *Rosa*. Acta Horti bergiani 7, Upps. 1922, S. 174).

Betrachten wir zunächst eine Reihe hierher gehöriger Vorkommnisse, wobei wir mit solchen beginnen, bei welchen eine Potenz höherer Ordnung auf die Angehörigen kleinerer Gruppen, etwa Gattungen oder Unterfamilien, beschränkt erscheint.

Unter *Cychrisation* verstehen die Carabologen nach dem Vorgange von Lapouge die Verlängerung und Verschmälerung des Kopfes und Halsschildes, wie sie bei mehreren Laufkäfern der Gattung *Carabus* in Nordafrika und in den Pyrenäen vorkommt und eine Annäherung an die Formverhältnisse der verwandten Gattung *Cychrus* bewirkt (*Carabus morbillosus splendens*, *C. cychroides baudii*, *C. splendens cychricollis* u. a.). Diese Gestaltsveränderung wird als „eine im Kampfe ums Dasein“ erworbene Eigenschaft, als eine Anpassung an die Ernährung durch Schnecken, und zwar an das Hineinkriechen in enge gewundene Gehäuse betrachtet¹⁾. Bemerkenswert ist dabei, daß ein korrelativer Zusammenhang der Kopfveränderung mit einem allmählichen Glätterwerden der Flügeldecken und einer schlankeren und geraderen Form des Penis allgemein verbreitet zu sein scheint, so daß von einem bestimmten, immer wiederkehrenden Habitus gesprochen werden kann. Offenbar gehört die Möglichkeit einer *Cychrisation* zum Potenzschatz der Gattung *Carabus* und vielleicht der ganzen Unterfamilie der Carabini, trotzdem es sich scheinbar nicht um ein verhältnismäßig einfaches, mutativ auftretendes, biologisch bedeutungsloses Rassenmerkmal, sondern um eine Eigenschaft von habitusartigem Charakter handelt, die durch gleitende Übergänge mit den „typischen“ Organisationsverhältnissen verbunden ist und zweifellos Bestandteile adaptativer Natur enthält. Die Beschaffenheit des Gattungs- oder Familienplasmas muß derartig sein, daß, vielleicht unter dem Einfluß bestimmter klimatischer Faktoren, verhältnismäßig leicht eine Variation auftreten kann, auf Grund welcher der die allgemeinen Formverhältnisse des Körpers und speziell des Kopf- und Halsabschnittes bestimmende Entwicklungsmechanismus eine Verschiebung in der Richtung der *Cychrisation* erfahren kann, und dieser Habitus wird vermutlich durch Ausleseprozesse an solchen Örtlichkeiten fest-

1) Vgl. zum Gegenstand z. B. P. Born, *Insektenbörse*, 20., 22., 23. Jahrg., 1903, 1905, 1906; sowie H. v. Lengerken, *Coleoptera I*, in P. Schulzes *Biologie der Tiere Deutschlands*, Teil 40, Berlin (Borntraeger) 1924, S. 24.

gehalten, wo besondere Lebensbedingungen die Ernährung durch Schnecken in den Vordergrund stellen.

Hier handelt es sich um Charaktere, die einerseits als konstantes Attribut einer bestimmten Gattung (*Cychnus*), andererseits bei verschiedenen Arten anderer Gattungen als Merkmale von Lokalrassen auftreten¹⁾, und solche Vorkommnisse bilden einen Übergang zu der weitverbreiteten Erscheinung, daß dieselbe adaptative Eigenschaft innerhalb einer größeren systematischen Gruppe bald da, bald dort als wirkliches Speziesmerkmal, und zwar auf Grund gleichgerichteter Potenzen höherer Ordnung, zutage tritt.

Die Zeichnungsmuster der Schmetterlingsflügel haben mindestens in vielen Fällen eine biologische Bedeutung, sei es als Schutzeinrichtungen, sei es als Arterkennungs- oder Geschlechtsmerkmale. Im speziellen muß dies auch für manche markante Zeichnungsmerkmale von eng umschriebenem Charakter, wie es die Augenflecke sind, Gültigkeit haben, und bekanntlich kommen gerade diese in den allerverschiedensten Gruppen der Tag- und Nachtschmetterlinge vor, so daß man von einer außerordentlich weiten Verbreitung der Entwicklungspotenz sprechen kann. Im Gefolge einer verhältnismäßig leicht zustande kommenden Variation des Keimplasmas wird die Wachstumsordnung der Flügel derartig verschoben und im Zusammenhang damit die Ablagerung des Pigmentes auf eine solche Weise verändert, daß ein konzentrisches oder spiralisches Zeichnungsmuster zustande kommt, sowie bekanntlich auch bei der Hauskatze die durch das Hautwachstum bedingte Fellzeichnung eine spiralische oder augenähnliche Anordnung annehmen kann (die blotched tabby-Rasse der englischen Züchter). Ähnliches gilt für die scharf umrissenen, metallisch glänzenden Flügelmale, die sich bei verschiedenen Schmetterlingen finden. Speziell innerhalb der Familie der Hepialiden treten derartig glänzende Flecke sozusagen sprungweise bei den verschiedensten Gattungen und Arten auf, und diese Erscheinung legt, namentlich im Hinblick auf die außerordent-

1) Auch in bezug auf Farbe, Skulptur der Flügeldecken, Rudimentation der Hinterflügel u. a. zeigen die *Carabus*-Arten zahlreiche Parallelerscheinungen. In bezug auf das letztgenannte, für unser Problem sehr interessante Verhältnis vgl. die Veröffentlichungen von P. Born (*Insektenbörse* 21, 1904; *D. Entom. Nationalbibl.* II, 1911, Nr. 5 u. a.), sowie R. Örtel, *Zeitschr. f. Morph. u. Ök.*, 1, 1924.

liche individuelle Variabilität, welche das Zeichnungsmuster der Hepialiden zeigt, den Gedanken nahe, daß, wie van Bemmelen¹⁾ sagt, „eine hereditäre Tendenz zur Ausbildung glänzender Flecke auf der ganzen Vorderflügelfläche bei allen Hepialiden vorhanden sein muß, daß diese Tendenz aber durch andere Faktoren unterdrückt oder abgeändert (Entstehung blauer oder brauner Flecke) oder auf bestimmte Flügelfelder beschränkt sein kann. In anderen Fällen ist sie im Gegensatz dazu voll entwickelt, so daß vollständiger Metallismus entsteht“. Auch hier kann also von Potenzen gesprochen werden, die allen Spezies einer anscheinend gut umschriebenen Familie zukommen.

Was hier von einzelnen Zeichnungselementen der Schmetterlingsflügel, besonders von den Augenflecken gesagt ist, gilt auch für den Parallelismus in der Ausbildung des ganzen Zeichnungsmusters, wie er uns auf dem Gebiet der Mimikryerscheinungen der Schmetterlinge entgegentritt. Vielfach zeigen Angehörige von drei oder vier verschiedenen Familien, die überwiegend zu den Tagfaltern, vereinzelt auch zu systematisch fernerstehenden Gruppen gehören, dieselben Zeichnungsmuster, und umgekehrt finden wir unter den Arten der Gattung *Elymnias* sieben oder acht fremde Zeichnungs- und Färbungstypen aus sechs verschiedenen Gattungen vertreten²⁾. Es ist eben in den verschiedenen Familien speziell der Tagfalter ein „größerer, aber nicht unbegrenzter Besitz“ von gleichgerichteten Potenzen vorhanden, deren Aktivierung bestimmte Verschiebungen des Entwicklungsmechanismus und besonders der Wachstums- und Pigmentierungsordnung der Flügelanlagen mit sich bringt.

Die am Hinterflügel vieler Schmetterlinge auftretenden Schwanzbildungen stehen höchstwahrscheinlich in irgendeiner Beziehung zum Flugvermögen und kommen wohl auch als Arterkennungsmerkmale in Betracht, sind also vermutlich adaptativer Natur. Halten wir uns zunächst an die bekannteste hierher gehörige Erscheinung, an den Schwanz der Papilioniden, der durch eine Verlängerung der vierten, vom Innenrand an gezählten Ader (dritten Radialader) der Hinterflügel bedingt ist³⁾. Speziell bei *Papilio Memnon* kommt der geschwänzte Zustand rassenmäßig

1) J. F. van Bemmelen, On the phylogenetic significance of the wingmarkings in Hepialids. Proc. K. Ak. Wet. Amsterdam 18, 1916, S. 1261, 1264.

2) Weismann, Vorträge über Deszendenztheorie, I. Bd., 5. Vortrag.

3) Vgl. besonders die Unterseite von *P. thoas*, Fig. 1 A.

neben nichtgeschwänzten Formen vor¹⁾, bei anderen Arten (z. B. *P. thoas*, Fig. 1 A; *P. protesilaus*, Fig. 1 A₁) bilden die Schwänze aber ein konstantes Artmerkmal, so daß also jedenfalls eine durch die ganze Familie verbreitete Entwicklungspotenz vorliegt. Dieselbe Tendenz zur Schwanzbildung tritt aber auch außerhalb der Ordnung der Tagfalter einerseits bei den tropischen Uraniden (z. B. *Urania leilus*, Fig. 1 B), andererseits bei den Spannern, speziell bei unserem Nachtschwalbenschwanz oder Hollunderspanner (*Urapteryx sambuci*) und seinen Verwandten (Fig. 1 C, *Choerodes* sp.), auf, so daß angenommen werden kann, daß sie

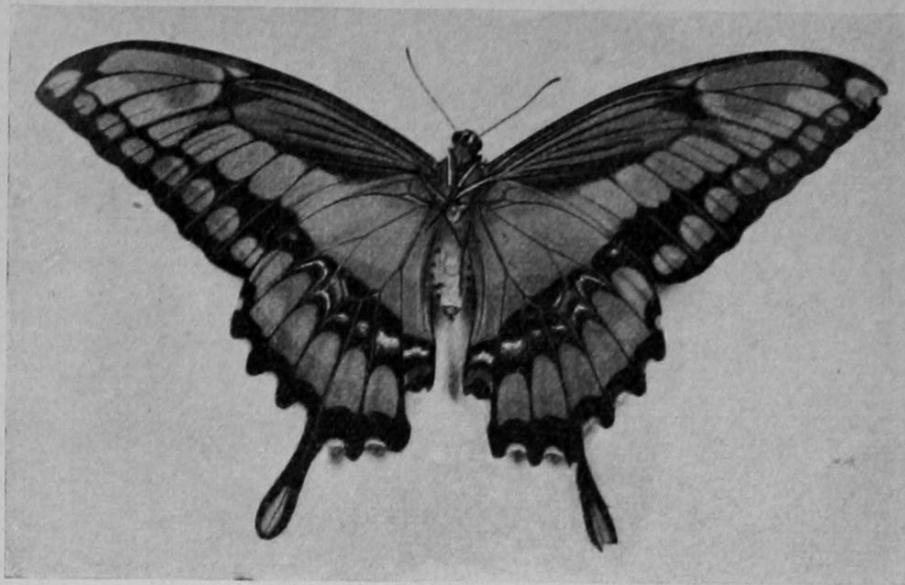


Fig. 1 A.

als virtuelle Potenz eine noch weitere Verbreitung hat und vielleicht auch auf experimentellem Wege zur Entfaltung gebracht werden könnte. Die etwas abweichenden Verhältnisse bei den Nymphaliden (Fig. 1 D), Lycaeniden (Fig. 1 E) und Saturniiden (Fig. 1 F) sollen vorläufig beiseite gelassen werden.

Das folgende, dem Gebiete der Wirbeltiere entnommene Beispiel, die blaue Farbe der Vogelfedern²⁾, zeigt eine noch weitere Verbreitung einer Potenz höherer Ordnung. Auch zeigt sich hier deutlicher als bei den Schwanzbildungen der Schmetterlinge ein abgestuftes Auftreten in der Weise, daß in bestimmten Gruppen die Potenz in regelmäßiger Weise, in anderen mehr aus-

1) Vgl. de Meijere, Zeitschr. indukt. Abst. 3, 1910.

2) Haecker u. G. Meyer, Zool. Jahrb. (Syst.) 15, 1901, S. 284.

nahmsweise zur Entfaltung kommt. Wie von vornherein zu erwarten ist, tritt neben Zentren größerer Dichtigkeit eine Art

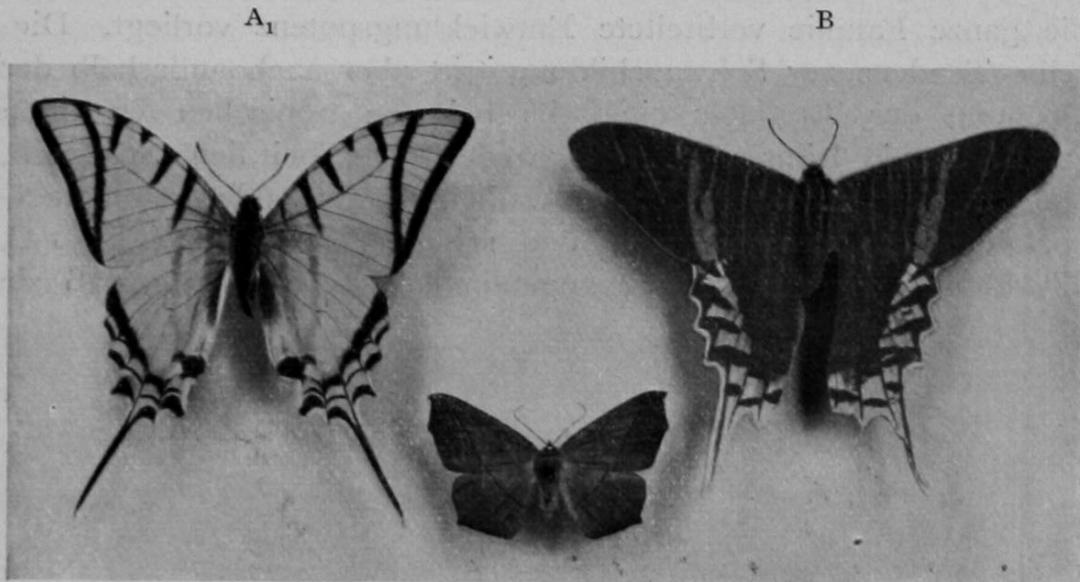


Fig. 1 A₁—C.

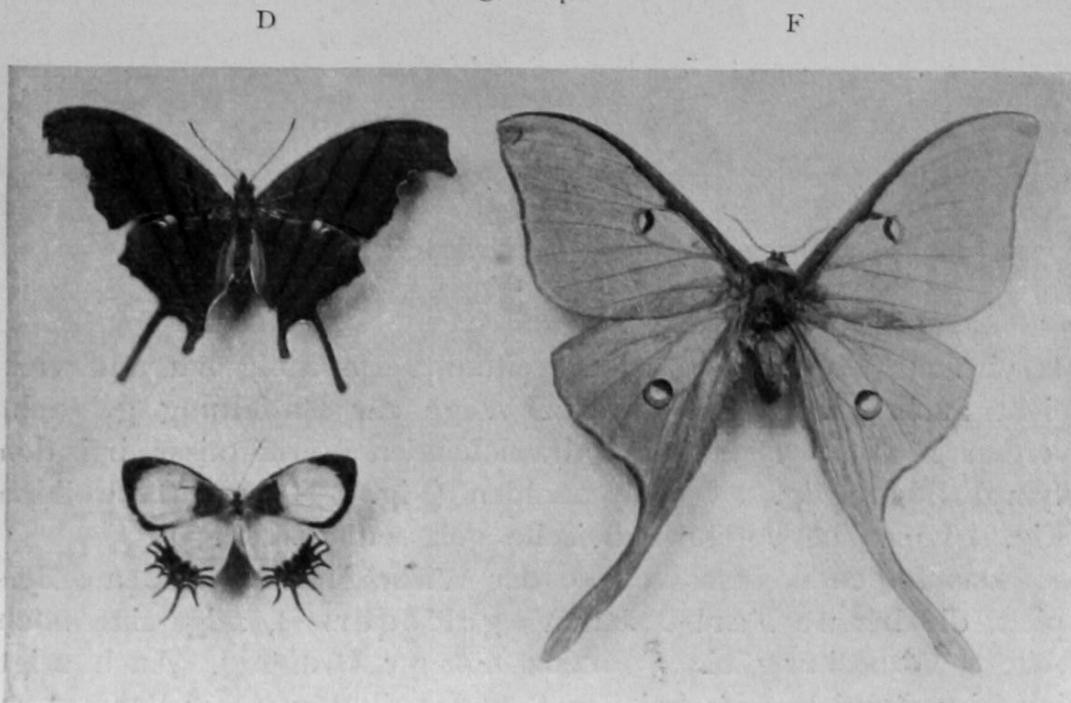


Fig. 1 D—F.

Diaspora auf, in welcher die Erscheinung immer seltener wird und schließlich vollkommen abklingt. Die entferntere oder nähere Verwandtschaft spielt bei dieser Verteilung nicht allein die aus-

schlaggebende Rolle, vielmehr dürfte es auch von besonderen biologischen Verhältnissen abhängen, ob die Potenz zu dauerndem Leben erwacht.

Die blaue Farbe der Vogelfedern ist durch das Zusammenwirken mehrerer Faktoren bedingt. In erster Linie kommt in Betracht die Umwandlung der oberflächlich gelegenen Markzellen der Federnäste in „Kästchenzellen“, d. h. in Zellen von kubischer oder keilförmiger Gestalt und mit sehr dicker verhornter Wandung, in welcher die Poren, die man auch bei nicht-blauen Federn findet, besonders stark entwickelt sind, so daß ein die

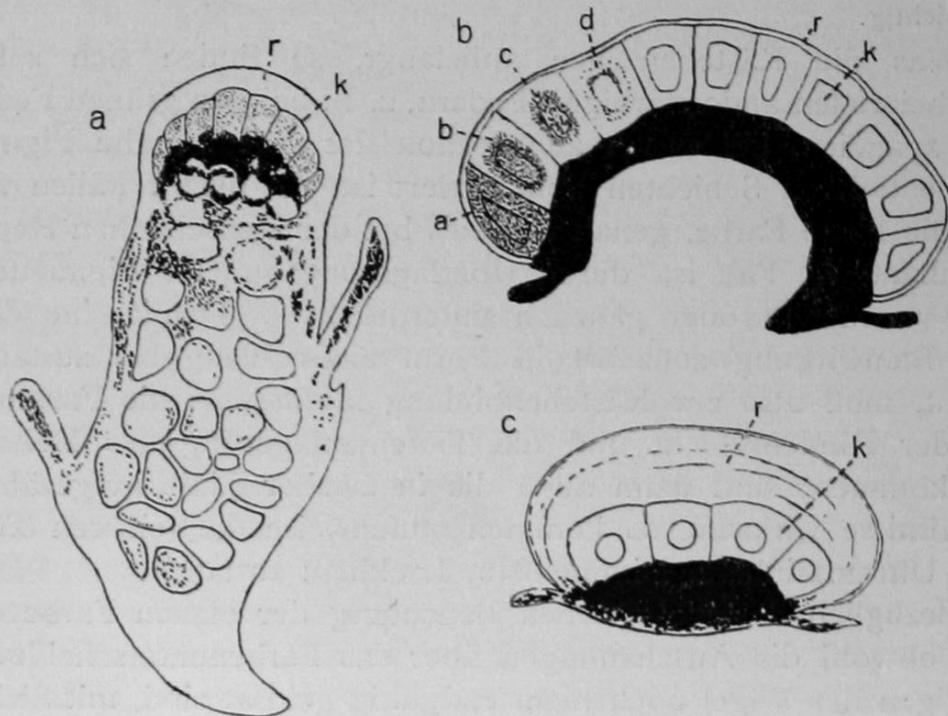


Fig. 2.

blauen Strahlen reflektierendes „trübes Medium“ (Hornsubstanz + Luft) zustandekommt (Fig. 2 a—c, *k*). Hand in Hand damit geht die Unterdrückung der Pigmentbildung in der Rinde (*r*) und in den Kästchenzellen und eine dichte Anhäufung von Melanin in den darunterliegenden Markzellen, wodurch das reflektierte blaue Licht vor der Trübung durch andersfarbige Strahlen geschützt wird. In zweiter Linie kann dann eine wesentliche Verdickung der Rindenschicht (Fig. 2 c), eine starke, zum Teil mit Wölbung verbundene Breitenausdehnung der ganzen Federnäste (Fig. 2 b) und der Wegfall der störend wirkenden Federnstrahlen hinzukommen.

Die Figuren 2 a—c geben einige Schnittbilder aus meiner Tübinger Dissertation (1890) und aus einer gemeinschaftlich mit dem Freiburger Physiker G. Meyer verfaßten Arbeit (1901) wieder. In Fig. 2 a ist ein Querschnitt durch den Federnast einer Schwanzfeder eines Aras (*Sittace macao*), in Fig. 2 b ein Federnast von *Cotinga coerulea*, in Fig. 2 c ein solcher vom Eisvogel (*Alcedo ispida*) abgebildet. Beim Kotinga wird durch die Wölbung der stark abgeplatteten Federnäste eine kräftige Glanzwirkung erzielt, beim Eisvogel ist die Rinde besonders mächtig entwickelt. In Fig. 2 b (a—d) sieht man, wie allmählich durch den eindringenden Kanadabalsam die Luft aus den Porengängen der Kästchenzellenwandung verdrängt wird; das noch vollkommen luftgefüllte Kästchen *a* erscheint im durchgehenden Licht rötlichgelb, im reflektierten blau; die vom Kanadabalsam durchtränkten Kästchen der rechten Ramushälfte sind vollständig durchsichtig.

Was die Kästchenzellen anbelangt, so finden sich solche auch bei vielen andersfarbigen Federn, z. B. bei den grünen Federn der Papageien, bei denen auch schon das melanotische Pigment auf die tieferen Schichten konzentriert ist. In diesen Fällen wird aber die blaue Farbe, genau wie dies bei der menschlichen Regenbogenhaut der Fall ist, durch Überlagerung anderer Pigmente in Grün verwandelt oder gänzlich unterdrückt¹⁾. Damit eine deutliche Blauwirkung zunächst in Form eines Blaugrüns zustandekommt, muß also zur Kästchenbildung mindestens die Farblosigkeit der Rindenschicht und die Tiefenverlagerung des Melanins hinzukommen; sind dann auch die in zweiter Linie aufgezählten Verhältnisse wirksam, so kommen stufenweise die reineren Töne, z. B. Ultramarinblau, Himmelblau, Lackblau zustande.

Bezüglich der biologischen Bedeutung der blauen Farbe darf man, obwohl die Anschauungen über das Farbenunterscheidungsvermögen der Vögel noch nicht endgültig geklärt sind, mit Sicherheit annehmen, daß das Blau in vielen Fällen wirklich die Bedeutung einer Schmuckfarbe besitzt. Dafür spricht unter anderem das häufige Vorkommen der blauen Farbe an den „Prädilektionsstellen“ der eigentlichen Schmuckfarben, vor allem am Kopfe, wo Blau und Scharlachrot, eine Schmuckfarbe ersten Ranges, nicht selten nebeneinander vorkommen; ferner das Auftreten von Blau bei Männchen solcher Arten, deren Weibchen und Jugendformen ein grünes Gefieder haben, u. a.

Daß den Schmuckfarben und besonders dem Blau tatsächlich eine wichtige biologische Bedeutung zukommt, darauf scheint mir deutlich

1) Die Fig. 2 a läßt auch die Verhältnisse erkennen, die bei grünen Papageienfedern vorliegen. Nur hat man sich die Rinde (*r*) von einem diffusen gelben Lipochrom durchtränkt zu denken.

das häufige Vorkommen von „Schalt- oder Zwischenstreifen“ hinzuweisen. Darunter sind schmale, zwischen zwei verschiedenfarbigen Feldern eingeschaltete Bänder oder Säume einer dritten Farbe zu verstehen, durch deren Anwesenheit die Wirkung der beiden anderen Farben ganz wesentlich erhöht wird. Die Schalt- oder Zwischenstreifen, die übrigens auch in der Kunst vielfach Anwendung finden, können in drei verschiedenen Kombinationen auftreten. Entweder ist zwischen zwei im Spektrum nebeneinander liegenden Farben ein schmales Band einer dritten Farbe eingeschaltet (so bei einem Pfefferfresser, *Rhamphastus ariel*, bei welchem Scharlachrot und Orange durch Schwarz, und beim Bienenfresser *Merops apiaster*, bei welchem Hellgelb und Grün durch Schwarzbraun getrennt sind), oder es werden durch das schmale Band eine leuchtende Farbe von Braun oder Schwarz getrennt, z. B. bei einem Trogon, *Harpactes fasciatus*, bei welchem Schwarz und Karmoisinrot durch ein weißes Band, und bei *Paradisea raggiana*, bei welchem Goldgrün und Dunkelschwarzbraun durch ein gelbes Band getrennt sind, oder es werden zwei Farben, die für unser Auge als Nachbarn keine besonders erfreuliche Zusammensetzung bilden, durch ein dunkles oder helles Band getrennt. Zu den letzteren, im ganzen seltenen Fällen gehört z. B. eine Schmuckdrossel, *Pitta Macleodi*, auf deren Unterseite ein dunkles Rot und ein dunkles Blau durch ein schwarzes Band geschieden sind.

Das Auftreten der blauen Farbe zeigt nun, wie schon früher von mir nachgewiesen wurde, eine ausgesprochen gruppenweise, und zwar von einzelnen Zentren aus abklingende Verteilung. Ein erstes Zentrum bilden die „Blauvögel“ aus der Gruppe der Raken (*Coraciae*), Eisvögel (*Halcyones*) und Bienenfresser (*Meropes*). Neben ihnen stehen als zweite Hauptgruppe die Papageien. Vereinzelte Vorkommnisse finden sich dann bei einigen näher oder entfernter verwandten Gruppen, so bei den Bananenfressern (*Musophagi*), Kuckucken (*Cuculi*) und Pfefferfressern (*Rhamphasti*), während in zahlreichen anderen hierher gehörigen und teilweise durch sehr lebhaft bunte Färbung ausgezeichneten Abteilungen (*Kolibris*, *Trogons*, *Spechte*) die blaue Farbe vollkommen fehlt.

In sehr ausgeprägter Weise tritt das gruppenweise Auftreten innerhalb der Ordnung der Sperlingsvögel (*Passeriformes*) hervor. Man kann hier 5 Herde aufzählen, die ich, ohne auf Näheres einzugehen, nur kurz je durch einige Familien charakterisieren möchte: Raben, Paradiesvögel, *Dicruridae* (*Irena*) — *Tanagras* und Webenvögel — Würger und Meisen — Drosseln, Fliegenschnäpper — Schreibvögel (*Pittas*, *Kotingas*, *Pipras*). Außerhalb dieser 5 Herde kann die Blaufarbe, was besonders bemerkenswert ist, aberrativ vorkommen, so ist von Bechstein ein Goldhähnchen (*Regulus cristatus*) beschrieben worden, welches am Oberkopf nicht gelb

und schwarz, sondern schön lasurblau wie die Kehle des Blaukehlchens gefärbt war.

In den übrigen Ordnungen der Vögel finden sich nur ganz vereinzelte Vorkommnisse, so unter den Hühnern (Geierperlhuhn, *Acryllium vulturinum*), Tauben (Krontaube, Goura u. a.) und Rallen (Purpurhuhn, *Porphyrio*).

Würde man nach dem Vorgang von Sharpe eine Horizontalprojektion des mutmaßlichen Vogelstammbaums anfertigen und das Auftreten des Blau durch entsprechende Farbflecke veranschaulichen, so würde in augenfälliger Weise die abgestufte Verteilung des Merkmals, das Abklingen der Potenz von bestimmten Zentren aus zutage treten.

Auch sonst liefern die Färbungs- und Zeichnungsverhältnisse des Federkleides der Vögel zahlreiche hierher gehörige Beispiele. Von großem Interesse ist z. B. die vollkommene Parallelentwicklung, welche der Habicht (*Astur palumbarius*) und der Wanderfalke (*Falco peregrinus*), die zwei verschiedenen Raubvögelgruppen angehören, bezüglich des ontogenetischen Zeichnungswechsels und der geographischen Rassenbildung zeigen¹⁾.

Zum Schluß soll noch ein Beispiel folgen, welches in ein von der vergleichend-anatomischen und phylogenetischen Forschung viel behandeltes Gebiet gehört. Wie die blaue Farbe des Gefieders in den verschiedenen Ordnungen der Vögel auf Grund zweifelloser Parallelentwicklung vorkommt, so sehen wir in dem jetzt zu besprechenden Falle eine ganze Anzahl von lebenswichtigen Merkmalen in mehreren, in der Jetztzeit scharf voneinander geschiedenen Ordnungen verteilt und kaleidoskopisch zusammengewürfelt. Während aber die blaue Farbe nirgends zu einem durchgehenden Attribut einer ganzen Ordnung oder auch nur Familie geworden ist, pflegt in unserem Falle jedes einzelne Merkmal entweder allen Gliedern einer Ordnung zuzukommen oder sämtlichen zu fehlen; die Merkmale zeigen also im ganzen eine ordnungsweise Verteilung.

Bekanntlich finden sich bei den in der Gegenwart lebenden Gruppen der niederen Fische, besonders bei den Seekatzen (*Holocephali*), bei den Knorpel- und Knochenganoiden, Krossopterygiern und Dipnoern Charaktere der Haie und der Knochenfische, „primitive“ und spezialisierte Merkmale in den verschiedensten Kombinationen miteinander vereinigt. Im besonderen ist die von Dollo

1) Vgl. O. Kleinschmidt in der Zeitschr. Berajah 1923.

als „Spezialisationskreuzung“¹⁾ bezeichnete Erscheinung weit verbreitet, d. h. es können bei einer Gruppe die einen Organe ursprünglichere, die anderen spezialisierte Verhältnisse aufweisen als bei einer zweiten, nahe verwandten Gruppe. So haben die Seekatzen noch eine persistierende Chorda, während die echten Haie Wirbelkörper besitzen, andererseits aber zeigen die Seekatzen z. B. hinsichtlich des Kiemenapparates spezialisierte Ver-

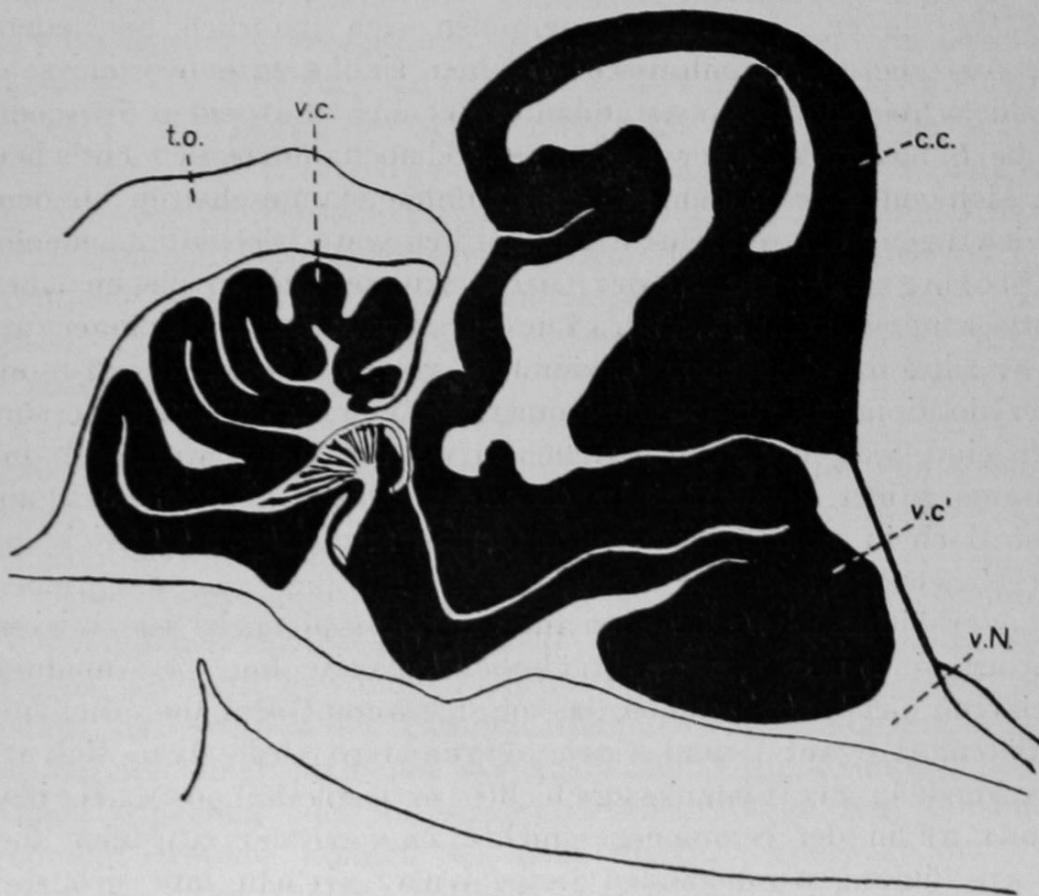


Fig. 3.

hältnisse. Diese Wechselbeziehungen sind vielfach sehr verschlungener Natur: die Krossopterygier (*Polypterus*, *Calamoichthys*) stimmen z. B. hinsichtlich der „oberen Rippen“ ausschließlich mit den echten Haien überein, die paarige Anordnung der Schwimmblase und die ventrale Mündung des Schwimmblasenganges haben sie nur mit den Dipnoern, die mächtige doppelseitige Entwicklung der Kleinhirnfalte (*Valvula cerebelli*), welche sich nicht bloß nach vorn unter das *Tectum opticum* erstreckt, sondern auch

1) Vgl. auch S. Tschulok, *Deszendenzlehre*. Jena 1918, S. 205.

weit nach hinten in den vierten Ventrikel zurückbiegt, mit einzelnen Knochenfischen (Megalops)¹⁾ gemeinsam.

Die Fig. 3 gibt nach van der Horst einen Längsschnitt durch das Kleinhirn von Megalops wieder. Man sieht, daß die unter das Tectum opticum des Mittelhirns (*t. o.*) geschobene Kleinhirnfalte (*v. c.*) einen Fortsatz (*v. c.'*) bildet, der unterhalb des Corpus cerebelli (*c. c.*) wie eine Zunge in den IV. Ventrikel (*v. IV.*) eindringt und in welchem sich eine mit dem pericerebralen Raum zusammenhängende Spalte nach hinten erstreckt.

Aus diesen Verhältnissen ergeben sich natürlich bei jedem Versuche, einen Gesamtstammbaum der Fische zu entwerfen, sehr große Schwierigkeiten, wie denn z. B. auch die beiden Forscher, die sich zuletzt mit der Frage nach den stammesgeschichtlichen Beziehungen der einzelnen Fischordnungen beschäftigt haben, N. Holmgren²⁾ und Severtzoff³⁾ zu wesentlich verschiedenen Auffassungen gelangt sind. Diese Schwierigkeiten liegen aber nicht bloß in den eben erwähnten, von den Paläontologen als Spezialisationskreuzungen zusammengefaßten Erscheinungen, sondern sind, was in den bisherigen Darstellungen nur wenig hervortreten pflegt, zweifellos in dem Umstand begründet, daß wir eben doch in vielen Fällen mit einer mehrmaligen Entwicklung der einzelnen Merkmale rechnen müssen.

Verhältnisse, wie sie eben für die Krossopterygier beschrieben worden sind und wie sie in ähnlicher Weise auch bei anderen kleineren Gruppen bestehen, lassen sich kaum ohne die Annahme erklären, daß auf Grund einer, auf mehrere Ordnungen sich erstreckenden gleichwertigen Potentialität des Keimplasmas in der Stammesgeschichte zu wiederholten Malen dieselben Bildungen entstanden sind. Ganz sicher läßt sich dies für die starke Ausdehnung der Valvula cerebelli, mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit auch für einige andere Organbildungen aussagen, und bei einigen der in Frage kommenden Erscheinungen muß, wie unten gezeigt werden soll, mindestens an diese Möglichkeit gedacht werden.

Fassen wir alle in diesem Kapitel aufgeführten Erscheinungen zusammen, so werden wir zu der folgenden Auffassung geführt.

1) C. J. van der Horst, Festschr. f. C. Kerbert, Leiden 1919, S. 118.

2) Points of view concerning forebrain morphology in lower vertebrates, Journ. Comp. Neur., V. 34, 1922.

3) Rev. zool. russe, T. 3, 1922.

Wir haben gesehen, daß die Anlagen vieler echter, nicht-adaptativer Rassenmerkmale bald nur im Rahmen von Gattungen oder Familien als virtuelle Potenzen vorhanden sind, bald eine Verbreitung über ganze Ordnungen, Klassen, Kreise, ja über einen großen Teil der gesamten organischen Welt haben, und daß solche Entwicklungsmöglichkeiten immer wieder an den verschiedensten Stellen, sogar mehrmals innerhalb derselben Kultur oder Zucht¹⁾, zur Entfaltung kommen können, ohne daß sie bei den Vorfahren je verwirklicht gewesen sein müssen. In derselben Weise gibt es aber auch adaptative, der natürlichen Zuchtwahl unterliegende Merkmale, die zum Teil als Attribute ganzer Gattungen, Familien oder Ordnungen, an den verschiedensten Plätzen eines weiteren Verwandtschaftskreises und in den verschiedensten Kombinationen zum Vorschein kommen, und bei welchen eben wegen ihrer sporadischen Verteilung und ihrer wechselnden Verbindung mit anderen Eigenschaften viel eher an eine polyphyletische, auf gleichgerichteter Potentialität beruhende Entstehung zu denken ist, als an eine monophyletische Ableitung von gemeinsamen Vorfahren, die selber bereits Träger der betreffenden Eigenschaften gewesen sind.

Die Auffassung, daß Parallelbildungen in der stammesgeschichtlichen Entwicklung doch vielleicht eine größere Rolle spielen, als man gewöhnlich anzunehmen geneigt ist, ergab sich daraus, daß von solchen Parallelvariationen einfachster Art, welche im Bereich einer kleineren systematischen Gruppe unter unseren Augen entstehen oder auf experimentellem Wege zum Vorschein gebracht werden können — man denke wieder an die Verschmelzung der Vorderrandflecke der Vanessen —, alle denkbaren Zwischenstufen hinüberführen zu ausgesprochenen Anpassungseinrichtungen, welche, mit anderen Eigenschaften ähnlicher Art in verschiedenster Weise kombiniert, innerhalb einer Klasse oder Ordnung in einer unübersichtlichen, für die phylogenetische Forschung unentwirrbaren Verteilungsweise, zum Teil als Attribute ganzer Gruppen, zutage treten.

Daß nun tatsächlich ein enger Zusammenhang zwischen allen diesen Erscheinungen besteht und daß die Vorkommnisse, die

1) Vgl. de Vries, *Mutat.-Theorie*, I, S. 561; Morgan-Nachtsheim, *Stoffl. Grundlagen der Vererbung*, S. 232; Winge, *Genetica* 4, 1922, S. 321; Mohr, *Zeitschr. ind. Abst.* 30, 1923, S. 114.

wir vorläufig als Pluripotenzerscheinungen niedrigerer und höherer Ordnung auseinandergehalten haben, im wesentlichen gleicher Natur sind, kann auch auf phänogenetischem Wege, durch die Erforschung der entwicklungsgeschichtlichen Ursachen der betreffenden Eigenschaften nachgewiesen werden¹⁾: man kann zeigen, daß auch die adaptativen, auf verschiedene Familien oder Ordnungen verteilten und teilweise gruppenweise auftretenden Parallelbildungen vielfach keinen komplexeren entwicklungsgeschichtlichen Charakter besitzen als die Parallelvariationen im engeren Sinn, und daß daher die Annahme eines mehrmaligen Auftretens innerhalb eines größeren Verwandtschaftskreises auf keine wesentlichen Schwierigkeiten stößt. Betrachten wir speziell die besprochenen Differenzierungen bei Schmetterlingen, niederen Fischen und Vögeln, so finden sich unter ihnen weder hochdifferenzierte Neubildungen, welche, ähnlich wie z. B. die Vogelfeder als Ganzes, durch eine größere Reihe aufeinanderfolgender und zusammenwirkender Entwicklungsprozesse zustandekommen, noch auch Organe, die in der Ontogenie durch harmonisches Zusammentreten verschiedenörtlicher Anlagen entstehen, wie dies bei der Hypophyse und den Nebennieren der Fall ist, vielmehr ist in der überwiegenden Zahl der Fälle der phänokritische Vorgang, d. h. derjenige Entwicklungsprozeß, durch welchen eine neue phyletische Richtung eingeleitet wird, verhältnismäßig einfacher morphogenetischer oder entwicklungsphysiologischer Art. Handelt es sich um progressive Abänderungen, so liegen diesen durchweg einfache Abänderungen der Wachstumsordnung flächenhafter oder zylindrischer Organe und verschiedene damit im Zusammenhang stehende Erscheinungen zugrunde: Faltenbildungen, Ausstülpungen, wechselnde Zahl und Verteilung von Sekundärorganen, sprungweise Vermehrung oder Verminderung metamerer Bildungen, nachträgliche Verschmelzung ursprünglich getrennter Organanlagen und Ähnliches. Andererseits können auch, ganz wie dies bei echten rassenmäßigen Parallelbildungen so häufig der Fall ist, retrogressive Bildungen eine Rolle spielen, die durch Rudimentärwerden oder Ausbleiben eines einzelnen bestimm-

1) Auf einige der hier besprochenen Verhältnisse bin ich schon in meinem Beitrag zum Wiedersheim-Gedenkband: Über die Innervierung der Vogelsyrinx, phänogenet. Betracht. über Parallelbildungen, Zeitschr. Morph. u. Anthr. 1924, sowie in: Aufg. u. Ergebn. 1924, S. 106 f. eingegangen.

ten Entwicklungsprozesses morphogenetischer oder physiologisch-chemischer Art bedingt sind. In dem einen wie in dem anderen Fall kann die weitere histologische Differenzierung die altüberlieferten Formen beibehalten, so daß die einzige Veränderung grob-morphogenetischer Art ist.

Ehe wir auf die einzelnen Beispiele eingehen, soll eine Ausnahme besprochen werden. Eine solche scheint wenigstens auf den ersten Anblick die Cychrisation der Carabiden zu bilden, da es sich hier um einen „Habitus“ oder „Status“ handelt, der sehr verschiedene Organe umfaßt, also anscheinend sehr komplexer Natur ist. Indessen darf nicht vergessen werden, daß es, entwicklungsgeschichtlich betrachtet, mehrere verschiedene Typen von habitusartigen Eigenschaftskomplexen gibt: es brauchen ja die verschiedenen Merkmale eines Habitus nicht notwendig auf einem komplexen, mit epigenetischen Wirkungen verknüpften und durch vielfach verschlungene Zusammenhänge verwickelten Entwicklungsmechanismus, also auf echter Korrelation zu beruhen, vielmehr können gleichzeitig auftretende Eigenschaften auch konjektiv bedingt sein, d. h. durch die mehrseitige Ausstrahlung (Radiation) ein und derselben (pleiotropen oder polyphänen) Erbinheit zustande kommen, wobei die Entwicklung jedes einzelnen Merkmals mehr oder weniger unabhängig von derjenigen der anderen verläuft¹⁾. Der Habitus kommt dann im wesentlichen additiv, durch summierte Wirkung der einzelnen Abänderungen zustande. Manche rassenmäßig auftretenden Wuchsformen der Pflanzen mögen zu diesem Typus gehören. Eine Art Mittelstellung zwischen den korrelativ bedingten und additiv bewirkten Habitusformen nehmen solche Fälle ein, in denen sich Veränderungen einer Erbinheit primär in Veränderungen der Funktion einer inneren Drüse, also eines übergeordneten Regulationsmechanismus, manifestieren und erst von hier aus sekundär verschiedene Teile eines Organgebietes in gleichsinniger Weise beeinflußt werden. Dies gilt z. B. für den Prognathismus inferior, speziell für den bekannten Habsburger „Familientypus“. Es ist wahrscheinlich, daß hier primär durch Abänderung einer einzelnen, im allgemeinen rein mendelnden Erbinheit die Hypophysenfunktion abgeändert ist, und daß sekundär die einzelnen Gesichtsteile (Kinn, Unterlippe, Nase, Zunge) bald sämtlich, bald nur zum Teil nach einer ganz bestimmten Richtung, nämlich im

1) Bezüglich des Begrifflichen s. S. 8.

Sinne einer Vergrößerung, umgestaltet sind. Da dieser „über-gelagerte“ Wachstumsexzeß durch einen einzelnen Faktor bedingt ist, so darf der Prognathismus inferior, obwohl die einzelnen beteiligten Organe jedes für sich komplex-verursachte Gebilde sind, als einfach-verursacht angesehen werden¹⁾. Welchem dieser drei Typen die Cychrisation zuzurechnen ist, kann erst durch genauere phänogenetische Untersuchungen festgestellt werden. Am wahrscheinlichsten scheint es mir aber zu sein, daß sie zum zweiten Typus gehört und im wesentlichen durch Addition mehrerer einfach-verursachter Wirkungen einer pleiotropen Einheit zustande kommt.

Bei allen anderen aufgezählten Manifestationen einer Potentialität höherer Ordnung kommen einfachere Verschiebungen der Wachstumsordnung oder Hemmungserscheinungen verschiedener Art in Frage. Ersteres gilt für die öfters sich wiederholenden Zeichnungsmuster der Schmetterlinge: dürfen wir doch als die eigentliche entwicklungsgeschichtliche Grundlage der Schmetterlingszeichnung die spezifische Wachstumsordnung der Flügelanlagen ansehen²⁾. Man kann sich unschwer vorstellen, daß in der Stammesgeschichte der betreffenden Schmetterlingsgruppen infolge verhältnismäßig geringfügiger, die anderen Spezies- und Gattungscharaktere nicht berührender Abänderungen des Artplasmas gleichsinnige Verschiebungen der Wachstumsordnung der Flügelanlagen hervorgerufen wurden, die zum Teil in einer scheinbar radikalen Veränderung des Zeichnungsmusters zum Ausdruck kamen. Das, was sich hierbei in der Stammesgeschichte abspielte, kann wohl nicht besser veranschaulicht werden, als durch den nochmaligen Hinweis auf die früher erwähnten Anomalien des Radiolarienskelettes: bei diesem werden schon durch ganz geringe Unterschiede in der Masse und im physikalischen Verhalten der vom Zellplasma produzierten Sekrete, also durch Unterschiede, die ihrerseits sicher nur in geringfügigen Verschiedenheiten der Konstitution des Keimplasmas ihren Ursprung haben, weitgreifende diskontinuierliche Unterschiede im äußeren Habitus des Skelettes bewirkt³⁾.

1) Vgl. auch Umkehrb. Proz., S. 27 f.

2) Vgl. Phä., S. 199; Goldschmidt, Die quant. Grundlage von Vererb. u. Artbildung. Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech., Heft 24, 1920, S. 76, u. Arch. Entw.-Mech., 47, 1920, S. 23.

3) Phä., S. 17.

Die Schwanzbildungen der Schmetterlinge sind meines Wissens bis jetzt noch nicht phänogenetisch untersucht worden. Man kann aber mit Sicherheit sagen, daß es sich um ein disharmonisches, mit dem einseitigen Auswachsen bestimmter Flügeladern im Zusammenhang stehendes Wachstum der Flügelanlage handelt und daß sich für die phylogenetische Untersuchung zwei Probleme, ein allgemeines und ein spezielles, ergeben werden. Mit Rücksicht darauf, daß in einzelnen Fällen, z. B. bei verschiedenen Papilioniden, der Hinterflügelrand auch an den Enden der anderen Adern lappenförmig ausgezogen ist und dann der Schwanz nur als ein besonders stark entwickelter Lappen erscheint¹⁾, wird man fragen müssen: durch welche Faktoren ist überhaupt das ungleiche Wachstum des Flügelrandes an den Enden der Adern und in den Interradien bedingt, und, zweitens, lassen sich etwa entwicklungsgeschichtliche Gründe dafür angeben, daß bei den Papilioniden, Uraniiden und bei *Urapteryx* die Schwanzbildung gerade an die dritte Radialader gebunden ist, während bei Nymphaliden (z. B. *Megalura peleus*, S. 30, Fig. 1 D) zwei, bei manchen Lycäniden (z. B. *Diorhina butes*, Fig. 1 E) in wechselnder Ausbildung drei oder mehrere auftreten und bei manchen Saturniiden (z. B. *Actias luna*, Fig. 1 F) die Innenecke des Hinterflügels zu einem langen Schwanz ausgezogen ist. Die rückläufig-entwicklungsgeschichtliche und die experimentelle Untersuchung werden hier weitere Aufklärung bringen.

Anderes liegt bei der blauen Farbe der Vogelfedern vor. Schon oben ist mitgeteilt worden, was sich aus der phänoanalytischen Untersuchung der fertigen blauen Feder ergibt. Eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung ist bisher nicht möglich gewesen²⁾, aber man kann doch die entwicklungsgeschichtlichen Faktoren nennen, welche bei nahe verwandten Arten oder bei verschiedenen Altersstadien oder in den beiden Geschlechtern einer Art das Auftreten oder den Wegfall der Blaufärbung in erster Linie bedingen³⁾. Sehen wir ab von einigen tropischen Vögeln (*Malurus*, *Irene* u. a.), bei welchen möglicherweise das Blau unmittelbar auf dem Boden einer braunen oder schwarzen Gefiederfarbe entstanden ist, sowie von einigen ganz einzel-

1) Z. B. *Papilio Polyzelus* und *Hephaestion* aus Mexiko, vgl. Feller, Novara-Expedition, Taf. 6, Fig. a u. b.

2) Haecker und Meyer, S. 283.

3) L. c., S. 290.

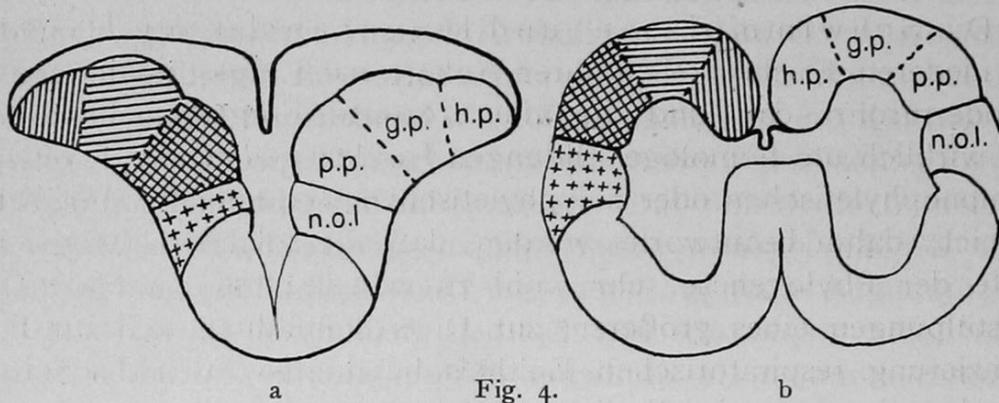
stehenden Vorkommnissen, wie sie sich z. B. bei Tauben¹⁾ finden, so ist, wie schon früher angedeutet wurde, das Auftreten der blauen Farbe durch eine weite Verbreitung der grünen Gefiederfarbe allenthalben vorbereitet, indem bereits bei dieser die Differenzierung der sogenannten Kästchenzellen und eine Konzentration des braunen Pigmentes auf die Unterseite der Federnäste angebahnt ist (Fig. 2 a; vgl. die Anm. auf S. 32). Die blaue Farbe kommt dann vor allem infolge der Unterdrückung des gelben Rindenlipochroms zum Vorschein. Daß dies in der Tat der gewöhnliche Weg ist, auf welchem zunächst die einfacheren, weniger glänzenden Stufen des Blau zustandekommen, wird besonders dadurch erwiesen, daß bei vielen Papageien, bei Bienenfressern (*Meropes*) und Cörebiden die jungen Vögel und die Weibchen eine vorwiegende Grünfärbung zeigen, während die erwachsenen Männchen ausgedehnte blaue Farbfelder besitzen. Unter Weiterbildung der Kästchenstruktur und unter Hinzutreten der auf S. 31 an zweiter Stelle genannten Faktoren entstehen dann die höheren Stufen der Blaufärbung.

Jedenfalls ist die blaue Farbe zunächst auf einen Defekt, nämlich auf eine die gelben und roten Lipochrome betreffende Entwicklungshemmung zurückzuführen und darf also in ihren ersten Anfängen als einfach-*verursacht* betrachtet werden, wodurch ihre oftmalige polyphyletische Entstehung ohne weiteres verständlich wird. Die feinere Ausarbeitung und die Entwicklung besonders prächtiger Varianten kann allerdings erst durch Hinzutreten weiterer Differenzierungen zustandekommen.

Auch für die Fische läßt sich zeigen, daß wohl sämtliche Organbildungen, bei welchen im Hinblick auf ihr zerstreutes Vorkommen an eine polyphyletische Entstehung gedacht werden kann, auf einem einfachen Entwicklungsprozesse beruhen. So stellt sich die starke doppelseitige Ausbildung der *Valvula cerebelli*, die einerseits bei den Krossopterygiern, andererseits bei

1) Bei den Tauben ist durch die birnförmige Querschnittsform der Federnäste und die starke, kantenartige Ausbildung der gewölbten Rindenschicht die auf der Reflexion der kurzwelligen Strahlen beruhende optische Wirkung der Kästchenzellen verhindert. Trotzdem ist auch in dieser Vogelordnung in einigen wenigen Gattungen eine blaue Federnfarbe erzielt worden, und zwar bemerkenswerterweise auf ganz neuen Wegen, entweder dadurch, daß sich nicht in den Federnästen, sondern in den Federnstrahlen typische Kästchenzellen vorfinden (*Goura*, *Alectroenas*) oder durch die in der Klasse der Vögel einzigstehende Ausbildung eines diffusen blauen Pigmentes (*Cyanotreron*). Vgl. l. c., S. 280.

einzelnen Knochenfischen vorkommt, als eine einfache Faltenbildung größerer Art dar. Auch bei der als *Exversion* bekannten seitlichen Ausklappung der seitlichen Teile der Telencephalonhemisphären¹⁾, die sich bei den Krossopterygiern (*Polypterus*), Ganoiden und Knochenfischen findet und bei welcher an eine mehrmalige Entstehung gedacht werden kann, wird der entwicklungsgeschichtliche Grundprozeß durch eine Faltenbildung grobmorphologischer Art gebildet. Es ist dabei bemerkenswert, daß das Bild, welches die histologische Differenzierung des Großhirns, speziell die Gliederung der pallialen und subpallialen Teile zeigt, nach Holmgrens Untersuchungen sehr einheitlicher Art ist: man vergleiche die von Holmgren gegebenen Schemata, welche die Anordnung der Vorderhirnkerne beim evertierten



(Fig. 4 a) und beim invertierten (Fig. 4 b) Typus veranschaulichen (in unserer nach Holmgrens Abbildung kopierten Fig. 4 sind der Einfachheit halber nur die pallialen Strukturen, das hippocampale (*h. p.*), generale (*g. p.*) und pyriforme (*p. p.*) Pallium, sowie der Nucleus olfactorius lateralis (*n. o. l.*) eingetragen). Holmgren ist nun allerdings der Ansicht, daß die Übereinstimmung der subpallialen Teile, welche die Gattung *Polypterus* mit anderen Fischen zeigt, gegen die Annahme spreche, daß speziell hier die *Exversion* in selbständiger Weise entstanden sei²⁾. Aber es scheint mir der Annahme nichts im Wege zu stehen, daß schon bei den gemeinsamen Vorfahren der niederen Fische (vielleicht mit Ausschluß der Neunaugen) alle histologischen Hauptstrukturen angelegt waren und daß auf diesem uralten, in

1) N. Holmgren, l. c., S. 391 ff., 417 (Anm. 5), 421 ff., 429 ff., 437; vgl. auch O. Bütschlis Vorlesungen, Bd. 1, S. 571.

2) L. c., S. 429.

seinen wesentlichen Zügen bereits differenzierten Boden die Exversion als grob-morphologischer Prozeß mehrmals, wenn auch zum Teil in etwas verschiedener Weise (Polypterus) hinzutreten, „sich überlagern“ konnte, ohne daß jene Strukturen verändert wurden. Ich habe an anderer Stelle das Verhältnis durch folgendes Bild zu veranschaulichen versucht. So wie in einem Küstengebiet die Hügel- und Talbildungen, die Vegetation und die menschlichen Bauwerke nicht notwendig durch die langsamen säkularen Hebungen und Senkungen des Festlandes bzw. Meeresspiegels beeinträchtigt werden, so ist es auch denkbar, daß sehr feine und weitgehende histologische Differenzierungen durch sekundäre Faltenbildungen des Mutterbodens nicht weiter berührt werden.

Die Schwimmblasen- und lungenähnlichen Organe der niederen Fische stellen ihrer Anlage nach Ausstülpungen des Entodermrohrs dar, und die viel erörterte Frage, inwieweit es sich wirklich um homologe Bildungen handelt und ferner inwieweit sie monophyletischen oder polyphyletischen Ursprungs sind¹⁾, kann vielleicht dahin beantwortet werden, daß alle solche Bildungen im Laufe der Phylogenese sehr wohl zu wiederholten Malen als Ausstülpungen eines größeren, zur Divertikelbildung und zur Differenzierung respiratorischen Epithels befähigten Darmabschnittes entstehen konnten, in ähnlicher Weise wie die mittleren Darmabschnitte nach dem früher Gesagten die allgemeine Potenz zur Entstehung pankreasartiger Bildungen zu besitzen scheinen.

Sehr interessante Verhältnisse bietet nach der Darstellung von Versluys²⁾ der Kiemenapparat der Haie dar. Manche Vorkommnisse lassen es nach diesem Forscher als zweifelhaft erscheinen, ob sich die Fische und speziell die Haie mit 5 Kiemenbögen in einfacher geradliniger Deszendenz aus Formen mit einer größeren Anzahl von Kiemenbögen und -spalten durch allmähliche Rückbildung einzelner Bögen ausgebildet haben. Er hält es vielmehr für möglich, daß durch mutative Abänderung der Wachstumsordnung, vielleicht zu wiederholten Malen, aus heptanthen und hexanthen Formen pentanthe oder umgekehrt aus

1) Vgl. R. Wiedersheim, Zool. Jahrb., Suppl. 7, 1904; E. Göppert, Festschr. f. E. Haeckel, Jena 1904; A. Opperl, Lehrb. d. vergl. mikr. Anat., 6. Teil, Jena 1905, S. 127.

2) Vgl. J. Versluys, Über die Rückbildung der Kiemenbögen bei den Selachii. Bijdr. tot de Dierk., 22. Aufl., 1922 (Festnummer für M. Weber).

letzteren erstere hervorgegangen sind, so wie die einzelnen Abschnitte der Wirbelsäule des Menschen und anderer Säuger auf mutativem Wege eine Verminderung oder Vergrößerung der Wirbelzahl erfahren können. Gegen eine allmähliche Rückbildung im gewöhnlich angenommenen Sinne spricht unter anderem die Tatsache, daß die pentanche Gattung *Pristiophorus* trotz naher Verwandtschaft mit der ausgeprägt hexanchen Gattung *Pliotrema* nicht die geringste Andeutung eines sechsten Kiemenbogenrestes besitzt, wie zu erwarten wäre, wenn eine allmähliche Rückbildung des Apparates von hinten nach vorn anzunehmen ist¹⁾. Auch sonst fehlen so gut wie ganz Rudimente von Bogen und Spalten, die auf eine allmähliche Rückbildung hinweisen könnten. Schließlich ist auch die Tatsache bemerkenswert, daß geologisch alte und primitive Selachier wie die *Ichthyotomi* und *Acanthodi* nur fünf Kiemenbogen hatten. Da, wie früher erwähnt wurde, die sprungweise Vermehrung oder Verminderung mehrerer Organe zu den einfachen Änderungen der Wachstumsordnung zu rechnen ist, so würden die Versluys'schen Annahmen auf kein entwicklungsgeschichtliches Bedenken stoßen.

Die bei den Selachiern und Dipnoern vermutlich in selbständiger Weise entstandene Verschmelzung des Palatoquadratum mit dem Schädel und die damit verbundene Ausschaltung des Hyomandibulare als eines beweglichen Kieferstiels (*Autostylie*) ist, wenn auch die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse noch nicht vollkommen klar liegen²⁾, wohl darauf zurückzuführen, daß infolge einer Änderung der Wachstumsordnung des mesenchymatischen Bildungsgewebes ursprünglich selbständige Knorpelbildungszentren zu dicht nebeneinander liegen. Auch hier liegt also eine verhältnismäßig einfache Wachstumsstörung vor.

Zum Schluß noch ein Wort über die sogenannte Spiralklappe im Darm der niederen Fische. Wie schon seit Meckel und Joh. Müller bekannt ist, kommen speziell bei Haien zwei verschiedene Bildungen vor: eine ins Darmlumen einspringende, spiralig aufgerollte Längsfalte, die morphologisch einer der Parallelfalten des Neunaugen-Darms gleichwertig sein dürfte, und eine schraubige Windung des Epithelrohrs, die besonders bei unserem Laboratoriumstier, bei *Pristiurus*, in vollkommener Weise

1) Versluys, l. c., S. 96, 102.

2) Vgl. O. Bütschli, l. c., S. 249.

ausgebildet ist. Schon der doppelte Entwicklungsmodus bei den Haien, ferner der sehr verschiedene Ausbildungsgrad bei den einzelnen Abteilungen der Ganoiden und das Auftreten einer Spiralklappe bei den Ichthyosauriern weisen auf die Möglichkeit hin, daß zu wiederholten Malen ähnliche Bildungen entstanden sind. Andererseits lassen sich, wie im Anschluß an Rückerts¹⁾ entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen gesagt werden kann, beide grundlegenden entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge in letzter Linie auf Änderungen im primär gegebenen Längswachstumsrhythmus des Epithelrohrs, also auf verhältnismäßig einfache Entwicklungsfaktoren zurückführen²⁾.

Alles in allem läßt sich zeigen, daß sämtliche familien-, ordnungs- oder klassenweise vorkommenden Merkmale, bei welchen auf Grund ihres zerstreuten Vorkommens und ihrer kaleidoskopisch wechselnden Verknüpfung mit anderen Merkmalen mit der Möglichkeit einer polyphyletischen Entstehung gerechnet werden muß, sich in bezug auf die ersten entwicklungsgeschichtlichen Ursachen nicht wesentlich anders verhalten als diejenigen wiederholt auftretenden Variationen, die wegen ihres nicht-adaptativen Charakters und auch in ihrem übrigen Verhalten in das Gebiet der echten Rassenmerkmale zu rechnen und als typische Parallelbildungen zu bezeichnen sind. Die Frage bleibt dabei offen, ob die zugrundeliegenden Potenzen in beiden Fällen doch vielleicht als verschiedenartig zu betrachten sind, und ob die Unterscheidung zwischen einer Potenzialität niedriger (erster) und höherer (zweiter) Ordnung (S. 25) mehr als nur einen systematischen Wert besitzt. Bis auf weiteres dürfte es jedenfalls zweckmäßig sein, solche, auf verschiedene Familien, Ordnungen oder Klassen verteilten Parallelbildungen adaptativen Charakters, namentlich dann, wenn man ihnen eine mehr kontinuierliche stammesgeschichtliche Entstehung zuschreiben muß und wenn sie infolge sekundärer Differenzierungen keinen wirklich strengen Parallelismus zeigen (vgl. die blaue Federnfarbe), als Parallelbildungen höherer und höch-

1) Vgl. Rückert, Arch. Entw.-Mech. 4, 1896; Ooppel, Lehrb. vergl. mikrosk. Anat., 2. Teil, Jena 1897, S. 305 ff.

2) Von Interesse würde es sein, auch die Frage des polyphyletischen Ursprungs der Plattfische und ihrer Asymmetrie (V. Franz, Geschichte der Organismen, Jena 1924, S. 678) vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus näher zu untersuchen.

ster Ordnung von solchen niedriger Ordnung, zu welchen die einfachen ubiquitären Rassenmerkmale gehören, zu unterscheiden.

Des näheren kann man sich die Entstehung von Parallelbildungen höherer und höchster Ordnung in folgender Weise veranschaulichen: Ebenso wie in sämtlichen Individuen einer rezenten Art, Gattung oder Familie gleichgerichtete virtuelle Potenzen stecken, die unter bestimmten Bedingungen bald da, bald dort als Parallelvariationen manifest werden können, so haben natürlich auch schon die Keimplasmen der ältesten Vorfahren, beispielsweise der Fische, einen gemeinsamen Schatz oder Grundstock von virtuellen Potenzen besessen. Denkt man sich nun, daß sich eine solche Potenz in sehr frühen Stadien der Phylogenese, vielleicht schon im Paläo- oder Mesozoikum in verschiedenen, näher oder entfernter verwandten Arten als Parallelbildung manifestiert hat, daß dann das betreffende Merkmal eine adaptative Bedeutung gewonnen hat und sodann in mehreren, von jenen Arten sich ableitenden, lebens- und entwicklungsfähigen Linien erhalten geblieben ist, so kann es uns in der Gegenwart als dauerndes Attribut scharf getrennter Familien, Ordnungen oder Klassen entgegnetreten, ohne daß die betreffende Entwicklungspotenz bereits bei den gemeinsamen Vorfahren aller dieser Gruppen manifest geworden war.

Es wurde zu zeigen versucht, daß solche wiederholt auftretende Merkmale, bei welchen wegen der kaleidoskopisch wechselnden Verbindung mit anderen Eigenschaften und der daraus sich ergebenden genealogischen Schwierigkeiten an eine polyphyletische Entstehung gedacht werden muß, im allgemeinen ihrer ersten entwicklungsgeschichtlichen Wurzel nach einfacher Natur sind. Umgekehrt kann aber gesagt werden, daß für die Frage, ob irgendwelche mehrfach auftretenden Familien-, Ordnungs- oder Klassenmerkmale polyphyletisch gedeutet werden können, die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse von größter Bedeutung sind: sind diese Merkmale ihrem ersten Ursprung und Bauplan nach als entwicklungsgeschichtlich einfach-verursacht anzusehen, so wird eine polyphyletische Entstehung stark in Frage kommen, auch dann, wenn sie vielleicht in histologischer Hinsicht sehr weitgehende, von Vorfahren übernommene oder sekundär hinzugekommene Differenzierungen zeigen; sind sie ihrer ersten Entstehung nach komplex-verursacht, so wird ein mehrmaliges Auftreten unwahrscheinlich sein. Hier dürfte, wie ich schon an anderer Stelle sagte, die

Möglichkeit einer Erweiterung der paläontologisch-stammesgeschichtlichen Methodik gelegen sein.

Da, wie oben (S. 8) erwähnt wurde, mit einfacher entwicklungsgeschichtlicher Verursachung ein gewisses Maß von Reversibilität zusammenfallen kann, so muß die Dollosche Regel von der Nichtumkehrbarkeit der phylogenetischen Entwicklung auch auf paläontologisch-stammesgeschichtlichem Gebiet eine kleine Einschränkung erfahren¹⁾. Es wäre z. B. sehr gut möglich, daß, wie auch Versluys annimmt, in der Stammesgeschichte der Haie ein „Zurückschlagen“ von 5 auf 6 Kiemenbogen und zwar sogar mehrfach stattgefunden hat, da die sprungweise Vermehrung oder Verminderung metamerer Organe offenbar einen einfachen Vorgang darstellt.

1) Vgl. Über umkehrb. Prozesse, Berlin (Borntraeger) 1922, S. 13.

5. Kapitel.

Artplasma-Umstimmung.

Der schon im ersten Kapitel verwendete Ausdruck Umstimmung wird zurzeit sehr häufig und zum Teil in verschiedenem Sinne benützt. Vermutlich hat ihn Weismann eingeführt, jedenfalls spricht er im „Keimplasma“ (1892, S. 529) bei der Erörterung seiner Polyommatus-Experimente von einer durch Temperaturänderungen bewirkten Umstimmung der Schuppen-Determinanten. Neuerdings ist besonders der Begriff der Geschlechts-umstimmung geläufig geworden¹⁾, aber auch in anderen Zusammenhängen hat das Wort Umstimmung Verwendung gefunden, so wird z. B. auch die Beeinflussung des Implantates durch die Unterlage als Umstimmung bezeichnet. Ich habe in früheren Schriften seit 1908 den Ausdruck öfters gebraucht, nicht immer in genau gleichem Sinne, aber von Anfang an von der Grundvorstellung aus, daß das Artplasma eine gewisse Labilität besitze, und daß beim Übergang von einem Zustand in den anderen virtuelle Potenzen aktiviert werden²⁾.

Im folgenden soll nun versucht werden, dem Begriff der Umstimmung (Flexion) vom Boden der Pluripotenzhypothese aus eine bestimmtere Fassung zu geben. Es wird sich dabei herausstellen, daß alle verschiedenen Sonderbedeutungen, die dem Worte bisher unterlegt worden sind, in einem sehr engen Zusammenhang miteinander stehen.

Wie dies bei anderen vererbungsgeschichtlichen Begriffen der Fall ist, so ist auch der Ausdruck Umstimmung sowohl auf die äußere Erscheinung (Phänotypus), als auf die Erbmasse (Geno-

1) Vgl. Dürken, Harms, Sand, Witschi.

2) Über die lebende Substanz, Jahresh. Ver. Vaterl. Naturk. Württ. 1908, S. 362; Zeitschr. induct. Abst. 4, 1910, Anm. 1, und 11, 1913, S. 7; Allg. Vererb., 1. Aufl., 1911, S. 148, u. a. a. O.

typus) bezogen worden. Für beide Verhältnisse verschiedene Termini einzuführen, ist schon mit Rücksicht auf die bisherige doppel-sinnige Anwendung des Wortes Umstimmung und im Interesse der terminologischen Ökonomie nicht zu empfehlen. Immerhin könnte man da, wo Mißverständnisse möglich sind, unterscheiden zwischen Merkmals- oder Phäno-Umstimmungen einerseits und Artplasma- oder Geno-Umstimmungen andererseits. Unter ersteren wären alle diejenigen Abänderungen der äußeren Erscheinung zu verstehen, welche, im Hinblick auf ihr anderweitiges Auftreten in Form von erblichen Variationen, mit Wahrscheinlichkeit auf einen Wechsel in der Aktivierung der im Potenzschatz der Art vorhandenen virtuellen Entwicklungsmöglichkeiten zurückzuführen sind; Artplasma-Umstimmungen sind die zugrundeliegenden Zustandsänderungen (Umlagerungen)¹⁾ des Artplasmas.

Wichtiger ist eine andere Unterscheidung. Wenn wir unter Artplasma (R. Fick) die Vererbungssubstanz im weiteren Sinne verstehen, also dabei nicht bloß die Kernsubstanz der Keimzellen oder Keimbahnzellen im Auge haben, sondern an das Zusammenwirken von Kern und Zellplasma²⁾ und zwar sowohl in den Keimzellen als in embryonal gebliebenen Somazellen, denken, so kann zwischen dem Keimplasma der Keim- und Keimbahnzellen und dem Artplasma der Somazellen und folglich auch zwischen Keimplasma- und Somaumstimmungen unterschieden werden.

Eine gewisse Einengung des Begriffes ist noch vonnöten. Mit dem deutschen Wort Umstimmung verbinden wir die Nebenvorstellung, daß irgend etwas durch äußere Ursachen umgewandelt wird. Es darf also hier vorausgesetzt werden, daß bei der Umwandlung des Artplasmas irgendwelche äußere Anstöße wirksam sind, und zwar hat man in erster Linie sowohl bei Keimplasma- als bei Soma-Umstimmungen an Umweltfaktoren zu denken, welche direkt oder indirekt, d. h. durch Vermittlung des abgeänderten Gesamtstoffwechsels, auf das Artplasma wirken. Zweitens kommen Beeinflussungen des Somas in Betracht, die von

1) de Vries (Mut.-Th., Bd. 2, S. 641) spricht von einer Umlagerung einer inneren Eigenschaft. Damit meint er den Übergang von latent in aktiv, von semi-latent in semi-aktiv usw.

2) Vgl. Allg. Vererb., 1. Aufl., S. 143; 3. Aufl., S. 129. Die Anwendung des allgemeinen Ausdrucks „Artplasma“ erscheint gerade in den hier besprochenen Zusammenhängen von Vorteil, weil ja beim Pluripotenzbegriff das Spezifische eine wichtige Rolle spielt.

nachbarlichen Geweben und Organen, einschließlich der Geschlechtsdrüsen, ausgehen. In den späteren Kapiteln werden dann Reizwirkungen besprochen, die vom Soma auf die Keimzellen ausgeübt werden, und endlich solche, die in diploiden Keimzellen von dem einen elterlichen Keimplasma oder Gonomer auf das andere sich erstrecken. Zu den Artplasma-Umstimmungen müssen natürlich auch die problematischen Spontanvariationen des Artplasmas gerechnet werden, wie sie besonders von Nägeli angenommen wurden. Doch soll auf diese Frage hier nicht eingegangen werden¹⁾.

Alles in allem werden wir also zunächst dann von Umstimmungen reden, wenn Abänderungen des Phänotypus vorliegen, die mit Wahrscheinlichkeit auf irgendwie induzierte, im Bereich der natürlichen Potentialität gelegene Zustandsänderungen des Artplasmas zurückzuführen sind. Wenn z. B. durch Züchtung von Pieris-Raupen auf farbigem Untergrund lebensfähige Puppen von bestimmten Färbungen entstehen, und wenn insbesondere die Veränderungen der Puppenpigmente auch bei den Nachkommen wiederkehren, so werden wir unbedenklich von Umstimmungen reden dürfen, auch dann, wenn wirklich, wie Dürken²⁾ meint, durch die Farbe der Umgebung nicht das elterliche Idioplasma, sondern der Chemismus des Zellplasmas abgeändert wird. Wenn auf der anderen Seite durch Einwirkung von NaCl, MgCl₂ usw. bei Wirbeltierembryonen (*Rana*, *Siredon*, *Fundulus*) eine Spaltung des Rückenmarks (*Spina bifida*), sowie Zyklopie und andere außerhalb der natürlichen Variationsbreite der Art oder des Genus gelegenen Augenmißbildungen hervorgerufen werden können, so werden wir natürlich nicht von Umstimmungen reden.

Bei einem Versuch, eine Übersicht über die hierher gehörigen Erscheinungen zu gewinnen, gehen wir vielleicht am besten von den Unterschieden aus, welche bezüglich der tatsächlich festgestellten oder mutmaßlichen Reizsorten bestehen.

1) Die Tatsache, daß wir zurzeit nur in sehr beschränktem Maße imstande sind, speziell sprungweise Abänderungen durch Wahl der Lebensbedingungen nach Belieben hervorzurufen, würde natürlich an und für sich noch kein Beweis für die Existenz rein-endogener Variationen sein. Vgl. H. de Vries, *Mut.-Th.* II, S. 251, Anm. 1, sowie neuere Äußerungen von Hart, Triepel, Lubosch u. a. (vgl. R. Fick, *Zeitschr. induct. Abst.* 31, 1921, S. 144).

2) B. Dürken, *Einf. in d. Experimentalzool.* Berlin 1919, S. 381.

Eine erste Gruppe von Artplasma-Umstimmungen bilden die allbekanntesten, auf experimentellem Wege durch exogene Reizwirkungen hervorgerufenen Änderungen des Farbkleides und anderer Rassen- und Artcharaktere, die von Standfuß, E. Fischer, Tower, Kammerer, Pictet, Dürken u. a. beobachtet worden sind. Auch die Versuche von W. Schultz¹⁾, welcher bei Himalayakaninchen u. a. durch Kahlrupfen weißbehaarter Körperstellen und darauffolgende Kältewirkung ein Nachwachsen schwarzer Haare hervorrufen konnte, sind hierher zu rechnen. Manches bedarf bei den genannten Versuchen noch einer erneuten Durcharbeitung, wie die teilweise Wiederaufnahme von Kammerers Salamander-Versuchen durch Herbst gezeigt hat²⁾.

Zu den eindeutigsten und lehrreichsten Ergebnissen gehören diejenigen von Standfuß und E. Fischer³⁾. Speziell bei den Frost- und Hitzeaberrationen verschiedener Vanessa-Arten ist diejenige Erscheinung, welche zunächst in die Augen fällt und auch für unsere Frage von größter Bedeutung ist, die Verähnlichung, welche mehrere, normalerweise z. T. sehr verschiedene Spezies, wie kleiner und großer Fuchs (*V. urticae* und *polychloros*, Fig. 5, oben und Mitte), Tagpfauenauge (*V. Io*, Fig. 5, unten) und Silbernes C (*Polygonia c-album*) bei Einwirkung starker Temperatureize auf das Puppenstadium erfahren. Diese Verähnlichung beruht zum Teil auf der Zurückdifferenzierung spezifischer Merkmale, insofern z. B. der hochdifferenzierte Augenfleck von *V. Io* ausgelöscht und die spezifischen Grundtöne, das Ziegelrot der Füchse und das Purpurbraun des Tagpfauenauges, hauptsächlich am Hinterflügel in ein düsteres Braun übergeführt werden. Aber wie z. B. beim Mann die Kastration nicht bloß solche weiblichen Merkmale hervorruft, die als Entwicklungshemmungen

1) Vgl. Arch. Entw.-Mech. 47, 1920.

2) K. Herbst, Abh. Heidelb. Ak. Wiss. Mathem.-naturw. Kl., 7. Abh., Heidelberg 1919; Arch. mikr. Anat. u. Entw.-Mech. 102, 1924. Vgl. auch den von Kammerer in London und Cambridge gehaltenen Vortrag, Nature 1923, 12. Mai, sowie die daran sich anschließende schriftl. Diskussion (Cunningham, Nature 1923, 26. Mai; Bateson, ebenda, 2. Juni; Mac Bride, ebenda, 23. Juni). Auch gegen die seinerzeit Aufsehen erregenden Ergebnisse, zu denen Tower beim Koloradokäfer (*Leptinotarsa*) gelangt war, haben sich in Amerika, wo, wie mir mitgeteilt wurde, eine Wiederholung der Experimente versucht wurde, starke Bedenken erhoben.

3) Vgl. V. Haecker, Zeitschr. indukt. Abst. 4, 1910, S. 24; Über Gedächtnis, Vererb. u. Pluripotenz, Jena 1913, S. 53, 56, u. a. a. O.

aufzufassen sind (helle Stimme, Fehlen des Bartes usw.), sondern auch weibliche Differenzierungen positiver Art (Erweiterung der Hüften u. a.) mit sich bringt, so beruht auch bei den Vanessen die

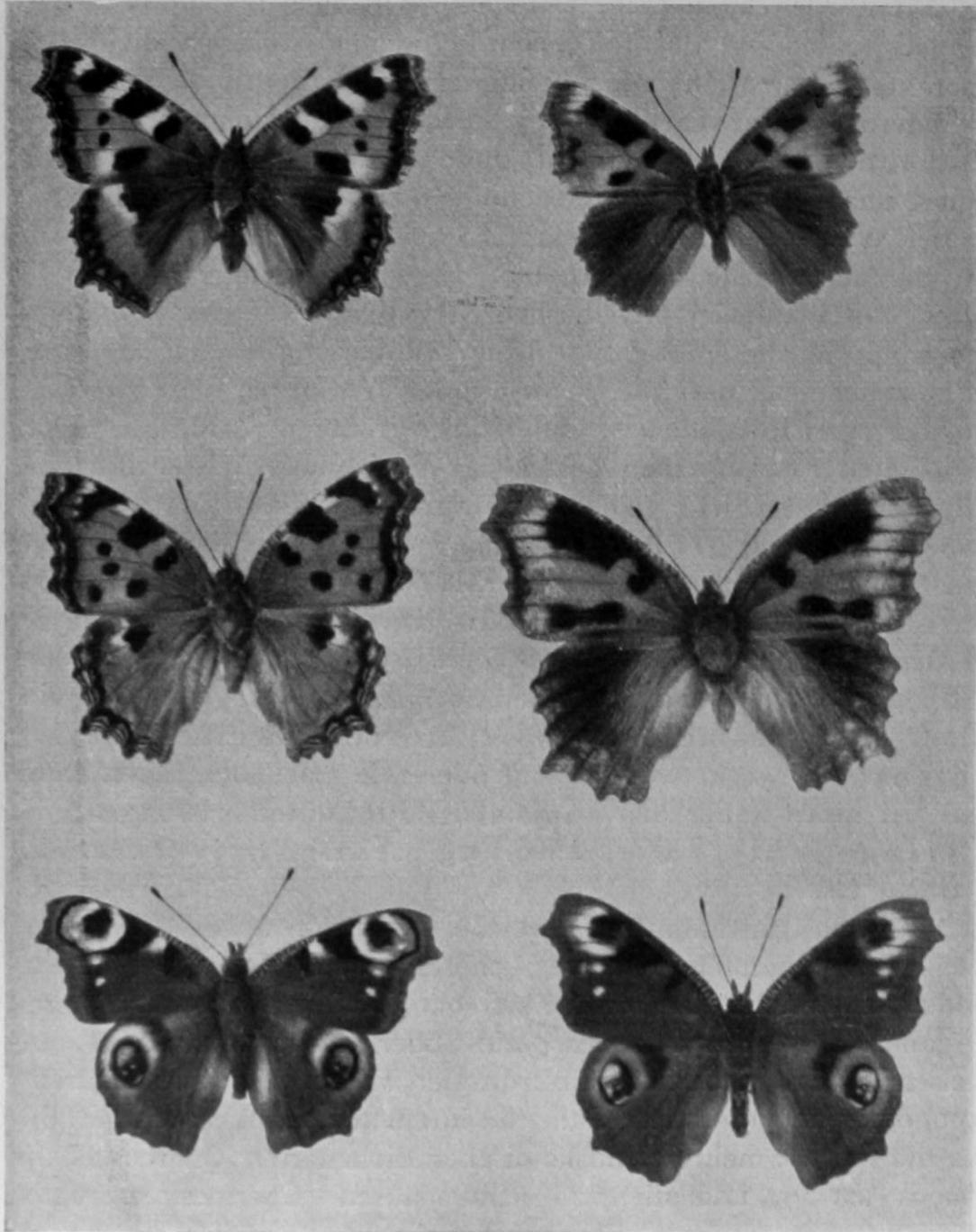


Fig. 5.

Verähnlichung nicht bloß auf dem Auftreten von Rückdifferenzierungen, sondern offenbar auch darauf, daß in den einander nahestehenden Arten gemeinsame virtuelle Potenzen zur Ent-

faltung gebracht werden. Dazu gehört vor allem die Verschmelzung der beiden distalen Randflecken der Vorderflügel (II u. III nach Dixey), die in übereinstimmender Weise bei den genannten Arten bewirkt werden kann (Fig. 5, rechts). Ob auch bei dieser Zeichnungsverschiebung, die, äußerlich betrachtet, zunächst nicht den Charakter einer Hemmungsbildung zeigt, die zugrunde liegenden Abänderungen des Wachstumsrhythmus der Flügelanlagen als Entwicklungshemmungen aufgefaßt werden können, werden genauere phänogenetische Untersuchungen zeigen. Jedenfalls darf mit großer Wahrscheinlichkeit gesagt werden, daß es sich hier nicht um die atavistische Wiederholung einer von gemeinsamen Vorfahren durchlaufenen phyletischen Stufe handelt: denn wenn man überhaupt in dieser Richtung eine Mutmaßung wagen kann, so ist anzunehmen, daß die gemeinsamen Vorfahren der Vanessen ein *Argynnis*-ähnliches, aus einer größeren Zahl von quergerichteten Fleckenreihen bestehendes Zeichnungsmuster besaßen, wogegen es nicht wahrscheinlich ist, daß sie weniger zahlreiche und größere Flecken aufwiesen, als die jetzt lebenden *Vanessa*-Arten¹⁾. Wenn also in diesem Fall kaum von einem atavistischen Auftreten von Merkmalen die Rede sein kann, so werden wir den Ergebnissen nur die eine Deutung geben können, daß durch die extremen Temperaturreize bei den genannten vier Arten gemeinsame (generelle), normalerweise inaktive Potenzen geweckt worden sind oder, wie man auch sagen kann, daß bei ihnen außer den erwähnten Zurückdifferenzierungen eine gleichgerichtete Umstimmung mehr positiver Art eingetreten ist.

Zu den Umstimmungen, welche durch von außen kommende Reize hervorgerufen werden, gehören auch diejenigen Gallenbildungen, welche eine Ähnlichkeit mit Früchten oder mit anderen Organen derselben Pflanzenspezies oder verwandter Arten aufweisen²⁾. So wiederholt die von der Eichengallwespe *Andricus fecundator* hervorgerufene Galle mit ihrem artischockenartigen Habitus die Cupula mehrerer ausländischer Eichenarten (*Quercus libani*, *graeca* usw.³⁾, und die von Rindenläusen (*Chermes*) erzeugten

1) Vgl. F. A. Dixey, Trans. entom. Soc. 1890; J. F. van Bemmelen, Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. (2) 14, 1914; Proc. Kon. Ak. Wet. Amsterdam 18, 1916, S. 1255 u. 1557.

2) E. Küster, Die Gallen der Pflanzen. Leipzig (Hirzel) 1911, S. 321 ff.

3) E. Küster, l. c., S. 12, Fig. 2.

Koniferengallen haben eine große Ähnlichkeit mit dem Fruchtzapfen der japanischen Schirmtanne (*Sciadopitys verticillata*). Auch hier ist es, wie Küster betont, nicht zulässig, die durch Gallenerzeuger hervorgerufenen Formanomalien als atavistische Rückschläge zu betrachten und zu Schlüssen über die Phylogenie der Wirtspflanzen zu benützen. Denn unzweifelhaft schlummern in allen Pflanzen viele Gestaltungsmöglichkeiten, die niemals in der normalen Ontogenie der Ahnen realisiert worden sind (Küster).

Ein für die Behandlung des Pluripotenz- und Umstimmungsproblems besonders wichtiges Kapitel bilden diejenigen Gewebsumbildungen oder Metaplasien, welche durch intrasomatische, von nachbarlichen Geweben ausgehende Reizwirkungen induziert werden, und mit einem Wechsel der art- oder rassenmäßigen Charaktere verbunden sind. Daß bei Regenerationsprozessen und im Anschluß an Transplantationen von der Wundstelle oder vom Transplantat aus eine Determinierung bildsamen Materials¹⁾ in atypischer Richtung stattfinden kann, ist eine Tatsache, die mit voller Sicherheit bei verschiedenen Objekten nachgewiesen worden ist. Wir wollen aber solche Erscheinungen, wie gesagt, nur dann zu den Umstimmungen im engeren Sinne rechnen, wenn das oben (S. 51) angegebene Kriterium zutrifft, d. h. wenn die atypischen Entwicklungsvorgänge in solche Phänotypen auslaufen, die bei anderen Rassen derselben Art oder bei anderen Arten typische Vorkommnisse bilden und daher in das Gebiet der Pluripotenzerscheinungen im engeren Sinne gehören.

Genauer über die Wirkungsweisen zu sagen, ist natürlich zurzeit nicht möglich. Die Auffassung, daß auch hier Reizstoffe (Zellteilungsstoffe, Wundhormone usw.) eine wichtige Rolle spielen, wird namentlich durch Haberlandts neuere Untersuchungen über die durch Wundhormone hervorgerufene Erzeugung von Adventivembryonen²⁾ unterstützt, aber auch die Annahme spezifischer Reizwirkungen energetischer Art darf in manchen Fällen schwerlich vollkommen außer acht gelassen werden.

1) Vgl. Spemanns Hypothese, daß bei solchen Transplantationen von früh determinierten Zellgruppen (Organisationszentren, Organisatoren) differenzierende Wirkungen auf das noch nicht determinierte Material ausgehen. Siehe Spemann, Arch. Entw.-Mech. 43, 1918; vgl. auch die Abbildungen bei L. v. Uebisch, ebenda 52, 1923.

2) G. Haberlandt, Sitz.-Ber. Pr. Ak. Wiss. 1921; vgl. auch: Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. z. Allg. Bot. 2, Berlin (Borntraeger) 1921.

In erster Linie gehört in diese Gruppe von Problemen die Frage, ob bei Transplantationen (Implantationen, Pfropfungen), besonders heteroplastischer Art, bei denen es zu einer wirklichen organischen Verbindung der heterogenen Teilstücke kommt, diese sich gegenseitig zu beeinflussen vermögen. Ältere Untersuchungen¹⁾ haben fast durchweg zu negativen Ergebnissen geführt. Nur die Versuche, Hautstücke eines Negers auf einen Weißen und umgekehrt zu transplantieren, scheinen eine Beeinflussung des implantierten Hautstückes durch die Nachbarschaft zu beweisen. Doch sind die histologischen Verhältnisse noch nicht endgültig aufgeklärt²⁾.

Wieweit bei den bekannten Experimenten von Harrison, welcher das Vorderstück einer dunkelbraunen *Rana sylvatica*-Larve mit dem Hinterende einer hellgelben *palustris*-Larve verband und ein Hineinwachsen der pigmentierten Seitenlinie vom vorderen in das hintere Stück beobachtete, im Sinne einer Umstimmung aufgefaßt werden kann, ist bis jetzt nicht zu entscheiden³⁾.

Auch die neueren Autoren, welche mit Versuchen dieser Art beschäftigt waren, haben zum Teil geschwankt, ob speziell die beobachteten Färbungsveränderungen implantierter Hautstücke auf Einwanderung von Pigmentzellen oder auf eine wirkliche Umstimmung der Zellen des Implantates zurückzuführen sind. Aber die Mitteilungen aus den letzten Jahren scheinen eher für die zweite Möglichkeit zu sprechen.

Es seien hier zunächst Taubes Ergebnisse erwähnt. Wird bei einem Triton *alpestris* ein manschettenförmiges Stück roter Bauchhaut auf das Bein transplantiert, so wird „ein Übertritt des Pigmentes von der normalen auf die rote Manschettenhaut“, „ein langsames Vordringen von beiden Rändern her“ beobachtet, bis schließlich (nach wenigen Wochen oder erst nach Monaten) die Manschette vollkommen dunkel pigmentiert ist. Findet schon früher eine Amputation des Beines innerhalb des Manschettenbereiches statt, so ist die Haut des regenerierten Beines, trotzdem die Neubildungen von der roten Manschette ausgingen, schwarz. Diese Pigmentierung des Regenerates glaubt Taube nicht auf Einwanderung von Pigmentzellen, sondern auf eine Beeinflussung

1) Vgl. E. Korschelt, Regen. u. Transplant., Jena 1907; G. Schöne, Die heteroplast. u. homoeoplast. Transpl., Berlin (Springer) 1912; E. Taube, Arch. Entw.-Mech. 49, 1921, S. 302.

2) Vgl. Schöne, l. c., S. 76, 91.

3) Vgl. auch Korschelt, l. c., S. 232.

der neu sich bildenden Hautzellen durch die Unterlage zurückführen zu müssen, während auch in diesem Falle die nachträgliche Schwarzfärbung der Manschette auf Einwanderung von Pigmentzellen beruhen soll.

Vielleicht noch bedeutsamer ist das folgende Experiment. Wird ein nach Entfernung des Fußabschnittes enthäutetes Tritonbein (Fig. 6 A) unter einen durch Hautschnitte und Unterminierung hergestellten Lappen der benachbarten Bauchhaut geschoben (Fig. 6 B), so durchbricht das Ende des Stumpfes die Wandung der Tasche, so daß auch hier, wie beim vorigen Versuch, im Bereich der roten Bauchhaut eine Wundfläche entsteht. Wenn sich dann an dieser Stelle der Fuß regeneriert, so wird dessen

Haut schwarz (Fig. 6 C), trotzdem die aus Bauchhaut gebildete Tasche rot bleibt. Hier wird also vom regenerierenden Fuß ein so starker Einfluß auf die von den Rändern der Bauchhaut aus entstehenden Zellen ausgeübt, daß diese, entsprechend ihrer neuen Aufgabe, Haut für den Fuß zu liefern, pigmentiert werden (l. c., S. 292).

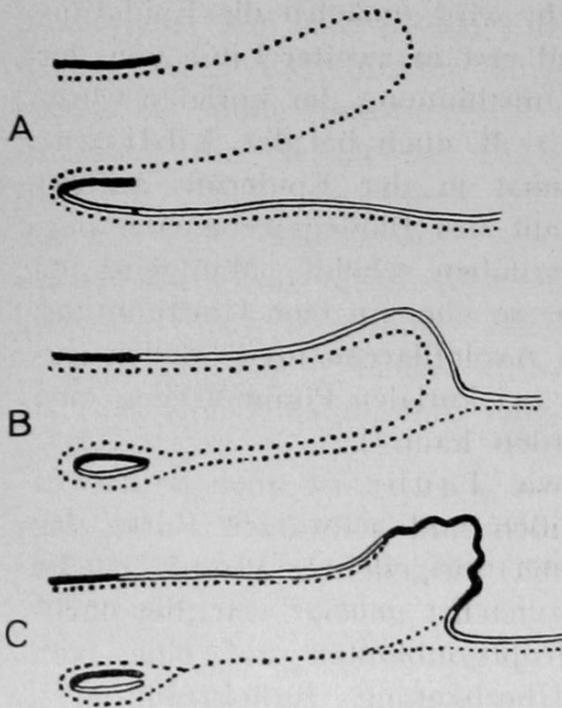


Fig. 6.

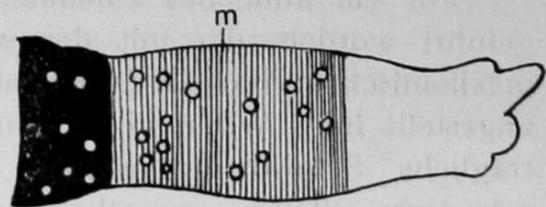


Fig. 7.

Wird endlich die rote Bauchhaut von *Triton alpestris* als Manschette auf das enthäutete schwarze Bein von *T. cristatus* gebracht, so findet bei dieser heteroplastischen Transplantation ebenfalls eine Pigmentierung der Manschette statt. Es treten aber außerdem auf der aus Bauchhaut gewonnenen Manschette (Fig. 7 m) die weißen, drüsigen Hauthöcker auf, die sonst bei *T. alpestris* wie bei *cristatus* nur an den Seiten des Rumpfes und auf den Beinen, nicht aber am Bauch vorkommen. Während nun die Pigmentierung der Manschette auf eine Einwanderung von Pigmentzellen zurückgeführt wurde, kann, wie Taube meint, das

Auftreten der weißen Drüsenhöcker nur auf einer weitgehenden Beeinflussung der Manschette durch die Unterlage beruhen (S. 298, 303). Hier liegt also, wie bei der Pigmentierung des regenerierten Fußes (Fig. 6 C)¹⁾ zweifellos eine Weckung virtueller Potenzen vor: die rote, höckerlose Bauchhaut von *alpestris* wandelt sich in dunkle Beinhaut um, auf welcher die weißen Höckerchen an das für *T. cristatus* charakteristische Gepräge erinnern (S. 297).

Die Umfärbung der Manschette ist, wie wir gesehen haben, von Taube auf Einwanderung von Pigmentzellen zurückgeführt worden. Da aber bezüglich der histogenetischen Verhältnisse noch keine abschließenden Ergebnisse vorliegen, so wird man die Möglichkeit offen lassen dürfen, daß auch hier eine Umstimmung im eigentlichen Sinne erfolgt. Vielleicht wird zunächst die Epidermis durch die Unterlage beeinflußt und erst in zweiter Linie von der Epidermis aus die Bildung, bzw. Umstimmung der korialen Chromatophoren induziert²⁾, wie denn z. B. auch bei der Addison'schen Krankheit das Pigment zuerst in der Epidermis auftritt und sodann die Epidermis auch auf das Bindegewebe eine pigmentierungsfördernde Wirkung auszuüben scheint. Man wird bei den Triton-Versuchen Taubes um so eher an eine Umstimmung denken dürfen, als wenigstens bei Axolotllarven im lebenden Zustand weder bei epidermalen noch bei korialen Pigmentzellen eine aktive Wanderung beobachtet werden kann³⁾.

Vor ein ähnliches Dilemma wie Taube ist auch Schaxel geführt worden, der mit der weißen und schwarzen Rasse des mexikanischen Axolotls (*Amblystoma*) ausgedehnte Pfropfversuche angestellt hat. Während er nun zunächst geneigt war, die nachträgliche Schwärzung weißer Pfropfsymbionten auf eine vom schwarzen Stamm ausgehende Überhäutung zurückzuführen⁴⁾,

1) Vgl. auch Taube, Arch. mikr. An. u. Entw.-Mech. 98, 1923, S. 119.

2) Vgl. Phä., S. 196, und: Über weitere Zusammenhänge usw., Pflüg. Arch. 181, 1920, S. 166, wo das auf bestimmte Körperabschnitte lokalisierte gleichzeitige Auftreten von epidermalen und korialen Pigmentzellen bei hellen Axolotllarven auf die Initiative der pigmentierten Epithelpartien, vermutlich auf eine Abscheidung teilungserregender Reizstoffe zurückgeführt wird. Bei Axolotlbastarden erscheint diese Korrelation gebrochen (Schnakenbeck). Vor ähnliche Fragen sind auch Herbst (Abh. Heidelb. Ak. Wiss., M.-n. Kl., 1919, S. 26 ff.) und Fischel (Anat. Hefte 174, 1919, S. 57) beim Feuersalamander geführt worden.

3) W. Schnakenbeck, Zeitschr. induct. Abst. 27, 1922, S. 210 ff.

4) Genetica 4, 1922, S. 354.

fürten ihn spätere Untersuchungen¹⁾ zu anderen Vorstellungen. Wurde schwarzen Larven ein Schwanzstück von weißen Larven aufgepfropft, so trat in manchen Fällen eine teilweise oder vollständige Ausfärbung des Reises auf, die darauf beruhen soll, daß durch die „schwarze Unterlage“ die für die weiße Rasse charakteristischen Teilungshemmungen der korialen Chromatophoren und wohl auch der epidermalen Pigmentzellen²⁾ aufgehoben werden. Es wird also auch hier eine Umstimmung des Reises angenommen, die vermutlich auf inkretorischem Wege erfolgt.

Endlich hat Harrison³⁾ zwischen zwei verschieden großen und verschieden gezeichneten *Amblystoma*-Arten (*A. tigrinum* und *punctatum*)⁴⁾ in sehr frühen Entwicklungsstadien die Beinknospen der vorderen Extremitäten ausgetauscht. Bei der einen Transplantation (*punctatum*-Bein auf *tigrinum*) behielt das wachsende Implantat die Gestalt des Gebers, aber die Hautzeichnung und -färbung gleicht derjenigen der Unterlage. Nach Harrison ist dies auf eine ausgedehnte Pigmentwanderung zurückzuführen, in dessen kann auf diese Weise schwerlich die Beeinflussung der spezifischen Zeichnung erklärt werden, und so besteht die Möglichkeit, daß genauere histogenetische Untersuchungen auch hier auf eine Umstimmung hinweisen werden⁵⁾.

1) Verh. D. Zool. Ges. 1923, S. 32; ähnliches fand Koppányi (Arch. mikr. An. u. Entw.-Mech. 99, 1923) bei Augentransplantationen.

2) Vgl. Pernitzsch, Arch. mikr. An. 82, Abt. 1, 1913; Schnakenbeck, l. c., sowie Phä., S. 92.

3) R. G. Harrison, Proc. Nat. Acad. Sci. 10, 1924, S. 69—74.

4) Offenbar handelt es sich um *A. punctatum* L. (spotted salamander), welcher schwarz ist mit einer Reihe glänzend gelber Flecke auf jeder Seite und einigen Flecken derselben Art auf der Oberseite jedes Beins (Gesamtlänge $7\frac{1}{2}$ Zoll), und um *A. tigrinum* Green (Tigersalamander) mit gelblichen bandförmigen Flecken am Rumpf und an den Beinen (Gesamtl. $8\frac{1}{2}$ Zoll). Eine biologische Rasse der letzteren Art ist das im neotenischen Siredon-Zustand vorkommende mexikanische Axolotl. Vgl. R. L. Ditmars, The batrachians of the vicinity of New York City. Am. Mus. Journ. 5, No. 4, 1905, Fig. 3 u. 4.

5) Bezüglich der Umfärbungserscheinungen, welche nach W. Finkler bei Koleopteren durch Kopftransplantation erzielt werden können (Arch. mikr. An. u. Entw.-Mech. 99, 1923), vgl. die Kritik der Finklerschen Arbeiten durch H. v. Lengerken, Zool. Anz. 59, 1924, sowie H. Blunck und W. Speyer, Jahresber. Naturw. Ver. Naumburg a.S., 1. Beil., 1924, und Zeitschr. wiss. Zool. 123, 1924; sowie andererseits Przibram, Zool. Anz. 60, 1924, S. 261.

6. Kapitel.

Geschlechtsumstimmung.

Umstimmung der Geschlechtscharaktere auf hormonalem Wege. In sehr naher Beziehung zu den Fällen, in denen junge Organknospen oder auch ältere Gewebe durch irgendwelche, von anderen Körperteilen ausgehende Wirkungen zur Entfaltung virtueller Potenzen veranlaßt werden, stehen diejenigen Formen des Pseudohermaphroditismus (Gynandromorphismus) externus¹⁾, bei welchen im Laufe des individuellen Lebens die sekundären Geschlechtscharaktere unter dem Einfluß des Alters oder infolge künstlicher Eingriffe von einem Geschlecht zum andern umschlagen. Es handelt sich hier um ausgesprochene Pluripotenz-, speziell Bipotenzerscheinungen²⁾, wie denn z. B. auch Pézard und seine Mitarbeiter von einer doppelten Potentialität des Somas sprechen³⁾.

Als das induzierende Gewebe sind nach einer heute weitverbreiteten Auffassung bestimmte endokrine (innersekretorisch wirkende, inkret- oder hormonbildende) Gewebselemente der Keimdrüsen zu betrachten. Man kann dann im Falle einer abnormen Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere entweder annehmen, daß das endokrine Gewebe von Anfang an nicht vollständig in monosexueller Richtung differenziert war, also eine gewisse Menge gegengeschlechtlichen Gewebes in „latentem“ Zustand enthielt. In diesem Falle wird infolge seniler Degeneration, z. B. bei hahnenfedrigen Hennen oder gehörntragenden Rehgaisen, oder auch

1) Zur Nomenklatur vgl. u. a. K. Sand, Art.: Hermaphroditismus in Hdwb. d. Sexualwiss. Bonn (Marcus u. Weber) 1923, S. 177.

2) Phä., S. 320.

3) Vgl. Pézard, Sand u. Caridroit, C. r. Ac. Sci. 176, 1923, S. 615.

durch Traumen, Entzündungen, Geschwülste das bisher überwiegende und daher funktionell dominierende Gewebe unterdrückt, während das schlummernde Rudiment des heterologen Gewebes zu stärkerem Wachstum angeregt und funktionell aktiviert wird (Biedl, Steinach)¹⁾. Für wahrscheinlicher möchte ich aber eine zweite Möglichkeit halten, nämlich die Annahme, daß infolge einer Veränderung des Stoffwechsels²⁾, das endokrine Gewebe selber eine Umstimmung im eigentlichen Sinne erfuhr.

Welche Elemente der Keimdrüsen die Aufgabe haben, die die sekundären Geschlechtscharaktere beeinflussenden Reizstoffe oder Hormone zu produzieren, ist bekanntlich heute noch stark umstritten. Für die Säuger sind im männlichen Geschlecht vor allem die sogenannten Zwischenzellen des Hodens (Leydig'sche Zellen, glande interstitielle der französischen Autoren, Pubertätsdrüse Steinachs), aber auch die Sertolischen Zellen und die Keimzellen selbst, im weiblichen Geschlecht die eigentlichen Zwischenzellen des Ovars, die Theka-Luteinzellen und die Corpora lutea als hormonbildende Elemente betrachtet worden³⁾. Die wirksamen Stoffe werden in der Regel als Hormone bezeichnet. Neuerdings ist aber zwischen funktionellen Reizstoffen oder Hormonen und morphogenetischen oder Harmozonen unterschieden worden⁴⁾. Hormone in diesem Sinne würden z. B. die Stoffe sein, die beim Frosch durch Beseitigung zentraler Hemmungen die Brunst auszulösen vermögen, während Harmozone die somatischen Geschlechtsmerkmale zur Entwicklung bringen und beim erwachsenen Tier ihren zyklischen Ablauf regeln.

Ähnliche Unterschiede ergeben sich bei der Untersuchung der

1) Vgl. Sand, Art.: Geschlechtsumwandlung und Hermaphroditismus, l. c., S. 175 u. 191, sowie die Angabe von Riddle, daß bei Tauben die tuberkulöse Entartung des Ovariums die Ausbildung von zwei Hoden zur Folge haben kann, indem links in den Resten des Ovariums eine Proliferation von Keimepithel erfolgt und auf der rechten Seite schlummernde primordiale Keimzellen zur Hodenbildung angeregt werden (Am. Naturalist 58, 1924).

2) Vgl. besonders O. Riddle, Sci., N. S., 46, 1917; Journ. Wash. Ac. Sci. 7, 1917, Am. Naturalist 58, 1924.

3) E. Gley, Die Lehre von d. inn. Sekretion, Bern (E. Bischer) 1920; vgl. auch Harms, l. c., S. 616.

4) Vgl. H. Stieve, Entwicklung, Bau und Bedeutung der Keimdrüsenzweischenzellen, Ergebn. Anat. u. Entw. 23, 1921; Sand, Artikel: Keimdrüsentransplantation, l. c., S. 260, sowie Endocrinology 7, 1923, S. 300.

Vögel¹⁾ und der Batrachier²⁾). Es ist daher von Sand vorgeschlagen worden, das hormonproduzierende Gewebe der Keimdrüsen zunächst mit der unverbindlichen Benennung: Sexualhormongewebe zu bezeichnen.

Den Ort, an welchem sich die Umstimmung vollzieht, bilden in unserem Falle diejenigen Gewebe und Körperteile, welche die eigentlichen Träger der sekundären Geschlechtscharaktere darstellen. Bei Vögeln gilt dies in besonders auffälliger Weise für das ganze Federkleid oder für einzelne Federgruppen, doch kommen für eine Umstimmung auch die Sporenbildung, die Stimme, die sexuellen Instinkte und sogar die Geschlechtswege in Betracht³⁾. Auch bei Fröschen und Kröten können die Geschlechtswege, also Teile des primären Geschlechtsapparates, von der Umdifferenzierung betroffen werden.

Nach welchen allgemeinen Regeln und innerhalb welcher Grenzen die Sexualhormone die Geschlechtscharaktere bestimmen und umzustimmen vermögen, ist besonders auf experimentellem Wege untersucht worden. Daneben haben auch zahlreiche natürliche Vorkommnisse pathologischer Art als Naturexperimente Aufklärung gegeben.

Allgemein bekannt sind die Versuche von Steinach, Sand u. a., die durch Einpflanzen von Ovarien in kastrierte Meer-schweinchen- oder Rattenmännchen eine „Feminierung“, durch Implantation von Hoden in kastrierte Weibchen eine „Maskulierung“ der sekundären Geschlechtscharaktere und zum Teil auch der Kopulationsorgane bewirkten. Hier genügt die Annahme einer spezifischen, und zwar antagonistischen Wirkung der von den Ovarien und Hoden gelieferten Sekrete⁴⁾. Das gleiche gilt für die beim Rinde häufige Erscheinung, daß bei verschieden-geschlechtlichen Zwillingen das männliche Tier normal ist, das weibliche („Zwick“ der Schweizer, free-martin der englischen Züchter) eine mehr oder weniger ausgeprägte zwitterige Beschaffenheit zeigt.

1) Boring und Pearl, Sex Studies 9 und 10, Anat. Record 13, 1917, und Amer. J. Anat. 23, 1918; H. Stieve (Dohle), Arch. mikr. Anat. 92, 1918, und l. c.

2) E. Witschi (Hermaphroditismus der Frösche), Arch. Entw.-Mech. 49, 1921; W. Harms (Geschlechtsprobl. bei Amphib.), Zeitschr. ind. Abst. 31, 1923, und (Biddersches Organ II) Zeitschr. Anat. u. Entw. 69, 1923.

3) Vgl. Riddle, 1924, S. 169.

4) Über eine andere Auffassung (Immunitätshypothese) vgl. K. Sand, Pflüg. Arch. 1918 u. J. Phys. et Path. gén. 20, 1922, S. 473, 486.

Die Erklärung liegt darin, daß bei zwei-eiigen Zwillingen in der Regel eine Verwachsung der Chorionsäcke und die Bildung von Gefäßanastomosen stattfindet. Da sich die Keimdrüsen des männlichen Tieres früher differenzieren, so üben seine Hormone einen störenden Einfluß auf die Entwicklung der weiblichen Gonade aus¹⁾.

Von sehr großem Interesse sind die in verschiedener Weise variierten Experimente mit sexuell-dimorphen Vögeln, weil die in Betracht kommenden Form- und Farbenverhältnisse des Federkleides im allgemeinen einen streng alternierenden Charakter zeigen, also, wie erwähnt, die Umstimmung besonders deutlich hervortritt, und ferner, weil gerade hier ein weiteres Eindringen in die Zusammenhänge auch auf phänogenetischem Wege möglich ist.

Zunächst gilt, daß bei Hähnen die Kastration für sich allein nur die Kopfanhänge und den psychosexuellen Charakter beeinflusst, daß aber das Federkleid und die Sporen im wesentlichen unverändert bleiben; erst die Implantation eines Ovariums bewirkt, daß der Kapaun bei der nächsten Mauser hennenfiedrig wird, während kastrierte Hennen auch ohne Hodeneinpflanzung „hahnenfiedrig“ werden und die Sporen des Männchens bekommen²⁾. Man kann in beiden Geschlechtern das Hervortreten des heterologen Gefieders beschleunigen, indem man z. B. einem Hahn die lanzettförmigen Sattelfedern einseitig entfernt und in einen seiner Hoden Teile eines Ovariums implantiert. Es erscheinen dann statt der langen, am Ende lanzettförmig ausgezogenen Sattelfedern des Männchens kurze abgerundete Federn, ganz ähnlich denen der Henne (künstliche Erzeugung von Gynandromorphismus bipartitus)³⁾. Werden durch derartige Eingriffe im Wachstum befindliche Federkeime getroffen, so können Federn entstehen, die in scharfer Abgrenzung in ihrem distalen Abschnitt Charaktere

1) K. Keller und J. Tandler, Wien. Tierärztl. Monatsschr. 3, 1916; F. R. Lillie, J. exper. Zool. 23, 1917; H. Magnusson, Arch. Anat. u. Phys. (Anat. Abt.) 1918; O. Zietzschmann, Schweiz. Arch. f. Tierheilk. 1920. Über entsprechende Bildungen bei Ziegen vgl. K. Keller, Wien. Tierärztl. Monatsschr. 7, 1920; über das Verhalten von Drillingen vgl. R. Pearl, Ann. Rep. Maine Agr. Exper. Stat. 1912.

2) Vgl. auch das Sammelreferat von Paula Hertwig, Zeitschr. induct. Abst. 30, 1923, sowie Sand, Art. Geschlechtsumwandlung, Hdwb. Sexualwiss., Bonn 1923, und M. Zawadowsky, Das Geschlecht und die Entwicklung der Geschlechtsmerkmale, Moskau 1922.

3) Pézard, Sand u. Caridroit, C. r. Ac. Sci. 176, 1923, S. 615.

des ursprünglichen, in ihrem proximalen den des experimentell aufgezwungenen Geschlechtes tragen („Gynandromorphisme bipartie fragmentaire“¹⁾).

Alle diese Ergebnisse lassen sich am einfachsten deuten, wenn man annimmt, daß bei Vögeln das Ovarium eine hemmende Wirkung auf die Entfaltung männlicher Potenzen ausübt. Wird durch Entfernung des Ovariums diese hemmende Wirkung aufgehoben, so können letztere aktiviert werden (Pézard, Sand und Caridroit)²⁾. Die gleiche hemmende Wirkung auf die männlichen Potenzen, wie für das Ovarium, wird bei solchen Rassen, in denen die Hähne normalerweise hennenfiedrig sind (Sebrights, Hamburger, Campines), für den Hoden angenommen. Beispielsweise erhalten kastrierte Hähne dieser Rassen ein Hahnengefieder, während die Implantation von Hodenstücken eines Sebright-Männchens in einem Hahn gewöhnlicher Rasse die Entstehung weiblicher Federn veranlaßt³⁾. Nach einer anderen Hypothese genügt auch bei den Vögeln die Abwesenheit oder Degeneration einer Keimdrüse speziell des Ovariums nicht, um die Entwicklung der entgegengesetzten sekundären Geschlechtscharaktere hervorzurufen; vielmehr müssen, sei es in den Resten der ursprünglich vorhandenen Keimdrüsen, sei es an einer anderen Stelle, Keimzellen des anderen Geschlechtes in schlummerndem Zustand vorhanden sein, die durch den experimentellen Eingriff oder durch krankhafte Prozesse zum Leben geweckt werden (Bond)⁴⁾. Endlich wurde auch angenommen, daß die Fälle, in denen Weibchen männliche Charaktere, und die viel selteneren Fälle, in denen Männchen weibliche Charaktere annehmen, auf verschiedenartigen Ursachen beruhen. Dort soll „korrelative Differenzierung“ der primären und sekundären Geschlechtscharaktere, hier „hereditäre Übertragung“ der ursprünglich dem einen Ge-

1) Dieselben, C. r. Soc. Biol. 89, 1923, S. 1103 u. 1271. Vgl. auch die von Shattock und Bond (Bond, J. Gen. 3, 1914, S. 212, Taf. 11, Fig. 14) beschriebene, am proximalen Ende weibliche, am distalen männliche Schwanzfeder eines Fasans.

2) Pézard, Sand u. Caridroit, C. r. Soc. Biol. 89, 1923, S. 1103 u. 90, 1924, S. 676.

3) Vgl. Morgan, Punnett u. Bailey, Pease (s. das Lit.-Verz. in O. Köhlers Sammelref., Zeitschr. indukt. Abst. 29, 1922, S. 73), sowie Pézard, Sand u. Caridroit, l. c. 90, 1924, S. 676.

4) C. J. Bond, J. Gen. 3, 1914, S. 207; vgl. die im Eingang des Kapitels erwähnten Anschauungen von Biedl und Steinach.

schlecht zugehörigen Charaktere auf das entgegengesetzte eine Rolle spielen¹⁾).

Schwieriger als die Frage nach der allgemeinen Richtung und dem Umfang der Hormonwirkungen ist die nach ihrer speziellen Wirkungsweise. Hier muß zunächst gesagt werden, daß die Bezeichnung der Hormone als morphogenetischer Reizstoffe vielleicht etwas irreführend ist. Es könnte die Vorstellung entstehen (und wenn ich mich nicht täusche, besteht sie tatsächlich bei manchen Biologen), daß diese Stoffe als wirklich determinierende Faktoren die Entwicklung der betreffenden Eigenschaften Schritt für Schritt bestimmen und ihre spezifische Ausgestaltung verursachen. Ich möchte aber glauben, daß es sich, wie bei den „geschlechtsbestimmenden“, von zahlreichen Forschern in die Geschlechtschromosomen hineinverlegten Faktoren, nur um auslösende Agentien handelt, die in alternativer Weise entscheiden, in welcher Richtung sich eine schon vorhandene, in bestimmten Qualitäten des Artplasmas wurzelnde Bipotentialität geltend macht.

Einige mehr gelegentliche Beobachtungen, die bei operierten Hähnen gemacht worden sind²⁾, scheinen mir dazu geeignet zu sein, dieser Vorstellung eine festere Grundlage zu geben. Ein männlicher F₂-Bastard aus der Kreuzung Leghorn Gold × Dorking Silber, welcher das reine Dorking-Gefieder trug, wurde kastriert, mit dem Ovarium einer Henne mit Leghorn Gold-Gefieder versehen und einseitig entfiedert. Es erschienen dann am Unterrücken statt der bekannten lanzettförmigen Federn des Männchens solche von weiblicher Form, aber mit ganz neuer Zeichnung: auf rahmfarbigem, mit schwarzen und okergelben Flecken besätem Grunde fanden sich Andeutungen einer Bänderung. Ähnliches wurde auch bei anderen Versuchen beobachtet. Nun muß daran erinnert werden, daß eine Querbänderung der Federn durch die verschiedensten Einflüsse zur Entfaltung gebracht oder in ihrer Ausgestaltung beeinflußt werden kann³⁾: durch Kreuzung (Bastarde von Pfau × Perlhuhn u. a.), durch periodische Ernährungs- und Stoffwechselschwankungen (Riddle, E. A. Wilson) und offenbar auch durch ganz lokale, von bestimmten Hautstellen ausgehende Entwicklungsimpulse, wie z. B. bei den asym-

1) Geoffroy Smith und Mrs. Haig Thomas, J. Gen. 3, 1914.

2) Pézard, Sand u. Caridroit, C. r. Soc. Biol. 90, 1924, S. 623.

3) Vgl. Phä., Kap. 19 u. Aufg. u. Ergebn., 1924, S. 196.

metrischen, an der Grenze der Rücken- und Bauchseite stehenden Federn des Fasanhuhns (*Gennaeus lineatus*), bei denen die obere Fahne die feine Zickzackbänderung der Rückenfedern, die untere die schwarze Farbe der Bauchfedern aufweist (Kruimel). Eine ähnliche Wirkung streng lokalisierter Reize, wie bei diesen „Sektorialchimären“, ist wohl für das Vorkommen von einzelnen gezeichneten Federn bei sonst weißen (leucistischen oder albinotischen) Vögeln anzunehmen¹).

Offenbar kann also durch die verschiedensten Reize der Gesamtstoffwechsel des Vogels oder der Chemismus einzelner Zellgruppen in der Weise beeinflusst werden, daß der vermutlich bei allen Vogelfedern angedeutete periodische Wachstumsrhythmus des Federkeimes eine stärkere Betonung erfährt, indem im Federkeime besonders in den Zonen kräftigeren Wachstums eine vermehrte Pigmentbildung erfolgt. Und ähnlich, wie hier Impulse verschiedener Art die Entwicklung eines einfachen, im Grundplan offenbar bei den meisten Vögeln vorhandenen Zeichnungsmusters auslösen, d. h. eine generell vorhandene Potenz zur Entfaltung bringen können, so könnte es sich auch auf dem Gebiete der sekundären Geschlechtscharaktere verhalten: man kann sich denken, daß in den Federkeimen und in mehreren anderen Organanlagen auf Grund ererbter Artplasma-Qualitäten zwei Entwicklungsmöglichkeiten als immanente Potenzen gegeben sind²), und daß die Sexualhormone nur einen Anstoß bilden, durch welchen der Entwicklungsmechanismus das eine Mal nach der männlichen, das andere Mal nach der weiblichen Seite hin in Gang gesetzt wird.

Schwierigkeiten für die Hormonhypothesen. Alle Hormonhypothesen stoßen auf gewisse Schwierigkeiten; vor allem sind die bei Vögeln (anscheinend relativ häufig bei Gimpeln) vor-

1) Die hiesige Sammlung besitzt einen weißen Truthahn, welcher an der rechten Brustseite eine einzelne hellrostbraune, schwarzgerandete Feder trägt. Bemerkenswert ist auch ein albinotischer Fasan, bei welchem zwei benachbarte große Deckfedern in den einander zugekehrten Fahnenhälften eine kräftige Pigmentierung zeigen, während die anderen Hälften weiß sind. Auch hier liegt, ähnlich wie bei den *Gennaeus*-federn, die Annahme nahe, daß eine streng lokalisierte Stelle der Haut primär verändert war und daß von ihr aus bestimmte Wachstums- und Pigmentierungsimpulse jeweils auf die eine Hälfte zweier benachbarter Federkeime übergingen.

2) Morphologisch ausgedrückt: es besteht eine nach zwei Seiten offene Wandlungsfähigkeit der ererbten Artplasma-Architektur.

kommenden Halbseitenzwitter schwer erklärbar. Es handelt sich um Tiere, deren Gefieder auf der einen Seite ein männliches, auf der anderen Seite ein weibliches Gepräge trägt, und welche entweder einen Hoden und einen Eierstock oder, wie z. B. der von Bond beschriebene Fasan, einen linksgelegenen Ovariostikel enthalten (siehe unten).

Vom Gimpel (*Pyrrhula pyrrhula*) sind vier hierher gehörige Fälle bekannt. Bei zwei Exemplaren (Lorenz, Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. 1899, zitiert bei Naumann-Hennicke, Bd. 3, S. 259, und H. Poll, Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin 6, 1909, Taf. 7) liegt Hermaphroditismus verus lateralis mit rechtsseitigem Hoden und linksseitigem Ovarium, sowie entsprechender Verteilung des männlichen und weiblichen Gefieders vor, bei zwei weiteren zweifarbigen Gimpeln (Cabanis, J. f. Ornithol. 22, 1874, u. Thienemann, Ornithol. Monatsschr. 1888, S. 347) ist über die inneren Organe nichts mitgeteilt. Von Singvögeln liegen noch zwei andere Fälle vor: der Koller-Webersche Buchfink (*Fringilla coelebs*) mit rechtsseitigem Hoden und linksseitigem Eierstock und entsprechend verteilter Färbung (M. Weber, Zool. Anz. 13, 1899) und ein zweifarbiger Balg von *Chlorophanes (Dacnis) spiza* (Coerebide), bei welchem im Gegensatz zu den meisten anderen Vorkommnissen die linke Seite das männliche, leuchtend blaue bis blaugrüne, die rechte Seite das weibliche grüne bis olivengrüne Gefieder trägt (Kniesche, Zool. Jahrb., Anat. Abt., 38, 1914, S. 25, Taf. 3, Fig. 7). Hierher gehören noch ein von Cabanis (l. c.) beschriebener zweifarbiger Specht (*Colaptes mexicanus*), welcher links männliches, rechts weibliches oder juveniles Gefieder trug, eine „lateral-arrhenoidale“ Birkhenne (A. Brandt, Zeitschr. wiss. Zool. 48, 1889, S. 103) und vor allem der unten näher zu besprechende pseudohermaphroditische Fasan (C. J. Bond, J. Gen. 3, 1914).

Ähnliches wie für die Halbseitenzwitter der Vögel gilt für einige Befunde bei Batrachiern. Allerdings weisen die bei Fröschen und Kröten beobachteten Fälle einer Geschlechtsumstimmung zum großen Teil auf eine ähnliche Wirkung der Hormone hin, wie sie für die Säuger angenommen wird. Dies gilt für die Befunde von Harms, welcher bei männlichen Erdkröten (*Bufo vulgaris*) durch Entfernung der jugendlichen Hoden das Biddersche Organ zur Entwicklung eines Ovars anregen und eine vollkommene Um-differenzierung der Tiere zu Weibchen herbeiführen konnte¹⁾. Auch bei bestimmten Lokalrassen des Wasserfrosches (*Rana esculenta*) ist eine physiologische Umstimmung vom weiblichen zum männlichen Geschlecht beobachtet worden, wobei die Veränderungen der somatischen Merkmale denen der Keimdrüsen im

1) W. Harms, Untersuch. über das Biddersche Organ II, Zeitschr. Anat. u. Entw. 69, 1923.

ganzen, wenn auch mit leichter Verspätung, parallel laufen¹⁾. Indessen gibt es, wie gesagt, auch hier Erscheinungen, die schwieriger zu deuten sind, und welche zu beweisen scheinen, daß die Keimdrüsen nicht bloß auf Grund von Hormonwirkungen, sondern auch auf anderem Wege einen Einfluß auf die somatischen Geschlechtsmerkmale ausüben können²⁾. Es handelt sich um die von Witschi beschriebenen unsymmetrischen Froschzwitter, bei welchen offenbar die Reduktion eines Eileiters von dem restlosen Schwund des gleichseitigen Ovars abhängig ist³⁾. Das kann aber nicht wohl auf endokrinem Wege bewirkt werden. Denn die Venen, welche das Blut und damit nach der üblichen Ansicht auch die Inkrete vom Ovarium ableiten, treten nicht in den gleichseitigen Eileiter über, sondern münden direkt in die Vena cava oder in die Venae renales revehentes ein, es müssen also durch die Aorta und die Urogenitalarterien beiden Eileitern die Inkrete beider Ovarien zugeführt werden. Wenn also die Eileiter trotzdem in eindeutiger Weise vom gleichseitigen Ovarium abhängig erscheinen, so müssen, wie Witschi meint, Beziehungen anderer Art vorhanden sein.

In der Tat weisen besonders die unsymmetrischen Froschzwitter und die halbseitigen Zwitter der Vögel darauf hin, daß noch andere als rein hormonale Zusammenhänge zwischen Keimdrüsen und Geschlechtscharakteren bestehen müssen, und wir haben uns also mit der Frage zu beschäftigen, welcher Art diese Beziehungen sein können, in welchem Verhältnis sie zu den hormonalen Zusammenhängen stehen und inwieweit auch hier Pluripotenzerscheinungen in Betracht kommen.

Genotypische Zusammenhänge zwischen primären und sekundären Geschlechtscharakteren. Es ist hier in erster Linie die Frage aufzuwerfen, ob bei den Wirbeltieren der epigenetisch-hormonale Zusammenhang zwischen Keimdrüsen und sekundären Geschlechtscharakteren primärer Natur ist? Es wäre nämlich denkbar, daß zwischen primären und sekundären Geschlechtscharakteren von vornherein eine vielleicht

1) E. Witschi, Der Hermaphroditismus der Frösche. Arch. Entw.-Mech. 49, 1921.

2) Witschi, l. c., S. 354; vgl. die Kritik bei Harms, l. c., S. 619.

3) Für das männliche Geschlecht liegen beim Frosch die Verhältnisse anders, wie ebenfalls die unsymmetrischen Zwitter zeigen. Ein einseitiger Hoden kann auf die Entwicklung der Daumenschwielen und Samenblasen beider Seiten seinen Einfluß ausüben.

lose Koppelung (konnektive Bindung) bestand und daß in erster Linie solche Merkmale die Bedeutung von sekundären Geschlechtscharakteren gewonnen haben, deren Anlagen von vornherein mit den eigentlichen Geschlechtsfaktoren gekoppelt waren. Nachträglich mögen dann diese Merkmale durch innersekretorische Beziehungen mit den Keimdrüsen enger verkettet worden sein, so daß ein Verhältnis zustande kam, daß mit den neuerdings öfters besprochenen „doppelten Sicherungen“ (im Sinne von Rhumbler und Becher)¹⁾ vergleichbar ist. Andererseits mag es auch vorgekommen sein, daß Organbildungen, wie z. B. die Geweihe der Hirsche, erst auf Grund eines Funktionswechsels zu sekundären Geschlechtscharakteren geworden und dann in Abhängigkeit von der innersekretorischen Tätigkeit der Geschlechtsdrüsen geraten sind. Auch hier würde es sich um eine nachträgliche hormonale Bindung handeln.

Auch in anderen Tiergruppen mögen Ansätze zu einer doppelten Sicherung vorhanden sein. Bekanntlich zeigen die Schmetterlinge, wie Kastrations- und Transplantationsversuche beweisen, keine Abhängigkeit der sekundären Geschlechtscharaktere von den Keimdrüsen. Alle Zellen, auch die somatischen, sind hier offenbar von vornherein sexuell differenziert²⁾. In einer anderen Athropodengruppe scheint aber wenigstens der erste Schritt zu einer hormonalen Steuerung der sekundären Geschlechtscharaktere getan zu sein. Von einem japanischen stomatopoden Krebse (*Odontodactylus japonicus*), welcher außer einigen anderen sekundären Geschlechtscharakteren (Umwandlung des Innenastes des ersten Pleopodenpaares beim Männchen u. a.) auch eine bei Krebsen selten beobachtete sexuell-dimorphe Färbung aufweist, wurde ein Exemplar gefunden³⁾, welches eine Rückbildung der Hoden, der Leber und anderer innerer Organe des hinteren Körperabschnittes und ferner, neben rein männlicher Ausbildung der Gliedmaßen usw., ein ausgesprochen intermediäres (intersexuelles) Verhalten der Färbung aufwies. Welches die primäre Ursache aller dieser Unregelmäßigkeiten war, konnte nicht ermittelt werden, aber es ließe sich, wie der japanische Gewähns-

1) L. Rhumbler, Arch. Entw.-Mech. 4, 1897, S. 703—709; ebenda 8, 1899, S. 220; ebenda 9, 1900, S. 83 f., 98; S. Becher, Zool. Jahrb., Suppl. 15, 1912.

2) Vgl. hierzu auch Goldschmidt, Zeitschr. induct. Abst. 29, 1922, S. 165, und Harms, l. c., S. 622.

3) T. Komai, Annotat. Zool. Japonicae 10, 1922.

mann sagt, z. B. denken, daß die abnorme Färbung unter dem Einfluß eines abnormen physiologischen Zustandes entstand, der seinerseits mit einer unvollständigen Entwicklung der Organe im hinteren Körperabschnitt im Zusammenhang stand. Bemerkenswert ist auch, daß die dimorphe Zeichnung sehr wahrscheinlich den ontogenetisch und phylogenetisch jüngsten Sexualcharakter bildet und also vermutlich noch nicht so fest stabilisiert ist, wie die anderen Geschlechtsmerkmale. Es mag also schon eine geringe Anomalie in den physiologischen Verhältnissen des Organismus einen Einfluß auf die Zeichnung ausüben und ihre volle Entwicklung verhindern. Entwicklungsgeschichtliche und physiologische Unregelmäßigkeiten und Unabhängigkeiten mehr allgemeiner Art, wie sie dieser Krebs zeigt, dürften auch bei den Wirbeltieren den Ausgangspunkt gebildet haben für eine endgültige epigenetische Verkettung der Keimdrüsen und der sekundären Geschlechtscharaktere.

Vergleich der Zwitterbildungen mit Knospensvariationen. Wenn also die hormonal bedingte Abhängigkeit der sekundären Geschlechtscharaktere von den Keimdrüsen nicht als unbedingt und nicht als rein primär angesehen werden kann¹⁾, wenn vielmehr mit der Möglichkeit gerechnet werden muß, daß außerdem genotypische, wenn auch vielleicht nur lose Koppelungen zwischen den Anlagen der primären und sekundären Geschlechtscharaktere vorhanden sein können, so erhebt sich erneut die Frage nach der Entstehung der halbseitigen und anderen ausgesprochen mosaikartigen Zwitterbildungen, mit denen, beiläufig gesagt, auch die von Goldschmidt bei Schmetterlingen (*Lymantria*) beobachteten, durch nachträgliche Umdifferenzierung entstandenen „Intersexe“ eine zunächst äußerliche Ähnlichkeit haben können²⁾. Es liegt bei Mosaikbastarden nahe, an Verhältnisse zu denken, wie sie uns bei **Knospens-** oder **vegetativen Variationen** entgegentreten.

Zwei Fälle sind hier zu unterscheiden³⁾: Auf der einen

1) Schon Herbst (Art.: *Entwicklungsmech.*, Hdwb. Naturw. 3, 1912, S. 6237) hat besonders betont, daß die sekundären Geschlechtscharaktere sich mehr oder weniger weit auch ohne das Vorhandensein der dazugehörigen Keimdrüsen entwickeln können, daß sie aber ihre vollständige normale Ausbildung nur mit Hilfe der letzteren erreichen.

2) Vgl. besonders *Zeitschr. ind. Abst.* 23, 1920.

3) R. A. Emerson, *The Nature of Bud Variations as indicated by their Mode of Inheritance*, *Am. Natural.* 46, 1922. Vgl. hierzu Th. Roe-

Seite stehen die somatischen Mutationen einzelner Erbinheiten, zu denen vor allem die sogenannten variegata-Formen der Pflanzen, z. B. die buntblättrigen Rassen von *Mirabilis* und die Maissorten mit geflecktem Perikarp gehören. Daß es sich hier wirklich um somatische Mutationen, d. h. um Variationen handelt, die durch eine mutative, auf einzelne Zellen lokalisierte Abänderung des Artplasmas zustande kommen, wird nach Emerson dadurch erwiesen, daß die betreffenden Abänderungen sich bei weiterer erbanalytischer Untersuchung gegenüber dem Typus, von dem sie ihren Ausgang nehmen, als dominante Merkmale verhalten. Der Typus ist also als rezessiv-homozygot anzusehen, es ist aber klar, daß in rezessiv-homozygoten Organismen das dominante Merkmal nicht durch einen Aufspaltungsprozeß, sondern nur auf Grund einer de novo-Entstehung, also als somatische Mutation, zustande kommen kann.

Eine zweite, übrigens keineswegs scharf unterscheidbare Gruppe von Knospenvariationen bilden die „somatischen Spaltungen“, bei welchen infolge einer inäqualen Teilung die eine Tochterzelle den typischen, die andere einen abgeänderten Anlagenbestand erhält. Wenn in den bekannten, von Darwin und Bateson besprochenen Fällen auf Pfirsichbäumen mit behaarten Früchten gelegentlich haarlose Pfirsichfrüchte, die sogenannten Nektarinen, entstehen, oder wenn auf rosa- und weißblütigen Kamelien Zweige mit einfarbigen Blüten zur Entwicklung kommen¹⁾, so kann dies auf erbungleiche Teilungen in irgendeinem Sinne zurückgeführt werden, und die gleiche Annahme liegt nahe, wenn man sich die entwicklungsgeschichtliche Entstehung der Farbenmosaiken, beispielsweise auf den Blättern von *Coleus*, verständlich machen will²⁾. Von früheren Autoren sind bei diesen mitotisch bedingten Mutationen oder, wie man zu sagen pflegt, bei somatischen oder extranuptialen Spaltungsvorgängen wieder mehrere Möglichkeiten unterschieden wor-

mer, Zeitschr. Pflanzenzücht. 9, 1924, wo sich auch eine Übersicht über die bisher beschriebenen vegetativen Spaltungen findet.

1) Tischler, Arch. Zellforsch. 1, 1908, S. 124.

2) Vgl. Allg. Vererb., 3. Aufl., S. 402, sowie Aufg. u. Ergeb. 1924, S. 199. Es sei besonders auf die Beobachtungen von Baur bei *Pelargonien* (Ztschr. ind. Abst. 1, 1909) und von Küster bei *Coleus*, sowie auf die Befunde von Irma Andersson bei einem variegaten Farn, *Adiantum* (J. Gen. 13, 1923), hingewiesen.

den¹⁾): vor allem die auf ungleichmäßiger Teilung der Kernsubstanzen, nach Ansicht vieler Forscher auf abnormer Chromosomenverteilung beruhenden asymmetrischen Anlagengruppierungen und die cytoplasmatischen Spaltungsvorgänge, bei denen Teile oder Eigenschaften des Cytoplasmas, z. B. die Qualitäten der Chorophyllkörner, inäqual auf die Tochterzellen verteilt werden.

Ganz anderer Art sind natürlich die bekannten künstlichen und natürlichen Sektorial- und Periklinalchimären, die dadurch entstehen, daß in einen Vegetationskegel Zellen verschiedener Konstitution hineingehen und daß bei weiterem Wachstum diese Zellen in verschiedener Weise verlagert und voneinander geschieden werden. Was in diesen Fällen die erste Entwicklung von Zellen verschiedener Konstitution anbelangt, so können allerdings unter Umständen auch wieder somatische Mutationen oder mitotisch bedingte somatische Spaltungen in Betracht kommen.

In ähnlicher Weise wie bei den vegetativen Variationen der Pflanzen, kann man sich denken, daß in sehr frühen Stadien eines tierischen Keimes, der geschlechtlich noch nicht endgültig determiniert ist, auf Grund einer somatischen Mutation oder wahrscheinlicher einer somatischen Spaltung die eine Hälfte des Keimes männlich, die andere weiblich determiniert wird. Infolge der angenommenen primär-genotypischen Koppelung des Anlagenmaterials der primären und sekundären Geschlechtscharaktere wird der Organismus später auch bezüglich der letzteren zur Hälfte ein männliches, zur Hälfte ein weibliches Gepräge erhalten, so daß reine Halbseitenzwitter oder, wenn sich daneben doch auch epigenetisch-hormonale Wirkungen geltend machen können, unvollständig-asymmetrische Zwitter entstehen. Das im allgemeinen außerordentlich seltene Vorkommen solcher Anomalien weist darauf hin, daß im Stamme der Wirbeltiere auf dem Gebiete der Geschlechtsentwicklung die epigenetischen Abhängigkeiten in sehr fester Weise stabilisiert sind, so daß die vielleicht älteren genotypischen Beziehungen zwischen den Anlagen der primären und sekundären Geschlechtscharaktere nur unter ganz bestimmten Bedingungen sich auswirken können. Andererseits lehrt die merkwürdige Häufung von Fällen, die sich auf den Gimpel (*Pyrrhula*) beziehen, daß unter Umständen schon spezifische Unterschiede der Keimplasma-Qualitäten genügen können, um eine leichte Lockerung jener uralten Korrelationen

1) Vgl. Emerson, l. c., S. 72 ff.

und also ein etwas häufigeres Auftreten lateral-hermaphroditischer Formen herbeizuführen¹⁾).

Umstimmungserscheinungen bei Knospensvariationen und Mosaikzwittern. Können wir nun auch Abänderungen dieser Art unter den Begriff der Umstimmung bringen? Ich glaube, man darf hier nicht zu enge Grenzen ziehen. Unter Umstimmung ist ja die Aktivierung virtueller Potenzen zu verstehen, und zwar sind letztere, wie wir sahen (S. 3), von latenten, kryptomeren oder rezessiven Anlagen in folgender Weise unterschieden²⁾: Virtuelle Potenzen können wir einer Art, einer Rasse oder einem Individuum zuschreiben, ohne daß wir eine entsprechende materielle Veränderung des Artplasmas als bereits eingetreten voraussetzen, während man in der heutigen Vererbungslehre von einer latenten, kryptomeren oder rezessiven Eigenschaft nur dann zu sprechen pflegt, wenn auf Grund von Kreuzungsergebnissen anzunehmen ist, daß im Keimplasma die materielle oder energetische Grundlage der betreffenden Eigenschaft in irgendeiner Weise bereits gegenwärtig ist. Ferner ist folgender Unterschied zu beachten: handelt es sich um die Weckung virtueller Anlagen, so **kann** der Träger dieser Potenzen **homozygot** mit Bezug auf die bisher manifestierte Potenz sein: es erfolgt dann im engeren Zusammenhang mit einer Teilung oder im „Ruhezustand“ einer Zelle diejenige Substanzänderung des Keimplasmas, durch welche ein Umschlagen der Potenz bewirkt wird; kommen dagegen latente Anlagen in Frage, so besitzt das betreffende Individuum bezüglich des bisher aktiven und des latenten Merkmals **stets eine heterozygote Natur** und die betreffenden Erbinheiten werden, wie fast allgemein angenommen wird, auf dem Wege der Reduktionsteilung oder, im Falle einer somatischen Spaltung, durch einen ähnlichen in-

1) Bemerkenswert ist, daß auch die Hahnenfedrigkeit häufiger bei *Tetrao urogallus* als bei *T. tetrix* und häufiger bei *Phasianus colchicus* und *mongolicus* als bei *Ph. chrysomelas* auftritt (vgl. A. Brandt, Zeitschr. wiss. Zool. 48, 1889, S. 103).

2) Phä., S. 323. Ich habe hier noch hinzugefügt: Wäre es uns mit optischen Mitteln möglich, in die intime Struktur oder in die intramolekulären Vorgänge des Artplasmas einen Einblick zu tun, so würden wir von dem Vorhandensein bestimmter virtueller Potenzen wenigstens direkt nichts wahrnehmen können, dagegen würden wir an irgendwelchen Veränderungen, etwa an einer besonderen Beschaffenheit einzelner Chromosomen oder Chromosomenteile, erkennen können, daß hier latente Anlagen schlummern.

äqualen Teilungsvorgang voneinander getrennt. Für die Frage, ob bei den Knospenmutationen und ebenso bei den besprochenen Zwitterbildungen eine Herausholung oder Freimachung (Deliberation) virtueller Potenzen, also eine Umstimmung, oder ob eine Aktivierung latenter Anlagen vorliegt, kommt also unter anderem wesentlich in Betracht, ob die Ausgangszustände als heterozygot oder homozygot anzusehen sind.

Vielleicht gehen wir am besten aus von der Nektarinenfrage. Bateson¹⁾, welcher diese ausführlich besprochen hat, ist der Ansicht, daß zur Erklärung der meisten von Darwin angeführten Fälle die Annahme ausreichend sei, daß Behaartheit und Glätte ein mendelndes Paar bilden, wobei Behaart über Glatt dominiert, und daß in einem heterozygoten Individuum auch auf dem Wege einer somatischen Teilung eine Spaltung erfolgen könne. Für einige der Beobachtungen genügt schon die erste Annahme: so kann die Entstehung von Nektarinenbäumen aus Pfirsichsteinen auf eine einfache Aufspaltung zurückgeführt werden, während die umgekehrte Erscheinung, nämlich das Hervorgehen von Pfirsichbäumen aus Nektarinensteinen, auf teilweiser Bestäubung eines Nektarinenbaumes durch Pfirsichpollen beruhen könnte. Wenn nun aber nach Art einer Knospenvariation auf Pfirsichbäumen nektarinentragende Zweige erscheinen oder einzelne Nektarinen oder auch Früchte, die zur Hälfte oder in einem Segmente den Nektarinencharakter zeigen, so muß bei der Bildung der Knospe oder Zelle, aus welcher der aberrative Teil hervorging, die Anlage für den Pfirsichcharakter irgendwie ausgelassen, also auf Grund einer somatischen Teilung abgespalten worden sein. Was schließlich den merkwürdigen, in Carclew beobachteten Fall anbelangt, in welchem ein älterer Nektarinenbaum Halb-und-Halbfrüchte, später reine Pfirsiche erzeugte, so handelt es sich nach Bateson um ein unaufgeklärtes, einzig dastehendes Vorkommnis, das vielleicht auf einer degressiven Mutation oder auch auf einer unvollständigen Spaltung des Pfirsichcharakters im Keim (d. h. wohl: in einem sehr frühen Entwicklungsstadium) eines heterozygoten Elters beruhen mag. Wenn Bateson hinzufügt, daß in beiden Fällen eine allelomorphische, bei irgendeiner somatischen Teilung stattfindende Spaltung anzunehmen sei, so kommt darin die auch von anderen

1) Mend. Princ. Her., I., Aufl., S. 273.

Forschern¹⁾ vertretene Ansicht zum Ausdruck, daß zwischen somatischen (degressiven und retrogressiven) Mutationen und somatischen Spaltungen (mitotisch bedingten Mutationen) in ihren letzten Wurzeln kein sehr großer Unterschied besteht.

Wenn auch gegen die von Bateson gegebenen Deutungen, welchen im allgemeinen die Annahme eines heterozygotischen Verhältnisses im Mendelschen Sinne zugrunde liegt, kein prinzipieller Einwand erhoben werden kann, so scheint mir doch die Gesamtheit der von Darwin aufgezählten Fälle, und besonders die mehrfach berichtete Tatsache, daß derselbe Baum Pfirsiche, Nektarinen und Mischfrüchte trug, eine einheitlichere Erklärung zu fordern. Da in keinem der Fälle zwingende Beweise für einen heterozygotischen Zustand vorliegen²⁾, so wird man an die Möglichkeit zu denken haben, daß die Zweige, an denen die heterologen Früchte entstanden, einen homozygotischen Charakter hatten und daß vermutlich in engem Anschluß an einen Teilungsakt eine Umstimmung der Potenzen stattgefunden hat. Man kann dabei an ein gelegentliches Vorkommen einer inäqualen Teilung der Kernsubstanzen oder des Cytoplasmas oder von beiden gleichzeitig denken, Möglichkeiten, die um so näher liegen, da eine unsymmetrische Teilung so hochatomiger Gebilde, wie es die chemischen Einheiten des Plasmas sicher sind, von vornherein viel wahrscheinlicher ist als eine symmetrische³⁾. Es wäre aber auch möglich, daß zunächst eine symmetrische Teilung z. B. der Kernsubstanz erfolgt, daß aber die Tochterkernsubstanzen bei der Rekonstitution der Tochterkerne infolge irgendwelcher Einflüsse, z. B. einer zufälligen unsymmetrischen Verteilung des Cytoplasmas oder seiner Einschlüsse, nicht wieder in gleich vollständiger Weise zum Zustand der Mutterkernsubstanz zurückkehren⁴⁾.

1) Vgl. Küster, Flora 1917, S. 27 (s. auch oben S. 71).

2) Zweimal wird berichtet, daß in nächster Nachbarschaft eines Pfirsichbaums, welcher eine Mischfrucht bzw. eine Nektarine trug, ein Nektarinenbaum wuchs.

3) Vgl. E. Giglio-Tos, Les problèmes de la vie. Turin u. Cagliari 1900—1910, Bd. 1, S. 45, 48.

4) Allg. Vererb., 3. Aufl., S. 194. Bei organischen Verbindungen kann eine Vermehrung (Zweiteilung) der Moleküle dadurch zustandekommen, daß sie von der ursprünglichen Konstitution a bei Zuführung geeigneter „Nährstoffe“ in eine Konstitution b übergehen, um sich von hier aus wieder in zwei Moleküle von der Beschaffenheit a zu zerlegen. Vgl.

Auch Küster (l. c., S. 27) wurde bei seinen *Coleus*-Untersuchungen zu der Auffassung geführt, daß inäquale Teilungsakte vorliegen, auf Grund deren aus einheitlichem, d. h. gleichveranlagtem Zellmaterial qualifizierte Zellenarten hervorgehen. Da ferner bei *Coleus* die Differenzierung der Farben nicht allmählich im Laufe aufeinanderfolgender Teilungsschritte zustande kommt, vielmehr wahrscheinlich jeweils bei einer Teilung sofort das Maß des erreichbaren Differenzierungsgrades erlangt wird, so handelt es sich nach Küster um Teilungen, die den Charakter von Zellmutationen haben und wohl vergleichbar sind mit denjenigen, auf welche wir die an Mikroorganismen beobachteten „Mutationen“ zurückzuführen haben.

Wenn also in den besprochenen botanischen Fällen tatsächlich ein homozygotischer Ausgangszustand anzunehmen ist, so ist es folgerichtig, beim Auftreten der somatischen Mutationen von einer Weckung virtueller Potenzen zu sprechen.

Vor die gleiche Alternative, wie bei den Knospenmutationen und bei der Bildung des Farbenmosaiks von *Coleus*, wird man gestellt, wenn in einem geschlechtlich noch nicht differenzierten oder, wie oben gesagt wurde, nur „vorläufig“ determinierten tierischen Keime ein Teil des sich entwickelnden jungen Organismus eine männliche, der andere eine weibliche Entwicklungsrichtung einschlägt: hat man sich einen heterozygotischen oder einen homozygotischen Zustand als Ausgangspunkt für derartige Zwitterbildungen zu denken? Kommt demnach eine wirkliche Abspaltung latenter (rezessiver) Anlagen oder eine Herausholung virtueller Potenzen in Frage?

Die erste Möglichkeit würde sehr nahe liegen, wenn dasjenige Geschlecht, welches speziell in Fällen eines nachträglich sich entwickelnden Zwittertums (Übergangs- oder Umwandlungshermaphroditismus)¹⁾ den ontogenetischen Ausgangspunkt bildet, aus kreuzungsanalytischen und cytologischen Gründen als digametisch anzusehen, wenn es also mindesten bezüglich der pri-

Giglio-Tos, l. c., 2, S. 19, wo dieser Vorgang für Essigsäure, und Allg. Vererb., S. 26, wo er für Phenetidin angegeben wurde. In unserem Falle hätte man anzunehmen, daß nach erfolgter Zellteilung der Phasenwechsel von b in a in den beiden Tochterkernen nicht in gleich vollständiger Weise zustande kommt, daß vielmehr zwei verschiedene Teilprodukte, z. B. a und a', entstehen.

1) Vgl. Witschi's Sammelreferat in Zeitschr. ind. Abst. 31, 1923, S. 287.

mären Geschlechtscharaktere selbst heterozygot wäre. Denn in diesem Falle wäre es denkbar, daß auf dem von Bateson angenommenen, allerdings noch sehr problematischen Wege, also mittels einer inäqualen Teilung einer somatischen Zelle, eine Dissoziation der beiden heterozygotisch verbundenen Geschlechtsfaktoren und eine mitotisch bedingte Mutation zustande kommen kann. Darf man ferner annehmen, daß zwischen den Anlagen der sekundären und primären Geschlechtscharaktere eine lose Koppelung besteht, welche allerdings in normalen Fällen infolge der Einstellung der ganzen Entwicklung auf die hormonale Abhängigkeit nicht zur Geltung kommt (S. 69, 72), so würden die vollständigen und teilweisen Halbseitenzwitter eine entwicklungsgeschichtliche Erklärung finden, wie denn auch Bateson selbst beim Gynandromorphismus der Insekten an ähnliche Verhältnisse gedacht hat¹⁾.

Bekanntlich ist nun weder bei den Amphibien noch bei den Vögeln die Frage vollkommen geklärt, welches Geschlecht den regelmäßigen Ausgangspunkt für nachträgliche Zwitterbildung bildet und welches als digametisch anzusehen ist. Für die Frösche steht fest, daß bei asymmetrischen Zwittern die Geschlechtsumwandlung ausnahmslos in der Richtung vom weiblichen zum männlichen Typus geht, dagegen scheint bei den Kröten bis zu einem gewissen Grade auch ein umgekehrtes Verhalten möglich zu sein²⁾. Was die andere Frage anbelangt, welches Geschlecht als das digametische zu bezeichnen ist, so wurde Witschi bei seinen Kreuzungen, die nach dem Vorbild von Correns' Bryonia-Experimenten zwischen der geschlechtlich streng dissoziierten Davoser Rasse von *Rana temporaria* und einem aus Freiburg stammenden Hermaphroditen ausgeführt wurden, allerdings zu dem bestimmten Ergebnis geführt, daß das männliche Geschlecht heterozygot ist³⁾, aber die Entscheidung der Frage, ob die Weibchen ebenfalls als heterogametisch oder als homogametisch anzusehen sind, ist noch nicht vollständig aufgeklärt⁴⁾. Nur soviel konnte Witschi aussagen, daß das beim erwähnten Kreuzungsversuche benutzte Davoser Weibchen als homogametisch zu bezeichnen ist. Alles in allem scheint aber bei den Batrachiern dasjenige Geschlecht, welches den normalen Ausgangspunkt für den

1) l. c., S. 274, Anm.

2) Witschi, l. c., S. 289.

3) l. c., S. 293.

4) l. c., S. 301.

Übergangshermaphroditismus bildet, nicht oder wenigstens nicht regelmäßig das heterozygotische zu sein.

Noch unsicherer liegen die Verhältnisse bei den Vögeln. Die Richtung der Geschlechtsumwandlung ist für die hahnenfiedrigen Hennen und erpelfiedrigen Enten bekannt, aber welches Geschlecht bei den doch nicht ganz seltenen natürlichen Halbseitenzwittern den Ausgangspunkt darstellt, läßt sich schwer angeben. Immerhin liegen bei dem von Bond¹⁾ beschriebenen gynandromorphen Fasan, welcher links das Gefieder und den Sporn des Männchens, rechts im wesentlichen ein weibliches Gefieder trug und auf der linken Seite eine aus ovarialen und Hodenelementen zusammengesetzte Keimdrüse beherbergte, einigermaßen klare Verhältnisse vor. Aus dem Umstand, daß die ovarialen Teile dieses ovo-testis einen degenerierenden, pigmentierten Zustand aufwiesen, während die Hodenteile ein aktives Wachstum erkennen ließen, darf wohl mit Bond erschlossen werden, daß hier die Keimdrüse ursprünglich eine weibliche Drüse war. Ob dies allerdings bei allen Vogelzwittern ähnlicher Art zutrifft, kann nicht gesagt werden, denn es sind auch einzelne Fälle bekannt, in denen männliche Vögel vollständig oder teilweise ein weibliches Gefieder erhielten²⁾, und so scheint es nicht ausgeschlossen zu sein, daß auch bei nachträglicher Zwitterbildung das Ausgangsstadium ein männliches sein kann. Was die auf erbanalytischem Wege erschlossene genotypische Natur der beiden Geschlechter der Vögel anbelangt, so ließ sich aus den bekannten Kreuzungsversuchen, die mit bestimmten Hühnerrassen (Plymouth-Rocks, Assendelvern), mit Tauben und Kanarienvögeln angestellt wurden, die Annahme ableiten, daß das weibliche Geschlecht digametisch ist.

Wir sehen also, daß es bei den Anuren keineswegs das digametische Geschlecht zu sein pflegt, welches den Ausgangspunkt bei der Geschlechtsumbildung darstellt, und daß auch bei den Vögeln die Verhältnisse nicht ganz eindeutig sind. Dies spricht dagegen, daß der Ausgangspunkt für die Bildung von Halbseitenzwittern in jedem Fall durch einen heterozygoten Zustand der Anlagen der primären und sekundären Geschlechtscharaktere gebildet wird, ebenso wie auch einzelne gutverbürgte Beobachtungen über die Entstehung der Nektarinen gleichfalls nicht

1) C. J. Bond, J. Genet. 3, 1914.

2) Hammond Smith, The Field, Februar 25, 1911; vgl. Bond, l. c., S. 208.

gut durch die Annahme eines heterozygoten Zustandes der Stamm-
pflanze erklärt werden können.

Man wird also auch bei den Halbseitenzwittern an die Mög-
lichkeit denken können, daß die betreffenden Keime zunächst
überhaupt nicht geschlechtlich festgelegt oder daß sie nur vor-
läufig, und zwar nach Art homozygoter Keime determiniert
waren. Es würde dann bei der Entstehung der Halbseitenzwitter
nicht eine Abspaltung rezessiver Anlagen, sondern nur eine Um-
stimmung, eine Herausholung virtueller Potenzen in Frage kommen,
ein Vorgang der in der
oben (S. 75) angege-
benen Weise mit einem
Teilungsakt zusammen-
hängen könnte.

Manche andere Be-
obachtungen dürften
für diese Erklärung
der Mosaikzwitter spre-
chen. Zunächst weisen
die Befunde von Whit-
man und Riddle¹⁾,
welche bei Tauben im
allgemeinen eine pro-
game Geschlechtsbe-
stimmung fanden, je-
doch feststellten, daß
Eier mit ursprünglich
weiblicher Potenz durch
Bastardbefruchtung in
männlicher Richtung
umgestimmt werden können, mit Bestimmtheit darauf hin, daß
die Verhältnisse bei den Vögeln nicht vollkommen in den Rahmen
des üblichen, chromosomentheoretischen Geschlechtsbestimmungs-
schemas fallen.

Von großem Interesse ist auch ein anderes Vorkommnis.
Der Bondsche Fasan zeigte außer der nicht vollständig durch-
geführten asymmetrischen Verteilung der sekundären Geschlechts-
charaktere und außer der zwitterigen Beschaffenheit der Keim-

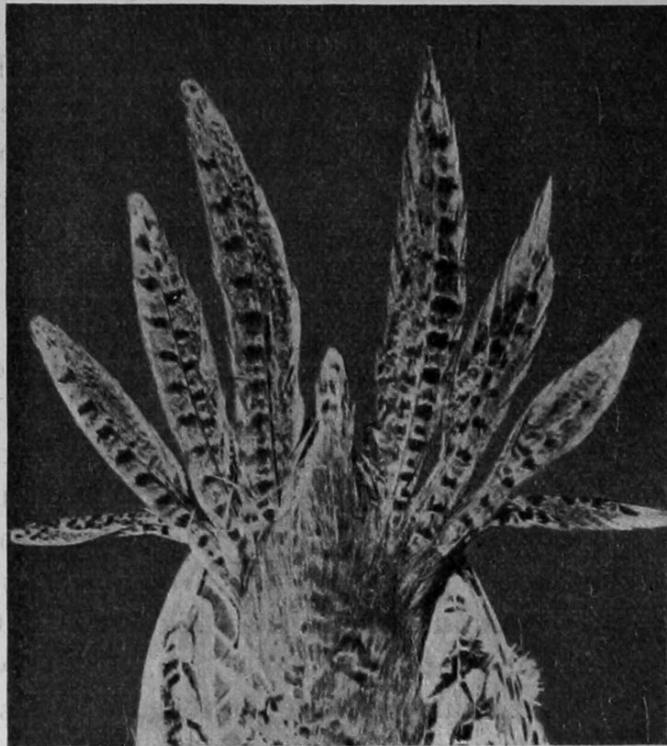


Fig. 8.

1) O. Riddle, Bull. Amer. Ac. Med. 15, 1914; Journ. Wash. Ac. Sci. 7, 1917; Sci., N. S., 46, 1917; vgl. Allg. Vererb., 3. Aufl., S. 257, 389.

drüse noch eine Besonderheit: bei den großen Schwanzfedern wies die äußere Fahne den männlichen, die innere den weiblichen Zeichnungstypus auf (Fig. 8). Hier versagt natürlich die übliche Hormontheorie vollkommen; es ist aber auch nicht gut möglich, eine derartige Verteilung der männlichen und weiblichen Charaktere auf inäquale Teilungen mit abnormer Chromosomenverteilung zurückzuführen, denn es würde sehr schwer verständlich sein, warum gerade bei den „Urzellen“ sämtlicher Schwanzfedern und nicht auch bei irgendwelchen anderen Federn die asymmetrische Chromosomenverteilung vorkommt, die von der Chromosomenforschung doch sicher als ein abnormes und singulär auftretendes Vorkommnis angesehen wird. Viel wahrscheinlicher scheint es mir zu sein, daß die bei Tauben gewonnenen Ergebnisse in gewissen Grenzen auch auf die Hühner übertragen werden dürfen, und daß man auch hier von einer vorläufigen Geschlechtsbestimmung und der Möglichkeit einer fakultativen, vielleicht im Anschluß an Zellteilungen erfolgenden Umstimmung der Potenzen reden darf.

Eines scheint jedenfalls sicher zu sein, daß, wie auch Bond für seinen Fasan und Witschi für die Frösche angenommen hat, außer der hormonalen Abhängigkeit, in welcher die sekundären Geschlechtscharaktere von den Keimdrüsen stehen, andere, vielleicht primäre, im Entwicklungsmechanismus des Eies gelegene Beziehungen zwischen den Anlagen des eigentlichen Geschlechtsapparates und denen der sekundären Geschlechtscharaktere bestehen, und ferner möchte ich es für wahrscheinlich halten, daß diese Beziehungen den Boden für Umstimmungsvorgänge bilden können. Daß natürlich auch hier zurzeit Verallgemeinerungen irgendwelcher Art — ähnlich der bekannten Übertragung der bei Heuschrecken gewonnenen Anschauungen über Wesen und Bedeutung der Geschlechtschromosomen auf die schon weniger sicheren Bilder bei *Drosophila* und schließlich sogar auf den Menschen — nur mit größter Vorsicht und mit Vorbehalten vorgenommen werden dürfen, braucht kaum gesagt zu werden. Auch mag darauf hingewiesen werden, daß zwischen den Verhältnissen bei den Halbseitenzwittern einerseits und den eineiigen Zwillingen und anderen, auf vegetativem Wege entstehenden Geschwisterschaften (Polyembryonie bei Encyrtiden und Gürteltieren) andererseits vorläufig noch keine Brücken geschlagen werden können. Wir stehen eben auch in diesem Fragenkreise erst in dem Stadium der tastenden Vorversuche.

Zum Schluß noch ein kurzer Ausblick auf ein entfernter-
stehendes Gebiet. Zu den in diesem und in den vorhergehenden
Kapiteln aufgezählten Erscheinungen gehören vielleicht auch einige
der von Strasburger und anderen untersuchten Bizzarrien
der Orangen und anderer Citrus-Arten, sowie die sektorialdif-
ferenzierten Früchte, die man verhältnismäßig häufig bei
Äpfeln und anderen einheimischen Obstarten findet. Wenigstens
in einigen Fällen — dann nämlich, wenn an eine unmittelbar
vorausgegangene Bastardierung gedacht werden kann — muß die
Möglichkeit offen gehalten werden, daß es sich bei den abweichend
gefärbten Sektoren um Xenien handelt, d. h. um Abweichungen
der Gestalt und Farbe, die durch Einwirkung fremden Blüten-
staubes außerhalb des Embryos selber an irgendwelchen
Teilen des Samens oder des mütterlichen Organismus hervor-
gerufen werden. Es kann in diesen Fällen angenommen werden,
daß von dem befruchteten Keime aus Reizstoffe an das mütter-
liche Gewebe (Samenschale, Derivate des Fruchtknotens, Schein-
frucht) abgegeben werden, und daß auf diese Weise eine Um-
stimmung der letzteren, eine Weckung virtueller Po-
tenzen herbeigeführt wird¹⁾.

1) Vgl. Allg. Vererb., 3. Aufl., S. 171, 176, sowie die Kritik E. Kü-
sters, Monatsh. f. naturwiss. Unterr. 1921. Ganz unsicher ist die Ent-
stehung solcher Mischfrüchte, bei welchen die proximale und distale
Hälfte verschieden ist (Castle, Journ. Hered. 5, 1914).

7. Kapitel.

Bedeutung des Pluripotenzbegriffes für die Frage der Vererbung erworbener Eigenschaften¹⁾.

Während im vorhergegangenen Kapitel solche Fälle besprochen worden sind, in denen durch Veränderungen der Keimdrüsen oder durch Substituierung einer Keimdrüse durch diejenige des anderen Geschlechtes eine Umstimmung somatischer Merkmale, speziell der sekundären Geschlechtscharaktere, hervorgerufen wird, handelt es sich jetzt um die entgegengesetzte Frage, inwieweit umgekehrt Veränderungen des Somas, sei es einzelner Teile desselben, sei es des Gesamtstoffwechsels, einen nachhaltigen Einfluß auf die Keimzellen haben. Wir stehen damit vor dem vielumstrittenen Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften.

Zwei Teilprobleme haben sich hier in den letzten Jahrzehnten mehr und mehr voneinander abgegliedert. Zunächst kann wohl kaum ein Zweifel darüber bestehen, was in der Zeit Darwins und Weismanns unter der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften verstanden wurde und was auch heute noch die Mehrzahl der Biologen, Konstitutionsforscher und Züchter darunter versteht. Es ist die Frage, ob und inwieweit somatogene Abänderungen, welche während des individuellen Lebens durch äußere Reizwirkungen in bestimmten Teilen des Körpers hervorgerufen werden, auf Grund einer sogenannten somatischen Induktion der Keimzellen in gleicher oder in annähernd gleicher Form bei den Nachkommen wieder auftreten, wenn diese den Reizen nicht selber ausgesetzt sind, und zweitens inwieweit sie in verstärkter, von Generation zu Generation ak-

2) Vgl. hierzu „Vererbung erworbener Eigenschaften“. Deutsch. med. Woch. 1924, Nr. 38.

kumulierter (progressiver) Form bei den Nachkommen zum Vorschein kommen, wenn auch diese noch unter der Wirkung der Reize stehen.

Es entspricht also nicht dem historischen Entwicklungsgange, wenn O. Hertwig in seinem Werke „Das Werden der Organismen“ die Ansicht ausgesprochen hat, daß erst Weismann und Plate die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften, oder, wie es wissenschaftlich heißen müsse, die Vererbung „erworbener Anlagen“ dadurch eingeschränkt und verklusuliert haben, daß sie dieselbe mit der Frage nach der Übertragung somatischer Veränderungen verquickt haben. Beides seien ganz getrennte Fragen, von denen die erstere, die Frage nach der Vererbung erworbener Anlagen, die allgemeinere sei, die zweite aber nur einen strittigen und besonders zu erklärenden Spezialfall darstelle.

Demgegenüber kann leicht gezeigt werden, daß auch schon vor Weismann alle Forscher, die sich mit dem Gegenstand beschäftigt haben, ganz wie Weismann unter Vererbung erworbener Eigenschaften im wesentlichen nur die Frage nach der Übertragung somatogener Abänderungen verstanden haben. Ich habe dies an anderer Stelle für Haeckel, Hering, His, du Bois-Reymond und Pflüger nachgewiesen und darf hier wohl auf die betreffende Stelle (Allg. Vererb., 3. Aufl., S. 141) verweisen. Erst durch Nägeli, Weismann u. a. ist dann ganz allmählich das, wie O. Hertwig richtig sagt, allgemeinere Problem der Vererbung „erworbener Anlagen“ schärfer erfaßt und mehr und mehr in den Vordergrund des Interesses gerückt worden.

Bleiben wir zunächst, indem wir der historischen Entwicklung Rechnung tragen, bei dem speziellen Problem stehen, ob und in welchem Umfange erworbene Abänderungen, welche das Soma des elterlichen Organismus betreffen, auf die Nachkommen übertragen werden. Es kommen dabei in erster Linie Abänderungen in Frage, welche nicht den ganzen Körper oder größere Organgebiete, sondern bestimmte Körperteile oder -funktionen betreffen und welche als einseitige Lamarcksche Abänderungen bezeichnet werden können. Es sind dies erstens destruktive Abänderungen, d. h. die durch mechanische Eingriffe entstandenen Verletzungen und Verstümmelungen, ferner funktionelle Abänderungen einzelner Organe, die durch Gebrauch oder Nichtgebrauch hervorgerufen werden, und endlich psychische (mnemische) Neuerwerbe, also Eindrücke (Engramme)

psychischer Art, welche die einzelnen Individuen empfangen. Besonders für die funktionellen Abänderungen wird auch heute von nicht wenigen Biologen, Tierzüchtern und Paläontologen eine Übertragung im Lamarckschen Sinne angenommen, und ebenso halten es nicht wenige Neo-Lamarckianer für möglich, daß Erfahrungen, die während des individuellen Lebens gemacht werden, Gewohnheiten, die sich ein Tier aneignet, und ebenso Fähigkeiten, die durch Dressur erlangt werden, derart die Keimzellen beeinflussen, daß sie bei den Nachkommen wieder in Form von angeborenen instinktartigen Fähigkeiten zum Vorschein kommen.

Als Hauptargumente werden zugunsten der Lamarckschen Annahme in neuerer Zeit besonders solche Fälle angeführt, in denen Veränderungen, „die durch Funktion erzeugt wurden und noch jederzeit wieder erzeugt werden können“¹⁾, schon im embryonalen Leben, also vor dem Beginn der funktionellen, im individuellen Leben erfolgenden Beanspruchung, deutlich zu erkennen sind. Leches Angabe, daß beim afrikanischen Warzenschwein (*Phacochoerus*), welches sich beim Wühlen auf die Handgelenke niederläßt, schon die Embryonen deutlich markierte Karpalschwielen zeigen, Semons Beobachtung, daß beim menschlichen Embryo die einzelnen Partien der Fußsohle, entsprechend der späteren verschiedenen Inanspruchnahme, verschiedengradig differenziert sind, Kükenthals Befunde bei einer Seekuh (*Halicornes dugong*), bei welcher die Kauflächen der Backenzähne schon im intrauterinen Leben erkennbar sind, werden in diesem Zusammenhange immer wieder angeführt. Neuerdings hat auch Demoll²⁾ einen hierher gehörigen Fall ausführlich beschrieben. Er fand bei einem Karpfen einen abnorm gelagerten Schlundzahn, der, trotzdem seiner Lage nach eine Beanspruchung niemals in Frage kommen konnte, eine deutliche Kaufläche aufwies. Alle derartigen Erscheinungen sind natürlich von großem theoretischen Interesse, aber man darf nicht übersehen, daß auch hochkomplizierte Bildungen von ausgesprochen adaptativem Charakter und zwar auch solche, bei welchen eine gestaltende Wirkung der Funktion nicht angenommen werden kann und daher eine Vererbung im eigentlichen Lamarckschen Sinne vollkommen ausgeschlossen erscheint, ebenfalls schon im embryonalen Leben oder jedenfalls lange vor der funktionellen Beanspruchung in allen

1) R. Demoll, Arch. Entw.-Mech. 46, 1920, S. 5.

2) l. c. und ebenda 47, 1921.

Einzelheiten differenziert zu sein pflegen. Adaptative Einrichtungen sehr komplizierter Art sind z. B. die für das Fliegen der Vögel so bedeutungsvolle asymmetrische Form und Struktur der Schwungfedern und ebenso der Hähchenapparat der Federnstrahlen, der den festgeschlossenen, gewebeartigen Charakter der Federnfahnen bedingt und, wenn Unterbrechungen des Zusammenhalts der Fahne infolge mechanischer Einwirkungen entstehen, bei einer Ausglättung der Feder alsbald wieder in die Strahlen des benachbarten Federnastes eingreift und einen vollkommenen Wiederausammenschluß der Fahnen sichert. Niemand wird glauben, daß im Laufe der Stammesgeschichte eine Vervollkommnung dieses komplizierten Apparates durch Vererbung von Gebrauchswirkungen zustande kam, da die verhornten Teile der Feder im individuellen Leben durch den Gebrauch kaum verbessert werden, und ebenso wenig wird jemand den Umstand, daß noch vor dem Abfallen der hornigen Federnscheide und der Ausbreitung der jungen Feder alle jene Teile bereits im fertigen Zustande vorhanden sind, als Beweis für eine Vererbung erworbener Eigenschaften ansehen. Wenn aber bei so hochkomplizierten Gebilden das frühe Auftreten der histologischen Differenzierungen nicht als Beweis für eine progressive Vererbung von funktionellen Abänderungen anzusehen ist, so liegt auch bei verhältnismäßig einfacheren Bildungen, wie es z. B. die Schwienel sind, keine Notwendigkeit vor, diesen Schluß zu ziehen.

Die eigentlichen Schwierigkeiten, welche der Annahme einer Vererbung einseitiger Abänderungen im Wege stehen, sind bekanntlich nach verschiedenen Richtungen hin gelegen. Man kann z. B. sagen, daß der Reiz, den die neue Körpereigenschaft während eines individuellen Lebens auf das Keimplasma ausübt, zu schwach sei, um in diesem eine entsprechende Abänderung hervorzurufen. Um diesem Einwand zu begegnen, wird vielfach angenommen, daß eine z. B. durch Gebrauch erworbene Fortbildung eines Organes sich nur dann vererben könne, wenn diese Fortbildung bei allen Individuen und Generationen einer Tierart immer und immer wieder stattfindet, so daß der Reiz auf das Keimplasma von Generation zu Generation verstärkt wird¹⁾. Dies soll, z. B. wenn es sich um die Ausbildung einer bestimmten Gelenkform handelt, in der Weise geschehen, daß die individuelle, durch Gebrauch hervorgerufene Erwerbung dieser Gelenkform im Keimplasma nur

1) R. Fick, Anat. Anz. 53, 1920.

einen „Anlagenkeim“, die Vorstufe eines Gens oder, wie R. Fick sagt, ein Progen entstehen lasse, und daß, wenn in den weiteren Geschlechtsfolgen im persönlichen Leben immer wieder auf Grund der Tätigkeitsanpassung die nämliche Gelenkform erscheint, dieser Anlagenkeim sich allmählich zu einem vollen, bei den Nachkommen auch ohne besondere Gebrauchswirkungen manifest werdenden Gen ausbilden könne¹⁾. Auch ist von Dürken an die Möglichkeit gedacht worden, daß die Progene zunächst auf Veränderungen des Plasmas der Keimzellen beruhen und erst nachträglich zu Kern-Genen werden²⁾. Diese letztere Vorstellung berührt sich mit meiner Auffassung³⁾, daß das Kern- und Zellplasma jeder Spezies in bezug auf die spezifischen und generellen Potenzen und Strukturen miteinander übereinstimmen und in erster Linie nur ernährungsphysiologische, den Kern-Zellplasmastoffwechsel betreffende Varianten einer und derselben Plasmasorte, des Artplasmas, darstellen. Im ganzen aber scheinen mir auch die von Fick und Dürken gemachten Annahmen nicht auszureichen, um den Vorgang einer somatischen Induktion verständlich zu machen.

Die Hauptschwierigkeit für ein physiologisches und entwicklungsgeschichtliches Verständnis einer Vererbung einseitiger Abänderungen liegt ja überdies auf einem ganz anderen, durch die hier wiedergegebenen Erklärungsversuche nicht berührten Gebiete. Wie ich früher auszuführen versucht habe⁴⁾, würde es keineswegs besonders schwer zu verstehen sein, daß irgendeine „somatogene“ Abänderung **A** auf die Fortpflanzungszellen projiziert wird und im Keimplasma nicht etwa bloß Gleichgewichtsstörungen allgemeinerer Art, sondern eine ganz bestimmte, adäquate Abänderung **a** hervorruft. Vielmehr scheint mir der Kernpunkt des ganzen Problems darin zu liegen, daß der von Lamarck angenommene weitere Vorgang, nämlich die regelmäßige Wiederentfaltung derselben Abänderung **A** im jungen Organismus als eine Folge der im Keimplasma entstandenen Abänderung **a** schon aus ganz allgemein entwicklungsgeschichtlichen Gründen gänzlich unvorstellbar ist. Für das Zustandekommen eines derartigen Übertragungsprozesses als eines gesetzmäßigen und nicht bloß

1) R. Fick, l. c. und Zeitschr. ind. Abst. 31, 1923, S. 134.

2) Dürken und Salfeld, Die Phylogenese. Berlin (Bornträger) 1921, S. 31.

3) Allg. Vererb., 1. Aufl., S. 143; 3. Aufl., S. 129.

4) Ged., Vererb., Plur., Jena 1913, S. 45.

zufälligen Vorkommnisses, würde, wie jedermann anerkennen wird, eine Voraussetzung notwendig sein. Es müßte die Kette von Ursachen und Wirkungen x, y, z , die im elterlichen Organismus von der Abänderung **A** zur Keimzellenvariation **a** führt, in umgekehrter Reihenfolge wieder in Gang gesetzt werden, wenn sich aus den Keimzellen der junge Organismus entwickelt, denn nur in diesem Falle könnte in regelmäßiger Weise dem **A** wieder ein **A**, dem **B** ein **B** entsprechen. Nun können aber als einzige Faktoren, die im elterlichen Organismus für die Projektion der Abbildung **A** auf die Keimzellen in Betracht kommen, nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse inkretorische oder Nerveninflüsse angenommen werden. Allenfalls wäre es noch möglich, daß auch hier, wie bei anderen Umstimmungsprozessen (S. 55), Wirkungen spezifisch-energetischer Art eine Rolle spielen, wie denn auch Fick bei der somatischen Induktion an Strahlungen besonderer Art gedacht hat. Während nun die Glieder x, y, z des ersten Abschnittes der Ursachenkette offenbar von mehr einheitlicher und verhältnismäßig einfacher Art sind, würde im Falle einer Fortwirkung der elterlichen Keimplasmaänderung der Kausalnexus, welcher zwischen den Keimzellen und der Entfaltung der abgeänderten Merkmale im kindlichen Organismus gelegen ist, in den meisten Fällen ungleich komplizierter und mindestens von ganz anderer Natur sein, als die Gliederreihe x, y, z . Wirken doch bei der normalen und bei der abgeänderten Ontogenese die verschiedensten Entwicklungsprozesse und Entwicklungsmittel zusammen: der spezifische Teilungsrhythmus der Furchungs- und Embryonalzellen, die besonderen Verhältnisse des Gesamtstoffwechsels, epigenetische Nachbarschafts- und Fernwirkungen kommen hier in Betracht, und speziell bei sogenannten koadaptativen Anpassungen, wie es z. B. die komplizierten Gelenkbildungen sind, spielt die gegenseitige harmonische Beeinflussung von zwei oder mehreren Organanlagen oder Gewebsformationen eine Rolle. So kann jedenfalls gesagt werden, daß, falls überhaupt die Keimzellenänderung **a** im kindlichen Organismus fortwirkt, die Glieder m, n, o der zweiten Hälfte der Ursachenkette ganz anderer und zwar im allgemeinen viel komplizierterer Art sein müssen, als die Glieder x, y, z des ersten Abschnittes. Daher wird auch das Schlußglied der ganzen Reihe, d. h. der im kindlichen Organismus zutage tretende Vererbungseffekt, im allgemeinen nicht wieder die Abänderung **A**, sondern irgendeine andere Zustands- oder Funktionsänderung sein. Statt

der Lamarckschen Reihe $A-x-y-z-a-z-y-x-A$ wird sich also eine Reihe von der Zusammensetzung $A-x-y-z-a-m-n-o-B$ ergeben, und nur auf Grund ganz zufälliger Umstände könnte gelegentlich einmal das Schlußglied A erreicht werden, es sei denn, daß die besonderen, unten zu erwähnenden Verhältnisse vorliegen.

Nun ist allerdings seit Hering¹⁾ ab und zu versucht worden, eine Übereinstimmung des Endgliedes der ganzen Reihe mit dem Anfangsglied dadurch verständlicher zu machen, daß die Vererbungserscheinungen mit den Gedächtniserscheinungen in Parallele gebracht, bzw. beide Erscheinungen als Äußerungen eines und desselben Grundvermögens der organisierten Materie betrachtet werden, welche als Gedächtnis oder Reproduktionsvermögen im weitesten Sinne oder mit Semon als Mneme bezeichnet wird. Besonders O. Hertwig, Rignano und Semon sind als Vertreter dieser Auffassung zu nennen, und es ist in dieser Hinsicht besonders auf Semons gedankenreiches Werk hinzuweisen²⁾. Indessen kann gezeigt werden, daß die Parallelsierung der Vererbung individueller Neuerwerbe und der Gedächtniserscheinungen deshalb logisch nicht zulässig ist, weil in den beiden Erscheinungsreihen oder Ursachenketten die Aufeinanderfolge der einzelnen miteinander zu vergleichenden Glieder (Originalreiz, Originalreaktion und Engrammbildung) nicht genau die nämliche ist, wie hier nicht nochmals ausgeführt werden soll³⁾. Der leitende Gedanke von Hering und Semon ist vielmehr nur in solchen Fällen durchführbar, in welchen die Wirkung äußerer Reize nicht schon am elterlichen Soma, wie im Lamarckschen Schema, sondern, unter Vermittlung der elterlichen Keimzellen, erst bei Kindern oder Enkeln als „exoblastogene“ Abänderung oder, wie man auch sagt, auf idiokinetischem Wege (Lenz) zutage tritt⁴⁾.

Es gibt nun aber doch besondere Verhältnisse, unter welchen eine Vererbung erworbener Eigenschaften im Lamarckschen Sinne theoretisch denkbar erscheint. Es handelt sich um solche Fälle, in denen das von den Eltern individuell Erworbene

1) E. Hering, Über das Gedächtnis als eine allg. Funktion der organisierten Materie. Wien 1873.

2) R. Semon, Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig 1904, 3. Aufl., 1911.

3) Gedächtnis usw., S. 6 ff. (Schemata I—III); vgl. Allg. Vererb., 3. Aufl., S. 148.

4) Gedächtnis usw., S. 20 ff. (Schema IV).

schon vorher als virtuelle Potenz im Artplasma vorbereitet lag¹⁾. Daß hier vielleicht ein Schlüssel für die weitere Aufklärung des Problems der Vererbung erworbener Eigenschaften gelegen ist, geht wohl auch daraus hervor, daß sich schon eine ganze Anzahl von Forschern, die im übrigen von den verschiedensten Standpunkten aus die Vererbungsfragen in Angriff genommen haben, in ähnlicher Richtung ausgesprochen haben. Es sollen hier nur einige Äußerungen angeführt werden.

So hat Lenz²⁾ die Ansicht vertreten, daß es eine somatogene Übertragung nur innerhalb der Anpassungsbreite einer Organismenform gäbe, und in ähnlicher Weise hat sich neuerdings Stieve³⁾ ausgesprochen. Etwas anders lautet die Darstellung von Dürken⁴⁾. Danach werden nicht beliebig aufgezogene Veränderungen erblich, vielmehr nur solche, für deren Zustandekommen in der allgemeinen Wesensbeschaffenheit des Organismus die Möglichkeit gegeben ist. Diese Möglichkeiten seien aber keine Anlagen im engeren Sinne oder gar bis dahin latent gebliebene Gene, denn das würde nur eine modern formulierte Einschachtelungslehre sein, vielmehr sind die Möglichkeiten bestimmt durch die bisherige phylogenetische Entwicklungsrichtung, durch die Art des Anlagenbestandes, den die Spezies bis dahin erreicht hat. Es handelt sich bei diesen Möglichkeiten, wie ich hinzufügen möchte, offenbar im wesentlichen doch um das, was ich als virtuelle Potenzen bezeichnet habe. Denn die virtuellen Potenzen sind ja ebenfalls von latenten Anlagen zu unterscheiden (S. 3, 73) und sind, wie die Ausgangsdefinition lautet, in der stofflichen, strukturellen Beschaffenheit des Artplasmas begründet, also, was ja schon in dem Ausdruck Artplasma enthalten ist, quantitativ und qualitativ durch seine historische Entwicklung bestimmt. Auch R. Fick⁵⁾ betont wie die genannten Autoren, daß eine „erworbene Eigenschaft“ selbstverständlich nur innerhalb der Variationsbreite des betreffenden Lebewesens auftreten könne: auf seine speziellen Äußerungen über den Vorgang der somatischen Induktion, die sich mit der hier vertretenen Auffassung berühren, werde ich unten zurückkommen. Endlich sei

1) Gedächtnis usw., S. 60.

2) Arch. Rass.- u. Gesell.-Biol. 1912, S. 29.

3) Arch. Entw.-Mech. 59, 1921, S. 182.

4) Einführ. in die Exp.-Zool. Berlin 1919, S. 400.

5) R. Fick, Zeitschr. ind. Abst. 31, 1923, S. 143.

erwähnt, daß auch einzelne Vertreter der Konstitutionsforschung, z. B. Felix Kraus¹⁾, auf ähnlichem Standpunkt stehen.

Was ist nun für die Frage der somatischen Induktion gewonnen, wenn man sich auf den Boden der Pluripotenzhypothese stellt und, in gewissem Einklang mit der Auffassung der eben genannten Autoren, annimmt, daß nur solche Abänderungen einen erblichen Charakter bekommen können, denen virtuelle Potenzen des Artplasmas zugrunde liegen? Ohne hier auf die Frage einzugehen, ob die Weckung einer virtuellen Potenz darauf beruhen kann, daß ein einzelnes, streng lokalisiertes Teilchen des Artplasmas (etwa ein einzelnes Radikal oder eine Seitenkette des Plasmamoleküls) abgeändert wird (S. 4), wollen wir von der allgemeinen Fassung ausgehen, daß die Umstimmungen des Artplasmas, auf welchen das Auftreten einer erblichen Keimesvariation beruht, den Übergang eines Gleichgewichtszustandes (z) des Artplasmas in einen anderen (z') bedeuten. Dann wird offenbar die theoretische Möglichkeit bestehen, daß durch irgendwelche äußere Reize, direkt oder indirekt (durch Vermittlung des Stoffwechsels), das Artplasma in embryonal gebliebenen Zellen einer noch nicht entfaltenen Organanlage aus dem Zustande z in den Zustand z' übergeführt wird, und daß noch im elterlichen Organismus von dieser Stelle aus eine allmähliche Umstimmung oder Assimilierung des Artplasmas auch anderer Teile des Organismus einschließlich der Keimzellen zustande kommt. Kann doch auch bei der tierischen und pflanzlichen Regeneration durch regulatorische Umordnungs- und Umstimmungsvorgänge von der ursprünglich affizierten Stelle aus die nähere oder fernere Umgebung beeinflußt und in atypischer Weise umgestaltet werden, sei es unter Beteiligung von Reizstoffen irgendwelcher Art oder auf energetischem Wege! Ist aber das Keimplasma der generativen Elemente in den Zustand z' übergeführt, so könnte im kindlichen Organismus dieselbe Abänderung, wie im elterlichen in Erscheinung treten, sei es als eine labile, über wenige Generationen sich erstreckende „Dauermodifikation“ oder als eine Konstitutionsänderung von größerer Stabilität. Jedenfalls könnte vom Boden der Pluripotenzhypothese aus, welche nur eine gewisse Zahl von gegebenen Entwicklungsmöglichkeiten voraussetzt, der Vorgang

1) F. Kraus, Die allg. u. spez. Pathologie der Person. Leipzig (Thieme) 1919, S. 179.

einer somatischen Induktion wesentlich leichter verstanden werden, als wenn eine unbegrenzte Zahl von unbestimmten Möglichkeiten in Frage kommen würde¹⁾.

Vorstellungen dieser Art finden sich auch bei anderen Autoren. So hält es R. Fick²⁾ für möglich, daß, wenn beim Druck auf die Fußsohle durch lokale Nervenreizung, örtliche Erweiterung der Blut- und Lymphgefäße und vermehrte Hornbildung eine Schwielenbildung zustande kommt, infolge des Drucks auch ein besonderer Reizstoff entsteht, der sich im Gesamtkörper bis zu den Keimzellen verbreitet und im Gebäude des Keimplasmas gewissermaßen als Gleichklang oder Resonanz eine „örtlich anklingende“ chemische Umwandlung in Form eines Progens (S. 86) hervorruft. Bei immer wiederkehrenden Auftreten desselben Reizes in den aufeinanderfolgenden Generationen soll es dann zum Aufbau einer festen erblichen Anlage für die Schwielenbildung an der nämlichen Körperstelle kommen. Umgekehrt könnte nach Fick die Unmöglichkeit der Vererbung erworbener Eigenschaften darauf beruhen, daß eben dieser Gleichklang, die anklingende Saite im Keimplasma, fehlt. Mit der anklingenden Saite scheint mir im wesentlichen das gleiche gemeint zu sein, was ich als virtuelle Potenz bezeichnet habe.

Schon vor beinahe 50 Jahren hat ferner Herbert Spencer in seinem „Prinzipien der Biologie“ die Ansicht ausgesprochen, daß ein Organismus nichts anderes sei als eine Kombination rhythmisch-tätiger Teile im beweglichen Gleichgewicht. Es sei daher unmöglich, die Tätigkeit und den Bau irgendeines Teiles abzuändern, ohne Änderungen der Tätigkeit und des Baues im ganzen Organismus hervorzurufen, genau so, wie kein Glied des Sonnensystems hinsichtlich seiner Bewegung oder seiner Masse verändert werden könne, ohne daß damit eine durch das ganze Sonnensystem sich erstreckende neue Anordnung verursacht würde. Es werden also auch funktionelle Abänderungen eines Organs allmählich eine derartige Rückbildung auf den ganzen Organismus ausüben, daß dieser aus einem Gleichgewichtszustand A in einen anderen A' übergeführt wird, so daß alle Funktionen von A' mit Einschluß der Zeugungsfunktion im gewissen Grade von den Funktionen von A verschieden sein müssen. Dann werde aber auch die Nachkommenschaft von A' nicht dieselbe sein, als wenn

1) Gedächtnis usw., S. 59.

2) l. c., S. 147.

ihr Erzeuger die Form A beibehalten hätte. Diese Vorstellungen Spencers könnten in der Tat dazu dienen, die Übertragung auch einer bestimmten Abänderung eines bestimmten Organs verständlich zu machen, wenn man, im Sinne der Pluripotenzhypothese annimmt, daß die Zahl der möglichen Gleichgewichtszustände des Organismus entsprechend der Zahl der virtuellen Potenzen des Artplasmas eine begrenzte ist und daß eine bestimmte, durch äußere Reize bewirkte Abänderung des elterlichen Organismus nur einen Teilzustand eines jener artplasmatisch bedingten Gleichgewichtszustände darstellt.

Ähnliche Gedanken wie bei Herbert Spencer kehren auch bei anderen Forschern wieder. So hat neuerdings Jackmann¹⁾ versucht, die Vorgänge der direkt bewirkten Anpassung und der Vererbung erworbener Eigenschaften mit Hilfe des von Johann Bernoulli, Lagrange u. a. begründeten mechanischen Prinzips der virtuellen Verschiebungen²⁾ verständlich zu machen. Zuzufolge dieser „goldenen Regel der Mechanik“ werden Gleichgewichtsstörungen, die an einer Stelle eines Systems von beliebig vielen Massenpunkten vorkommen, auf das ganze System übertragen, bis ein neuer Gleichgewichtszustand erreicht ist, wie man mit Hilfe einfacher Modelle nach Art der Nürnberger Schere zeigen kann. Das Prinzip ist in der Mechanik im allgemeinen nur anwendbar, wenn es sich um sehr kleine und sehr langsame Verschiebungen handelt, auch sind nur sehr kleine und sehr langsame Zustandsänderungen umkehrbar. Für die Übertragung des Prinzips auf biologische Verhältnisse und speziell auf unser Problem ist gerade der letztere Punkt von Bedeutung, weil nach Jackmann die Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften auf der Umkehrbarkeit eines biologischen Vorgangs beruht, nämlich auf der Fähigkeit des Keimplasmas, aus den durch somatische Induktion veränderten Anlagen im Laufe der folgenden Ontogenese die vom Elter erworbenen Eigenschaften rückläufig wieder zur Entfaltung zu bringen. Da nach obigem nur kleine Zustandsänderungen umkehrbar sind, so folgt daraus, daß nur geringfügige biologische Abänderungen vererbbar sein können. Eine Annäherung dieser Anschauungen an die auch von Jackmann

1) O. Jackmann, Roux' Vortr. und Aufs. über Entw.-Mech., Heft 28, Berlin (Springer) 1923.

2) Über die bisherige Verwendung des Ausdrucks virtuell in der Biologie vgl. l. c., S. 47.

besprochene Pluripotenzhypothese ist auch durch den Satz gegeben, daß die Einführung von neuen Elementen in ein somatisches und keimplasmatisches System keine Schwierigkeiten bereitet, wofern diese Einreihung mit den Bedingungen des Systems verträglich oder „virtuell“ ist¹⁾.

Allen diesen Annahmen ist in letzter Linie der in mehr oder weniger bestimmter Form ausgesprochene Grundgedanke gemeinsam, daß eine Vererbung erworbener Eigenschaften auf Grund somatischer Induktion nur dann in Frage kommen kann, wenn das von den Eltern individuell Erworbene schon vorher als virtuelle Potenz im Artplasma vorbereitet oder aber in der Richtung der stammesgeschichtlichen (orthogenetischen) Entwicklung gelegen ist. Eine Vererbung der Wirkung von Verletzungen oder Verstümmelungen kann also nicht in Betracht gezogen werden, dagegen wäre es theoretisch denkbar, die Vererbung von Reizwirkungen einfachster Art, wie z. B. der unmittelbaren Wirkung besonderer Strahlungssorten auf die Hautpigmentierung niedrig organisierter Tiere²⁾, auf diesem Wege verständlich zu machen. Um speziell auch eine Vererbung von funktionellen Abänderungen zu erklären, müßte noch eine ganze Reihe von Hilfshypothesen herangezogen werden. Vor allem wäre wohl anzunehmen, daß von den einzelnen in Betracht kommenden Muskelgruppen oder Sinnesorganen ganz spezifische Reizstoffe gebildet und daß diese bei Gebrauch oder Nichtgebrauch der Organe in bestimmter Richtung abgeändert werden, in ähnlicher Weise wie dies Darwin für seine Zellkeimchen angenommen hat. Vorläufig fehlen jedoch für derartige Vermutungen alle Unterlagen, und so muß die Frage offen bleiben, ob etwa mit Hilfe der Pluripotenzhypothese auch in der Frage der somatischen Induktion ein festerer Boden gewonnen werden kann.

Daß das Verständnis für ein Zustandekommen einer reinen Parallelinduktion, d. h. einer unmittelbaren, gleichzeitigen und gleichsinnigen Beeinflussung der Körper- und Keimzellen

1) l. c., S. 86.

2) Schon bei den Versuchen von Dürken, Leonore Brecher und Przibram mit *Pieris* kommen kompliziertere Verhältnisse in Betracht: vor allem, weil das Licht zunächst im Auge der Raupe wirksam wird (Dürken, Arch. mikr. Anat. u. Entw.-Mech. 99, 1923, S. 370). Noch kompliziertere Vorgänge wären beim Menschen anzunehmen. Vgl. hierzu St. Rothmann, Unters. über d. Phys. der Lichtwirkungen. Zeitschr. exper. Medizin 36, 1923.

durch den äußeren Reiz, durch die Annahme von virtuellen Potenzen erleichtert würde, braucht wohl kaum erwähnt zu werden. Es ist aber bekannt, daß gegen das tatsächliche Vorkommen einer reinen Parallelinduktion erhebliche Bedenken erhoben werden können, und daß viel eher mit einer indirekten Parallelinduktion zu rechnen ist. Man versteht darunter die Möglichkeit, daß die äußeren Reize durch Vermittlung der Sinnesorgane, des Nervensystems und des innersekretorischen Apparates zunächst primär die Gesamtverfassung des Körpers und den allgemeinen Stoffwechsel verändern und daß erst von hier aus einerseits bestimmte Körperstellen, andererseits die Keimzellen und damit die Nachkommen gleichsinnig abgeändert werden. Auch ein solcher Vorgang kann unserem Verständnis wesentlich nähergerückt werden, wenn man vom Boden der Pluripotenzhypothese aus annimmt, daß im Artplasma sowohl der Keimzellen als auch der noch nicht differenzierten Embryonal- und Larvenzellen dieselben virtuellen Potenzen vorhanden sind.

Gewissermaßen ein Vorproblem unserer Frage tritt uns in der bekannten Erscheinung entgegen, daß in manchen Fällen die experimentell erzeugten Modifikationen mit den in anderem Klima lebenden erbfesten Rassen übereinstimmen¹⁾. So hat Witschi neuerdings festgestellt, daß, ähnlich wie dies beim Melanismus der Schmetterlinge der Fall ist, beim Grasfrosch die Geschlechtsdifferenzierungsprozesse, die durch künstlich geschaffene extreme Temperaturen verstärkt oder beschleunigt werden, in Gebieten mit extremen klimatischen Bedingungen im gleichen Sinne abgeändert erscheinen, aber als erbefeste „Mutationen“. Während z. B. die normalen Kulturen von Alpenfröschen 50 Proz. Männchen und 50 Proz. Weibchen lieferten, wurden bei der gleichen Rasse im Kälteexperiment 50 Proz. Hermaphroditen und 50 Proz. Weibchen erhalten, so daß hier starke Anklänge an das Verhalten mittel- und süddeutscher Lokalrassen zutage treten. Witschi nimmt an, daß in beiden Fällen die Gene durch spezifische Faktoren beeinflusst werden und vermutet, „als solches Agens möchte sich die phänotypische Modifikation selber erweisen, bzw. die chemisch-physikalische Veränderung im Organismus, für die sie selber nur ein Ausdruck ist“. Man kann aber derartige Erscheinungen einer großen Reihe von anderen Vorkommnissen dadurch

1) E. Witschi, *Studia Mendeliana*, Brünn 1923, S. 302, und *Rev. Suisse de Zool.* 30, 1923, S. 465.

in zwangsloser Weise angliedern, daß man auch beim Schmetterlingsmelanismus und bei der Geschlechtsdifferenzierung der Frösche das Vorhandensein virtueller, über sämtliche Rassen und Individuen einer Spezies verbreiteter Potenzen des Artplasmas als die eigentliche Ursache von Parallelbildungen, sowohl von Modifikationen, als auch von erblichen Variationen annimmt. Natürlich ist damit die letzte Lösung der in Frage stehenden Probleme noch nicht gewonnen, aber es dürften doch durch diese Synthese die Aussichten für eine Lösung verbessert sein.

Von dem hier berührten Problem führt ein kurzer Weg zu einer Erklärung der indirekten Parallelinduktion. Wenn es auf Grund der Pluripotenz des Artplasmas möglich ist, daß eine durch Außenreize bewirkte Änderung des Chemismus in den einen Fällen nicht-erbliche Modifikationen einzelner Organeigenschaften, in anderen Fällen erbliche Variationen gleicher Art hervorrufen kann, so ist es natürlich auch denkbar, daß durch die Änderung des Stoffwechsels im gleichen Individuum zu gleicher Zeit und in gleichem Sinne einerseits einzelne Organanlagen, andererseits die Keimzellen beeinflußt werden. Mehrere Möglichkeiten sind hier vorhanden. Bei den Temperaturversuchen von Standfuß und E. Fischer beruht, wie wir gesehen haben (S. 52), die Änderung der Zeichnung und die damit verbundene Verähnlichung der Arten zum Teil auf einer Zurückdifferenzierung ausgesprochen spezifischer Merkmale und auf dem Zurückfallen auf einen mehr generellen, „primitiveren“ Typus. Dahin gehört die Umwandlung der ziegelroten oder purpurbraunen Grundfarbe in ein düsteres Braun, die Tilgung der blauen Flecke am Flügelrande und speziell bei *Vanessa Io* die Auslöschung des Augenflecks. Zum Teil ist aber die Verähnlichung darin begründet, daß bei den verschiedenen Arten generelle, normalerweise inaktive und vielleicht auch bei den Vorfahren niemals manifest gewordene Entwicklungsmöglichkeiten zur Entfaltung gebracht werden, so vor allem die bei sämtlichen Arten in gleicher Weise zustande kommende Verschmelzung der Randflecke II und III (Fig. 5, links). Es wurde schon erwähnt, daß möglicherweise auch diese Verschmelzung als eine Entwicklungshemmung aufzufassen ist, aber das ändert nichts an der Annahme, daß wir es hier mit Pluripotenzerscheinungen, d. h. mit der Weckung generell vorhandener, virtueller Potenzen zu tun haben.

Bleiben wir zunächst bei den zuletzt besprochenen Veränderungen und ihrer Bedeutung für das Problem der indirekten

Parallelinduktion stehen. Es ist bekannt, daß Standfuß und E. Fischer den Nachweis führen konnten, daß bei Paarung der künstlich erzeugten, als *Aberratio ichnusoides* bezeichneten Hitze- und Frostformen von *V. urticae* Nachkommen entstehen, die auch dann, wenn sie im Puppenstadium bei normaler Temperatur gehalten werden, zum Teil die charakteristische Zeichnungsform von *ichnusoides* aufweisen. Dasselbe ist, wie ich einer Bemerkung Witschis¹⁾ entnehme, neuerdings auch bei *V. Io* gelungen. Man wird sich einen derartigen Vorgang, mag man ihn als eigentliche Vererbung oder nur als eine Art von Nachwirkung auffassen, am besten in folgender Weise verständlich machen können. Im Artplasma aller *Vanessa*-Arten sind virtuelle *ichnusoides*-Potenzen vorhanden, bei deren Aktivierung der Wachstumsrhythmus der Flügelanlagen und die mit ihm zusammenhängende Pigmentierungsordnung in bestimmter Richtung eine kleine Verschiebung erfährt. Wird nun bei den Hitze- und Frostexperimenten durch Veränderungen des Stoffwechsels diese virtuelle Potenz geweckt, oder, wie man auch sagen kann, der normale Artplasmazustand der verschiedenen Spezies in den „*ichnusoides*-Zustand“ umgestimmt, so muß diese Umstimmung sowohl in allen nicht-differenzierten Zellen der Flügelanlagen, als auch in den Keimzellen erfolgen. Es werden sich also aus letzteren Individuen entwickeln können, welche, entsprechend dem neuen *ichnusoides*-Zustand des Artplasmas, der gleichen Flügelwachstumsordnung wie die Eltern folgen und demnach die *ichnusoides*-Charaktere aufweisen. Die Vorstellung, daß man es mit allerdings virtuellen, aber doch dem Artplasma immanenten und aktivierbaren Qualitäten des Artplasmas von mindestens gattungsmäßiger Verbreitung zu tun hat, erleichtert sehr wesentlich das Verständnis dieser Beobachtungen, die unter allen Vererbungsexperimenten ähnlicher Art am meisten sichergestellt erscheinen und die übersichtlichsten Verhältnisse zeigen. Dabei dürfte es, wie bereits angedeutet wurde, keinen wesentlichen Unterschied ausmachen, ob man es mit Nachwirkungen oder „Dauermodifikationen“ mehr labiler Art zu tun hat, oder mit Artplasma-Abänderungen, welche erst durch die während mehrerer Generationen fortdauernde Wirkung der gleichen äußeren Reize sozusagen festgehämmert werden, oder auch mit sofort stabilisierten Mutationen, wie solche Tower beim Koloradokäfer

1) Stud. Mend., Brünn 1923, S. 291.

gefunden zu haben glaubt. Tatsächlich scheinen mir hier nur graduelle Unterschiede vorzuliegen.

Nun treten aber bei den Vanessa-Experimenten, wie gesagt, auch gleichgerichtete Zurückdifferenzierungen hervor. Es werden infolge der Veränderung des Chemismus insbesondere die labilsten Elemente des Artbildes, nämlich die zuletzt erworbenen hochspezialisierten Artcharaktere, in unserem Falle die spezifische Grundfärbung der Flügel, die blauen Halbmonde in der Nähe des Außenrandes und der Augenfleck von *V. Io* in der Entwicklung gehemmt und aus dem Gleichgewicht gebracht, es werden also gewissermaßen die Spitzen und äußersten Triebe der Art- und Rassenentwicklung kupiert, so wie bei einem Erdbeben vorwiegend die Turmspitzen und Kamine leiden¹⁾. Im wesentlichen wird der Vorgang der nämliche sein wie bei der ersten Gruppe von Erscheinungen: durch Veränderung des Chemismus wird das Artplasma sowohl der Flügelanlagen als auch der Keimzellen in gleicher Weise beeinflußt, und zwar im Sinne einer Ent- oder Zurückdifferenzierung, es werden sich also die Zurückdifferenzierungen des Phänotypus auch bei unbeeinflußten Nachkommen wiederholen können. Auch bei solchen Zurückdifferenzierungen kann man natürlich von einer Aktivierung virtueller Potenzen sprechen, wie dies in allen vorhergehenden Kapiteln bei den als ubiquitäre Variationen hervortretenden Defektmutationen geschehen ist. Zwischen der Parallelaktivierung²⁾ von generellen Potenzen in Soma- und Keimzellen, auf Grund deren bei den Eltern und bei einem Teil der Nachkommen die Verschmelzung der Vorderrandflecke zustande kommt, und zwischen der Parallelreduktion des Artplasmas, welche bei Eltern und Nachkommen die gleichen Zurückdifferenzierungen bedingt, besteht wohl in letzter Linie nur insofern ein Unterschied, als im ersten Fall *Nova* zum Vorschein kommen können, die möglicherweise bei den Vorfahren niemals unter natürlichen Lebensbedingungen manifest geworden waren, in letzterem Fall aber Entwicklungszustände im fertigen Organismus in Erscheinung treten, die vielfach phylogenetischen Durchgangsstufen nahe stehen, also einen atavistischen Charakter haben können.

So übersichtlich im allgemeinen die Verhältnisse bei den Vanessa-Experimenten sind, so liegt doch, wie ich glaube, kein reiner

1) Gedächtnis usw., S. 50, 51.

2) Allg. Vererb., 3. Aufl., S. 154.

Fall von indirekter Parallelinduktion vor, vielmehr kommen Verhältnisse in Betracht, die z. T. schon unter den Begriff der fakultativ-identischen Scheinvererbung¹⁾ fallen. Darunter verstehe ich eine mehr gelegentliche Übereinstimmung der Eltern und Kinder, die dadurch zustande kommt, daß durch äußere Reize im elterlichen Organismus Gleichgewichtsstörungen allgemeinerer Art hervorgerufen werden, und daß diese, ohne die Vitalität und Zeugungsfähigkeit wesentlich zu beeinträchtigen, einerseits eine Reihe von somatischen Anomalien mehr oder weniger pathologischen Charakters, andererseits konstitutionelle Erschütterungen des Keimplasmagefüges der Fortpflanzungszellen bedingen. Aus den so geschwächten Keimzellen werden dann Nachkommen entstehen, die naturgemäß nicht ganz vollwertig sind und allerlei Aberrationen zeigen, unter welchen sich gelegentlich — fakultativ — auch solche vorfinden, die mit denjenigen der Eltern identisch sind²⁾. Von der indirekten Parallelinduktion unterscheidet sich dies Verhältnis dadurch, daß nicht einzelne Merkmalsabänderungen von ganz bestimmtem Charakter in der nämlichen bestimmten Form bei den Nachkommen wiederkehren, daß vielmehr infolge einer etwas labileren Konstitution eine größere Anzahl von virtuellen Potenzen gewissermaßen weckreif wird, und daß auch während der Entfaltung der betreffenden Eigenschaften Störungen aller Art vorkommen. Eine Folge davon wird sein, daß das phänotypische Gesamtbild und der Entwicklungsgrad der einzelnen Komponenten von Individuum zu Individuum oder mindestens von Zucht zu Zucht wechselt und daß die einzelnen Merkmale nicht den Eindruck von gesonderten unabhängig voneinander auftretenden Einheiten machen, sondern mehr als die Glieder eines Habitus oder Status erscheinen. Von Vorkommnissen dieser Art führen dann alle Übergänge zur eigentlichen Keimverderbung oder Blastophthorie (A. Forel), bei welcher infolge schwerer Schädigung des Körpers, wie sie z. B. bei länger dauernder Giftwirkung erfolgen kann, auch die Keimzellen geschwächt werden und infolgedessen verkümmerte und lebensschwache Nachkommen entstehen können. Die äußerlich hervortretenden Entwicklungs-

1) Gedächtnis usw., S. 55; Allg. Vererb., S. 159.

2) Ich weiche hier etwas von der noch nicht vollkommen präzisen früheren Darstellung (Allg. Vererb., 3. Aufl., S. 160) ab, auch darin, daß ich keine Bedenken mehr trage, den Vorgang als Scheinvererbung zu bezeichnen.

hemmungen und Verbildungen stimmen dann in beiden Generationen im allgemeinen nicht überein, wenn auch natürlich in einigen Punkten gelegentlich eine Kongruenz der Symptome zutage treten kann.

Wie angedeutet, entsprechen die Ergebnisse bei Vanessa in Wirklichkeit nicht vollständig dem einen Ende der Reihe: indirekte Parallelinduktion — fakultativ-identische Scheinvererbung — Blastophthorie, denn in der Tat kehren nicht, wie dies im Falle einer eigentlichen indirekten Parallelinduktion zutreffen müßte, bestimmte Abänderungen in ganz bestimmter Weise bei den Nachkommen wieder. Schon aus den Mitteilungen von Standfuß¹⁾ geht dies mit Deutlichkeit hervor. Es zeigt sich nämlich eine beträchtliche Verschiedenheit zwischen den beiden von Standfuß abgebildeten Nachkommen eines Paares von Vanessa urticae, welches selber in extremer Weise abgeändert war, d. h. in vollkommenster Weise die Schwärzung der Hinterflügel, die Verschmelzung der beiden Vorderrandflecke und den Schwund der kleinen Flecke in der Mitte der Vorderflügel erkennen ließ²⁾. Von den beiden Geschwistern entspricht das eine im wesentlichen den Eltern, während bei dem anderen die Hinterflügel noch nicht ganz geschwärzt, die Vorderrandflecke noch deutlich getrennt und noch zwei kleine Flecke im Mittelfeld gut erhalten sind³⁾. Schon in dieser unvollständigen Kongruenz zwischen Eltern und Nachkommen zeigt sich eine Ähnlichkeit mit dem Verhalten von Habitusformen und mit den Erscheinungen der fakultativ-identischen Vererbung.

Noch mehr wird man aber daran erinnert, wenn man den Ausbildungsgrad der einzelnen Zeichnungsmerkmale bei sämtlichen, von den Temperaturreizen unmittelbar betroffenen Individuen ins Auge faßt. Ebenso wie bei den menschlichen Habitusformen und den ihnen verwandten Symptomkomplexen, z. B. bei den nicht selten vorkommenden Kombinationen von Extremitätenanomalien, die einzelnen „Stigmen“ in verschiedenem Ausbildungsgrad und in verschiedener Häufigkeit auftreten, so sieht man auch die einzelnen Zeichnungsmerkmale von Vanessa in hohem Maße unabhängig voneinander variieren. Dieser scheinbare Mangel einer

1) Exper. zool. Stud. in: Denkschr. Schweiz. Ges. f. d. ges. Naturw. 1898.

2) l. c., S. 21 u. Taf. 2, Fig. 13.

3) l. c., S. 23 u. Taf. 5, Fig. 4 u. 5.

engeren Verknüpfung der Merkmale, der sich schon bei der Elterngeneration zeigt, ist natürlich nicht ohne weiteres als Hinweis auf eine vollkommene Selbständigkeit der zugrunde liegenden Erbinheiten anzusehen. Vielmehr ist anzunehmen, daß ein habitusartiger, konnektiver Zusammenhang besteht und daß epigenetische Momente, besonders eine verschieden starke Beeinflußbarkeit der Entwicklung der einzelnen Merkmale durch interkurrente Faktoren, bei der Entwicklung der Merkmale eine Rolle spielen können.

Beim großen Fuchs, *V. polychloros* (Fig. 5, 2. Reihe) sind im Unterschiede vom kleinen Fuchs, *V. urticae*, außer den drei großen Vorderrandflecken auf den Vorderflügeln nicht drei, sondern vier schwarze Flecke vorhanden, nämlich ein paar kleiner Punkte im Mittelfeld und ein paar größerer Flecke am Hinterrand. An dem mir zur Verfügung stehenden Material von Aberrationen (21 Exemplare) ist es nun aber ohne weiteres ersichtlich, daß speziell das Mittelfleckpaar, das Hinterrandfleckpaar und die kleinen blauen Halbmonde in der Nähe des Außenrandes der Hinterflügel in hohem Maße unabhängig voneinander variieren. Nimmt man für jedes dieser drei Merkmale vier Ausbildungsstufen an (1. homogene Farbe und scharfe Umgrenzung; 2. Auflockerung; 3. nur Spuren vorhanden; 4. vollkommener Schwund) und sucht man mit Hilfe der bekannten Korrelationstabellen die korrelative Variabilität¹⁾ zwischen je zwei dieser Merkmale, also z. B. zwischen der Beschaffenheit der Hinterrandflecke der Vorderflügel und der blauen Halbmonde der Hinterflügel festzustellen, so ergibt sich, daß nur eine geringe positive Korrelation besteht. Mein Material kann natürlich nicht als sehr umfangreich gelten, auch sind die Temperaturgrade, mit welchen die einzelnen Exemplare im Puppenstadium behandelt worden waren, und die verwandtschaftlichen Verhältnisse nicht mehr festzustellen, aber an der Hauptsache, nämlich an der geringen positiven Korrelation (im weitesten Sinne), kann nicht gezweifelt werden.

In den eben besprochenen Vorkommnissen zeigen sich also starke Anklänge an das Verhalten solcher Merkmale, welche im Rahmen einer bestimmten Habitusform auftreten, und damit auch an die Erscheinungen, die uns bei der fakultativ-identischen Scheinvererbung entgegenreten. Wir werden später nochmals auf diese Frage zurückkommen.

Fassen wir die Ergebnisse dieses Kapitels zusammen, so ist zunächst zu sagen, daß vom Boden der Pluripotenzhypothese aus eine Vererbung einseitiger Abänderungen überhaupt nur dann in Frage kommen kann, wenn das von dem elterlichen Organismus Erworbene schon vorher als virtuelle Potenz im Artplasma vor-

1) Vgl. Lang, Die exper. Vererbungsl., S. 369.

bereitet lag, eine Auffassung, die sich mit ähnlichen, in mehr oder weniger bestimmter Weise geäußerten Anschauungen einer ganzen Reihe von Biologen und Konstitutionsforschern nahe berührt. Von diesem Standpunkt aus ist aber theoretisch die Möglichkeit zuzugeben, daß unter gewissen Umständen eine wirkliche somatische Induktion auf dem Wege von Umstimmungsprozessen und eine Übertragung ganz bestimmter Abänderungen zustande kommen kann, wobei dahingestellt sein mag, ob es nicht bei fortschreitenden Kenntnissen später doch einmal möglich sein wird, auch eine Vererbung funktioneller Abänderungen innerhalb gewisser Grenzen verständlich zu machen. Jedenfalls lassen sich aber die Erscheinungen der indirekten Parallelinduktion und der fakultativ-identischen Scheinvererbung leichter erklären, als dies ohne die Grundannahme einer Pluripotenz des Artplasmas möglich ist.

Vermutlich wird der eine oder der andere Leser hier sagen, daß diese Anschauungen nichts Neues enthalten, und daß er sich die Vorgänge niemals anders vorgestellt habe. Ein solcher Einwand ist in allen derartigen Fällen etwas durchaus Regelmäßiges und in der Natur aller theoretisch-wissenschaftlichen Untersuchungen begründet¹⁾. Aber ich glaube doch sagen zu können, daß ich, soweit ich die ins Riesenhafte angeschwollene Literatur kenne, nirgends eine Darstellung finden konnte, in welcher die vermuteten Zusammenhänge in bewußter Weise unter einen einheitlichen Gesichtswinkel gebracht und in begrifflicher Hinsicht genauer festgelegt worden sind.

1) Vgl. meine Bemerkungen zu Spemanns Münchener Referat, Zeitschr. ind. Abst. 35, 1924, S. 156.

8. Kapitel.

Virtuelle Potenzen und Habitusformen.

Die Frage der Merkmalszusammenhänge. Schon mehrmals ist in den vorangegangenen Kapiteln die Frage berührt worden, in welchem Zusammenhange die durch Aktivierung virtueller Potenzen bedingten Merkmale unter sich und mit anderen Eigenschaften stehen, ob im Falle eines solchen Zusammenhanges eine „echte“ (physiologische, epigenetische) Korrelation, d. h. eine Abhängigkeit der sich entwickelnden Organe von anderen, in Entwicklung begriffenen oder schon funktionierenden Organen, oder ob eine unmittelbar keimplasmatisch bedingte, auf der mehrseitigen Wirkung einer pleiotropen Erbinheit beruhende Konnexion vorliegt. Das erste Mal wurde dieser Punkt gestreift, als von den eigentlich ubiquitären Potenzen, welche den Parallelvariationen zugrunde liegen, die Rede war. Es konnte gesagt werden, daß die durch Weckung einer ubiquitären Potenz, also auf dem Wege einer Spontanmutation neu entstehenden Außeneigenschaften im allgemeinen den Charakter von echten, einfach-verursachten und rein spaltenden Rassenmerkmalen haben und im Zusammenhang damit keine echte Korrelation mit anderen Merkmalen aufweisen, daß aber doch auch zuweilen, Hand in Hand mit einer komplexeren Verursachung und mit weniger übersichtlichen Erblchkeitsverhältnissen stärkere korrelative Bindungen vorkommen. Dabei waren zunächst echte, epigenetische Korrelationen gemeint, z. B. die Abhängigkeit, in welcher beim Axolotl die Epidermis- und die Koriumpigmentierung voneinander stehen. Die Möglichkeit einer Konnexion mehrerer neu entstandener Merkmale war dabei zunächst offen gelassen (S. 8).

Die Frage nach den korrelativen und konnektiven Zusammenhängen drängte sich späterhin in solchen Fällen auf, in welchen

Eigenschaften von ausgesprochen adaptativem Charakter, offenbar auf Grund einer gleichgerichteten Pluripotenz (Paripotenz), hier als Rassen-, dort als Art- oder Gattungsmerkmale auftreten, und zwar in regelmäßiger Verbindung mit anderen Merkmalen. So sahen wir z. B., daß die als Cychrisation bezeichnete Verlängerung der Kopf- und Halsregion bei Carabiden mit Veränderungen der Flügelskulptur und des Penis korrelativ oder konnektiv verbunden erscheint. Hier konnte bereits von einem Habitus gesprochen werden (S. 26).

Zum dritten Male wurden wir vor ähnliche Verhältnisse gestellt, als es sich um die fakultativ-identische Scheinvererbung und ihre Voraussetzungen handelte (S. 98). Wenn auf Grund einer leichteren konstitutionellen Erschütterung des Keimplasmagefüges verschiedene Abweichungen auftreten, die zum Teil bei den Nachkommen wiederkehren, so muß man sich wieder die Frage vorlegen, in welcher Weise die verschiedenen Abänderungen zusammenhängen und inwieweit sie etwa im Rahmen eines bestimmten Habitus gelegen sind.

Es ist auf mehreren Wegen möglich, der Frage nach allen diesen Zusammenhängen näherzutreten. Man kann erstens versuchen, künstlich, durch Änderung der Lebensbedingungen virtuelle Potenzen zu wecken und damit erbliche Variationen mutativer Art hervorzurufen. Wenn dann bei Abänderung eines einzelnen äußeren Faktors immer wieder die nämlichen Merkmalskombinationen auftreten, so ist durch entwicklungsgeschichtliche (phäno-genetische) Untersuchungen festzustellen, ob Abhängigkeiten vorhanden sind und ob diese echt-korrelativer oder konnektiver Natur sind. Nun sind bekanntlich die Versuche, durch künstliche Mittel Mutationen hervorzurufen, bisher nur wenig erfolgreich gewesen, ja selbst bei der viel untersuchten *Drosophila* sind bisher in dieser Richtung kaum mehr als die ersten Ansätze zu verzeichnen¹⁾. Worauf diese Sprödigkeit des Gegenstandes vermutlich beruht, darauf werden wir in den folgenden Kapiteln zurückkommen, jedenfalls stößt aber dieses direkte Verfahren zunächst noch auf kaum überwindliche Schwierigkeiten.

Der zweite, zurzeit aussichtsreichste Weg ist die Verbindung kreuzungsanalytischer und entwicklungsgeschichtlicher Forschung, und endlich kann auch auf rein genealogischem Wege untersucht

1) Vgl. Morgan-Nachtsheim, S. 209; Guyénot, Bull. scie. (7), 48, 1914; Ref. von Nachtsheim, Zeitschr. ind. Abst. 20, 1919, S. 150.

werden, ob und in welcher Reihenfolge und mit welcher Regelmäßigkeit im Laufe der Generationen zu einer Anomalie noch andere hinzutreten können. Natürlich führt letztere Methode zu weniger sicheren Ergebnissen als die beiden anderen, aber speziell beim Menschen kann auf diese Weise ein erster Einblick in die korrelativen und konnektiven Zusammenhänge gewonnen werden.

Im ganzen haben die drei genannten Methoden außer den später zu besprechenden Befunden der Morganschen Schule nur zu wenigen klaren Ergebnissen von weiter tragender Bedeutung geführt, insbesondere ist auch die entwicklungsgeschichtlich-phylogenetische Untersuchung der Merkmalsverbindungen, so aussichtsreich sie auch erscheinen mag, nur wenig vorgeschritten. Man könnte also vielleicht den Eindruck gewinnen, daß es zurzeit auf diesem Gebiete überhaupt nicht möglich ist, über die Ergebnisse, die bei den einzelnen Tatsachengruppen gewonnen wurden, hinauszublicken und zu allgemeineren Sätzen zu gelangen. Ich möchte aber glauben, daß auf einigen Spezialgebieten unsere Kenntnisse genügend weit fortgeschritten sind, um auch in der Frage der Merkmalszusammenhänge den Versuch einer zusammenfassenden Behandlung zu rechtfertigen.

Große Konstitutionen oder Habitusformen. Wir gehen aus von dem schon am Anfang des Kapitels kurz erwähnten Begriff des Habitus oder Status, und zwar soll dies geschehen, weil damit vielbesprochene und in weiten Kreisen bekannte Erscheinungen gemeint sind, während die übrigen hier zu erwähnenden Vorkommnisse zum Teil weniger geläufig sein dürften. Unter Habitus oder Status versteht man in der menschlichen Konstitutionsforschung meistens¹⁾ diejenigen Komplexe von korrelativ oder konnektiv verbunden Organanomalien, die uns als Ausdruck einer anomalen Konstitution entgegentreten und mit einer größeren Disposition zu bestimmten Krankheiten verbunden zu sein pflegen.

Bezüglich der Umgrenzung und der wesentlichen Züge einiger Habitusformen, die den „großen Konstitutionen“ (Siemens) entsprechen und hier als große Habitusformen bezeichnet werden mögen, haben sich die Pathologen einigermaßen geeinigt, wenn auch im einzelnen noch sehr verschiedene Ansichten be-

1) Einige Forscher (z. B. Hanhart) sind dagegen, daß der Konstitutionsbegriff zu enge mit dem Begriff des Anomalen verbunden wird.

stehen. So gelten als wichtigste Kennzeichen des Status asthenicus heutzutage wohl allgemein der lange, schmale, flache Brustkorb mit enger oberer Apertur, das Fehlen einer Verbindung zwischen 10. Rippe und Brustbein (*Costa decima fluctuans*), Muskelhypotonie, Herabhängen des Magens und der anderen Baucheingeweide (*Splanchnoptose*), Ernährungsstörungen und Übererregbarkeit des vegetativen Nervensystems¹⁾. Von manchen Forschern, so besonders von Stiller, ist der Begriff wesentlich erweitert worden, auch sollen verschiedene Krankheiten, namentlich Lungentuberkulose, bei diesem Status besonders häufig angetroffen werden.

Wie man auch die Begriffe Konstitution und Habitus näher umschreiben will, jedenfalls schwebt vielen Konstitutionsforschern die Vorstellung vor, daß wenigstens bei einigen der „großen“ Konstitutionen das Gesamtbild des Körpers, der Gesamthabitus, in allen Teilen und Funktionen verändert ist, und daß die Abänderungen der einzelnen Organe mit denen der übrigen in epigenetisch-korrelativem oder pleiotropisch-bedingtem²⁾ Zusammenhange stehen. So will z. B. F. Kraus die konstitutionellen Anomalien der Einzelorgane, ja sogar des speziellen Apparate und Gewebe derselben, nicht im geringsten bezweifeln oder unterschätzen, aber im Gegensatz zu Martius, der jede allgemeine, d. h. auf den ganzen Körper sich erstreckende abnorme Konstitution gänzlich in Abrede stellt, hält er es für zweifellos, daß z. B. „bei der Kümmerform des extremen Hochwuchses, bei der lymphatischen und Basedow-Konstitution das Konstitutionelle in sämtlichen Teilen und Funktionen des Individuums von allem Anfang an charakteristisch sich ausprägt“³⁾. Auch von Status asthenicus (s. oben) kann wohl Ähnliches gesagt werden. Dieser Typus ist übrigens auch aus einem anderen Grunde für unsere ganze Frage von Wichtigkeit. Stiller hatte für das Hauptkriterium der

1) Vgl. u. a. Jul. Bauer, Die konstitutionelle Disposition zu inn. Krankheiten, 2. Aufl., Berlin (Springer) 1921, S. 45; H. Günther, Die Grundl. d. biol. Konstitutionslehre. Leipzig (Thieme) 1922, S. 89; W. Siemens, Vererbungspathologie, 2. Aufl., Berlin (Springer) 1923, S. 16; E. Hanhart, Über den modernen Dispositionsbegriff usw. Schweiz. med. Woch. 1924.

2) Pleiotropisch bedingt = durch pleiotrope Erbeinheiten bedingt (s. S. 8).

3) F. Kraus, Die allg. u. spez. Pathologie der Person. Leipzig (Thieme) 1919, S. 72.

asthenischen Konstitutionsanomalie, um das sich die übrigen Erscheinungen gruppieren, die fluktuierende 10. Rippe, sein „Costalstigma“, angesehen, aber es ist neuerdings darauf hingewiesen worden, daß diese Bildungsanomalie gar nicht so selten auch bei Personen angetroffen wird, deren Habitus ganz verschieden von dem asthenischen ist und daß dabei auch örtliche Verschiedenheiten eine Rolle spielen. So wird diese Anomalie besonders häufig in Zürich, nämlich bei 74 Proz. des dortigen Leichenmaterials, angetroffen, dagegen weniger häufig in der Wiener Bevölkerung¹⁾. Über die Erblichkeitsverhältnisse scheint nichts Näheres bekannt zu sein, aber das ungleich häufige Vorkommen dieser Anomalie deutet darauf hin, daß hier Rasseneinflüsse von Bedeutung sind, und nach allem, was wir sonst über rassenmäßig verteilte Entwicklungsstörungen einfacher Art wissen, kann es wohl als wahrscheinlich angesehen werden, daß die *Costa decima fluctuans* im Falle eines mehr autonomen Auftretens gewisse Regelmäßigkeiten in der erblichen Übertragung aufweisen wird.

Kleine Konstitutionen oder Habitusformen. Der Begriff des Habitus oder Status ist nun von den „großen Konstitutionsformen“ auch auf einige seltenere, für die Krankheitsforschung weniger wichtige Kombinationen von Anomalien, unter welchen vielfach eine Anomalie das beherrschende, besonders in erblicher Hinsicht am meisten auffällige Merkmal bildet, übertragen worden. Wir wollen diese zweite Gruppe als kleine Konstitutionen oder Habitusformen bezeichnen. Wenn z. B. beim menschlichen Albinismus außer den konstanten Phänomenen: Pigmentarmut, Augenzittern (*Nystagmus*) und Fehlen einer *Fovea centralis*, noch andere Defekte, wie Bildungsfehler an den Nägeln und Taubstummheit, nicht selten zu sein scheinen, wenn außerdem Disharmonien im Wachstum der Körperteile (zu großer Kopf, zu lange Hände, zu große Ohren u. a.), langsames Wachstum, spätes Sprechenlernen als Begleiterscheinungen auftreten können, so liegt es nahe, nach dem Vorgange von *Raynaud* von einem *Habitus albinoticus* zu sprechen²⁾. Die Erblichkeitsverhältnisse sind noch nicht in jeder Hinsicht geklärt. Wir wissen nur, daß in einigen Fällen eines autonomen, d. h. auf

1) H. Frey, Korrespondenzbl. f. Schweiz. Ärzte, 1918, Nr. 44; vgl. J. Bauer, l. c., S. 45, 278.

2) *Nouv. Dict. Med. Chirurg.* Jaccoud 1880, I, S. 506; vgl. hierzu *Elschnig*, *Gräfes Arch. Ophth.* 84, 1913; *Ebstein u. Günther*, *Zeitschr. Morph. u. Anthr.* 17, 1912; *Seyfarth*, *Virch. Arch.* 228, 1920.

Pigmentarmut, Augenzittern und Fehlen der Fovea centralis beschränkten Albinismus ein ausgesprochen rezessiv-mendelndes Verhalten nachweisbar ist, während es noch nicht feststeht, ob, wie zu erwarten ist, bei habitusartig auftretendem Albinismus die Vererbung einen mehr unregelmäßigen Verlauf nimmt¹⁾.

Mit demselben Recht wie auf den menschlichen Albinismus kann man den erweiterten Begriff des Habitus auch auf manche andere Verhältnisse pathologischer Art übertragen, so z. B. auf den Mongolismus, bei welchem die Mongolenfalte (Epicanthus), die flachen Augenhöhlen, die tief eingesunkene Schläfengegend und andere Anomalien ein mongoloides Aussehen herbeiführen und eine augenfällige Ähnlichkeit aller behafteten Individuen unabhängig von ihrer Rassenzugehörigkeit bedingen²⁾. Bemerkenswert ist, daß eines der Merkmale, die Mongolenfalte, ein gewisses Maß von Selbständigkeit besitzen kann und bei Rassenmischungen vielleicht dem Mendelschen Modus folgt³⁾. Auch der als Achondroplasie (Chondrodystrophie) bezeichnet kurzgliedrige Zwergwuchs mag hier genannt sein, für welchen die Kürze der langen Röhrenknochen der Extremitäten, die Entwicklungshemmung der Schädelbasis und Hand in Hand damit die Verbreiterung des Schädels die konstantesten Merkmale sind⁴⁾, und welcher in manchen Fällen von Dachsbeinigkeit und Mopsköpfigkeit bei Hunden und Rindern eine entwicklungsgeschichtliche Analogie zu haben scheint⁵⁾.

Damit ist bereits der Hinweis gegeben, daß auch bei Tieren Komplexe von Anomalien auftreten, die einen Vergleich mit den Habitusformen des Menschen erlauben. Am meisten scheint mir eine solche Zusammenstellung beim Albinoïdismus des Axolotls (Amblystoma) nahezuliegen, bei welchem im erwachsenen Zustande die Iris pigmentiert, die Oberseite des Kopfes und die Kiemen in der Regel leicht schwärzlich bestäubt und die Zehen-

1) V. Haecker, Neuere Wege, Med. Klinik 1922, Nr. 38; Einf.-mend. Merkm. Genetica 4, 1922, S. 202.

2) Vgl. bes. Kassowitz, Wien. med. Woch. 1902; Herrmann, Arch. of Pediatr. 34, 1917; Davenport, Proc. Am. Ass. for the Study of Feeble-Minded. Wash. 1924.

3) Vgl. Baur-Fischer-Lenz, 2. Aufl., 1. Bd., S. 67.

4) M. Jansen, Das Wesen und Werden der Achondroplasie. Stuttgart 1913.

5) Vgl. Ch. R. Stockard, Amer. Journ. Anat. 31, 1923, S. 264 ff.; L. Adametz, Arb. Lehrkanzel Tierz., 2. Bd., Wien (Gerold) 1923, S. 53.

spitzen schwarz gefärbt sind, in frühesten Larvenstadien aber eine „metameroide“ Zeichnung auftritt, d. h. eine rudimentäre Querbänderung, welche der grobgebänderten, barschartigen Zeichnung der normalen schwarzen Larven entspricht. Die phänogenetische Untersuchung zeigt hier, daß der Albinoïdismus auf einer Verringerung der Wachstumsenergie und besonders auf einer Verlangsamung und schließlichen Sistierung der mitotischen Teilungsvorgänge der im Corium gelegenen schwarzen und gelben Pigmentzellen (Melanophoren und Xanthophoren) beruht. Auch zeigt sich im Auge die bei normal-pigmentierten Rassen bestehende Wachstumskorrelation zwischen der Chorioidea und dem retinalen Pigmentepithel, sowie zwischen Irisstroma und Irisepithel gebrochen, wozu eine geringere Lebensfähigkeit der albinoïdischen Larven kommt. Ich habe daher von einem Albinoïdismus oder Habitus albinoïdicus gesprochen und glaube, daß noch eine ganze Reihe von anderen Erscheinungen unter den Begriff der „kleinen Konstitutions- oder Habitusformen“ fallen, so der Melanismus der Schmetterlinge, die Rothaarigkeit beim Menschen¹⁾ und die Fuchsfarbigkeit bei Pferden. Speziell die Rothaarigkeit kann bekanntlich mit Sommersprossenbildung und mit Krankheitsdispositionen bestimmter Art, die Fuchsfarbigkeit mit dem Auftreten von ausgedehnten weißen Abzeichen und „Glasaugen“, sowie mit besonderer Neigung zu Fagopyrismus (Bildung von Hautausschlägen bei vorwiegendem Genuß von Leguminosen) verbunden sein. Auch der Flavismus (Isabellismus) der Pferde, Rinder und Mäuse kann offenbar von Konstitutionsanomalien allgemeiner Art begleitet sein. Alle diese Verhältnisse spielen, soweit es sich um die großen Haus-säuger handelt, in der „Beurteilungslehre“ eine gewisse Rolle, und bei dem praktischen Interesse, das der Gegenstand hat, ist zu erwarten, daß eingehendere systematische Untersuchungen nicht lange ausbleiben werden.

Die Betrachtung der Korrelationen und Erbliehkeitsverhältnisse, wie sie speziell beim menschlichen Albinismus vorliegen, führt uns von dieser zweiten, natürlich weder nach oben noch nach unten scharf abgrenzbaren Gruppe von Vorkommnissen in ein drittes Gebiet hinein.

Fakultative Merkmalsverbindungen. Ebenso wie der menschliche Albinismus in einigen Familien mit den verschiedensten Anomalien habitusartig vergesellschaftet ist, in anderen Fällen

1) Vgl. auch Hanhart, l. c., S. 29 des Sep.-Abdr.

dagegen als ganz oder nahezu autonom bezeichnet werden kann und dann wohl immer das Verhalten eines rezessiv-mendelnden Merkmals mit den entsprechenden Kriterien (unvermitteltes Auftreten bei mehreren Geschwistern, Rezessivenüberschuß, vielfach Konsanguinität in der Aszendenz) aufweist, so gilt dies in fast noch ausgeprägterem Maße für einige andere erbliche Anomalien des Menschen, insbesondere für verschiedene Mißbildungen der Extremitäten. Auch sie werden in manchen Familien in unverkennbarer Weise als einzige und unmittelbare Auswirkungen einer einzelnen Erbinheit übertragen, während sie in anderen Stämmen mit sonstigen Defekten Hand in Hand gehen. Man wird vielleicht zunächst Bedenken tragen, den Begriff des Habitus auch auf diese letzteren Fälle auszudehnen, da bei ihnen nach unseren bisherigen Kenntnissen das konstitutionelle Moment, eine Neigung zum Krankhaften und eine Beeinträchtigung der Vitalität nicht oder nur in geringem Grade in Frage kommt. Aber ihrem innersten Wesen nach steht, wie ich glaube zeigen zu können, auch diese dritte Gruppe von Erscheinungen, die ich als fakultative Merkmalsverbindungen bezeichnen möchte, den habitusartigen Zusammenhängen sehr nahe.

Es sei hier ein Beispiel, die Polydaktylie (Hyperdaktylie, Mehrfingrigkeit, Mehrzehigkeit) des Menschen etwas ausführlicher besprochen. Kristine Bonnevie¹⁾ hat wohl als erste darauf hingewiesen, daß man bei der menschlichen Polydaktylie zwei Haupttypen zu unterscheiden hat: in den meisten Fällen ist eine ganz bestimmte Form von Fingerverdoppelung charakteristisch für alle Glieder einer Familie, in anderen Fällen dagegen variieren die Fingeranomalien von einem Individuum zum anderen und sind gleichzeitig mit anderen Anomalien, z. B. mit Hasenscharte oder psychischen Defekten verknüpft. Beide Typen sind aber, wie Bonnevie hervorhebt, auch in bezug auf die Erbllichkeit voneinander zu trennen. Im ersten Fall stellt die Fingeranomalie den „primären“ und einzigen Effekt eines „lokalisierten erblichen Faktors“ dar, im zweiten ist sie nur eine von zahlreichen variablen Sekundärwirkungen irgendeines hereditären Defektes, welcher den Embryo in frühen Entwicklungsstadien beeinflußt.

Diese Gegenüberstellung, die im übrigen eine besonders schöne Illustration für die „entwicklungsgeschichtliche Vererbungsregel“

1) Norsk. Mag. f. laegev. 1919; vgl. auch Neuere Wege, Med. Klinik 1922; Aufg. u. Erg. 1924, S. 240.

bildet¹⁾ und offenbar an die Verhältnisse beim menschlichen Albinismus erinnert, gibt nur im großen ganzen einen Überblick über die Vorkommnisse. In Wirklichkeit ist die Mannigfaltigkeit in phänotypischer und erblicher Hinsicht wesentlich größer. An dem einen Ende der langen Reihe stehen die von Bonnevie untersuchten, aus dem gleichen norwegischen Bezirk stammenden Familien, in welchen eine Verdopplung des fünften Fingers an beiden Händen als ausgesprochen dominantes Merkmal übertragen wird. Die Anomalie ist also streng lokalisiert, insbesondere sind die Metakarpen ungespalten. Andererseits kann allerdings der Ausbildungsgrad des Extrafingers variabel sein, zuweilen ist überhaupt nur ein kleines Rudiment vorhanden, auch ist bemerkenswert, daß die Anomalie an der rechten Seite stärker entwickelt zu sein pflegt.

Neben solchen Fällen von vollkommen reiner Polydaktylie finden sich nicht selten Verknüpfungen von Polydaktylie mit Syndaktylie (Verbindung der Finger und Zehen durch Hautfalten) und Brachydaktylie (mehr oder weniger vollständige Unterdrückung der zweiten Phalangen), wobei die beiden letztgenannten Anomalien scheinbar ohne Regel auf die polydaktylen Individuen verteilt erscheinen. So trat in dem von Plate²⁾ wiedergegebenen Menningschen Stammbaum bei 15 Individuen die Polydaktylie als ein im allgemeinen wohl dominant-mendelndes Merkmal auf, während nur ein Individuum Syndaktylie zeigte. Dagegen findet sich in der von Pfitzner³⁾ untersuchten Familie bei einer größeren Anzahl von Individuen gleichzeitig Poly- und Syndaktylie vor:

Männl.										
nichts bekannt										
		Mnl.						Mnl.		
		Sy.						nichts bekannt		
Wbl.	Wbl.	Mnl.	Mnl.	Mnl.	Wbl.	?	?	?	Wbl.	Mnl.
Sy.	Sy. Po.	Sy. Po.	Sy. Po.	Sy. Po.	Sy.	Monstrum	nichts bekannt		Sy.	Sy.
		Mnl.								
		Sy. Po.								
Mnl.	Wbl.	Mnl.	?	?	?	Wbl.	Mnl.	Mnl.		
normal	Sy. Po.	Sy. Po.	normal	normal	normal	normal	normal	normal	Sy. Po.	

1) Vgl. auch L. Grote, Zeitschr. f. Konstitutionsl. 9, 1923.

2) Vererbl., Leipzig 1913, S. 343.

3) Zeitschr. Morph. u. Anthr. 2, 1900; vgl. E. Schwalbe, D. Morph. d. Mißbildungen I, Jena 1908, S. 172.

Auch in zwei von Grote beschriebenen Familien sind Poly- und Syndaktylie in unregelmäßiger Weise verbunden, in einer derselben stellt sich die Syndaktylie als die vorherrschende oder führende Erscheinung dar.

In ähnlicher Weise sind Fälle bekannt, in denen Polydaktylie und Brachydaktylie nebeneinander vorkommen. Von großem Interesse ist die von Aslaug Sverdrup beschriebene norwegische Familie, von welcher zahlreiche Glieder eine auch die Metakarpen und Metatarsen umfassende Bifurkation des kleinen Fingers und der kleinen Zehe und daneben vielfach auch eine Brachydaktylie in Form einer Verkürzung der ulnaren Metakarpen und fibularen Metatarsen, zuweilen auch einiger Phalangen zeigten. Die Brachydaktylie fand sich hier ausschließlich in einem als A-Linie bezeichneten Verwandtschaftskreis, welcher eine besonders vollständige Verdoppelung des kleinen Fingers zeigte, sie war nur bei polydaktylen Individuen zu beobachten, ohne jedoch bei diesen auf die sechsstrahligen Extremitäten beschränkt zu sein. Die Polydaktylie zeigte eine ausnahmslos kontinuierliche Übertragung, jedoch ohne vollkommen klare Mendelsche Verhältnisse aufzuweisen; für die Brachydaktylie könnte, wie Sverdrup vermutet, ein besonderer Erbfaktor in Betracht kommen, der mit einer der polymeren Erbeinheiten gekoppelt sein müßte, die in der A-Linie der Polydaktylie zugrunde liegen.

Während in den zuletzt besprochenen Fällen Syn- und Brachydaktylie gewissermaßen als Begleiterscheinungen der Polydaktylie auftreten, sind nicht wenige Familien bekannt geworden, in denen auch die beiden ersten Anomalien als vollkommen autonome Merkmale auftreten, genau so wie es z. B. im Bonnevischen Fall für die Polydaktylie gilt. So spielt in einem von Lewis und Embleton gegebenen Stammbaum die durch fünf Generationen kontinuierlich vererbte Syndaktylie mindestens die führende Rolle¹⁾, das gleiche gilt für zwei von Siemens wiedergegebene Stammbäume²⁾ und für einen von Grote beschriebenen Fall³⁾. In der Regel stellt sich die autonome Syndaktylie in klarer Weise

1) Plate, Vererbungsl., S. 345.

2) Siemens, Vererbungspathol., 2. Aufl., Berlin (Springer) 1923, S. 124, 162.

3) In diesem von Grote (l. p.) an zweiter Stelle beschriebenen Fall spielen Syndaktylie und Spaltfuß die vorherrschende Rolle, während bei einem Individuum außerdem rechtsseitig sechs Finger, bei einem anderen ebenfalls an der rechten Hand sechs Metacarpalia vorhanden sind.

als dominant-mendelndes, in den beiden Geschlechtern gleichmäßig auftretendes Merkmal dar, nur in dem von Siemens wiedergegebenen Shofieldschen Stammbaum ist die auf eine Hautverbindung der zweiten und dritten Zehe beschränkte Syndaktylie ausschließlich bei den männlichen Familienmitgliedern zu beobachten, so daß geschlechtsfixierte Vererbung vorliegt. Auch die autonome Brachydaktylie scheint im ganzen als dominant-mendelnde Anomalie vererbt zu werden. Komplikationen können unter anderem dadurch entstehen, daß die Anomalie in zwei Abstufungen auftritt, die auf verschiedene Linien der Familie verteilt sind¹⁾.

Wie bereits oben angedeutet wurde, sind es nicht bloß die drei genannten Extremitäten-Anomalien, die in den nämlichen Familien gemeinsam vorkommen können, sondern es findet sich nicht selten auch eine Reihe von anderen Organfehlern in den gleichen Stammbäumen vor. Außer dem von Bonnevie erwähnten gleichzeitigen Vorkommen von Polydaktylie, Hasenscharte und psychischen Defekten sei noch hervorgehoben, daß auch angeborene Herzfehler und konstitutionelle Epilepsie öfters mit Poly- und Syndaktylie verbunden sind²⁾. In diesen Fällen machen sich besonders starke Anklänge an die großen und kleinen Habitusformen bemerklich.

Ähnliche Verhältnisse, wenn auch nirgends in gleich ausgeprägter Weise, finden sich auch sonst beim Menschen. Auch soll gleich hier erwähnt werden, daß die wechselnde Verbindung der drei genannten menschlichen Extremitäten-Anomalien in weitgehendem Maße ein zoologisches Gegenstück besitzt in den „losen Merkmalskoppelungen“, die besonders bei *Drosophila* genau untersucht worden sind. Auf dieses große, neue Gebiet, dessen Erschließung und systematische Bearbeitung das bleibende Verdienst der Morganschen Schule sein wird, auch dann, wenn sich die cytologische Begründung nicht oder nur zum Teil bestätigen sollte, werde ich unten zurückkommen.

Einen Grenzfall der eben besprochenen Eigenschaftskombinationen haben wir vor uns, wenn eine normalerweise autonome Entwicklungsstörung bei ganz bestimmten Spezies und anscheinend nur bei diesen regelmäßig oder verhältnismäßig häufig mit einem anderen Defekte bestimmter Art verbunden ist, der

1) Mohr u. Wriedt, Carn. Inst. Wash. Publ. 295, 1919.

2) Bauer, l. c., S. 186, 306.

seinerseits ebenfalls als autonomes Merkmal vererbt werden kann. Unter diesen, eine vierte Gruppe bildenden spezifisch begrenzten Merkmalsverbindungen ist am berühmtesten die von Darwin (Var., 25. Kap.) ausführlich besprochene Erscheinung, daß weiße Katzen, wofern sie blaue Augen haben, fast immer, jedoch nicht ausnahmslos, taub sind. Daß es sich hierbei speziell um zwei Entwicklungshemmungen handelt, geht aus der Beobachtung Darwins hervor, daß ganz allgemein Kätzchen während der ersten neun Tage, solange ihre Augen noch geschlossen sind, vollständig taub sind, und daß andererseits ihre Iris während dieser Periode und auch noch einige Zeit nach Öffnung der Augenlider eine blaue Farbe zeigt. Über die näheren phänogenetischen Zusammenhänge der beiden Entwicklungshemmungen ist noch nichts bekannt. Weiterhin ist hier zu nennen die nicht seltene Verbindung des Albinismus der Ratte mit einer Torsion der Kiefer und mit einseitigen Zahnverbildungen¹⁾, sowie die Beobachtung, daß Elsternalbinos „zuweilen“ einen eigentümlich zerschlissenen Schwanz haben²⁾, ein Merkmal das an die Verhältnisse beim Seidenhuhn erinnert.

Gemeinschaftliche genetische Grundlage. Alle hier aufgezählten Zusammenhänge, die wir als große und kleine Konstitutions- und Habitusformen, als fakultative und spezifisch-begrenzte Merkmalsverbindungen unterschieden haben, bilden, äußerlich betrachtet, eine kontinuierliche, durch Übergangsstufen verbundene Reihe. Es soll nun untersucht werden, ob diesen äußeren Ähnlichkeiten Übereinstimmungen wesentlicher Art zugrunde liegen, so daß man von einer gemeinschaftlichen genetischen Basis reden kann. Im Anschluß daran wird uns dann die Frage beschäftigen, welche im Eingang dieses Kapitels gestellt wurde: welche Stellung nehmen die auf der Weckung virtueller Potenzen beruhenden Merkmale im Gesamtgebiet phänotypischer Neuerscheinungen, Verbindungen und Umbildungen ein?

Es handelt sich also darum, für die drei ersten Gruppen von Erscheinungen die gemeinsame genetische Grundlage aufzusuchen (die vierte, weniger wichtige und bisher nur durch wenige Beispiele belegbare Gruppe können wir beiseite lassen).

In der ersten Gruppe ist die habitusartige Gebundenheit einer größeren Anzahl von Merkmalen pathologischer oder auch rein

1) Literaturangaben in: *Aufg. u. Erg.*, S. 164.

2) *Naumann-Hennicke*, *Naturg. Vög. Mitteleur.* 4, S. 77.

rassenmäßiger Natur die am meisten hervortretende Erscheinung, in einigen Fällen kann sogar davon gesprochen werden, daß sämtliche Organe und Funktionen eines Individuums eine vom „normalen“ Zustand abweichende Beschaffenheit besitzen. Schon in dieser Gruppe kann uns aber das Verhältnis entgegentreten, daß eine einzelne Entwicklungshemmung, welche einen regelmäßigen Bestandteil eines derartigen Habitus bildet, auch außerhalb dieses Rahmens vorkommt, wie dies z. B. für die fluktuierende zehnte Rippe gilt. Ob in solchen Fällen autonomes Verhalten und regelmäßig mendelnde Vererbungsweise vorliegt, ist noch nicht bekannt.

Auch in der zweiten Gruppe können wir von habitusartigem Auftreten einer Anzahl von Anomalien reden, es spielt aber eine derselben scheinbar eine herrschende Rolle, jedenfalls stellt sie das auffälligste Merkmal dar. Die nämliche Anomalie kann aber auch in vollständig oder nahezu autonomer Weise vorkommen und dann, wie dies beim menschlichen Albinismus der Fall ist, ein streng mendelndes Verhalten zeigen.

Innerhalb der dritten Gruppe, für welche einige menschliche Extremitäten-Anomalien das beste Beispiel bilden, kommen drei verschiedene Erscheinungsformen vor. Auf der einen Seite können die betreffenden Anomalien unter Verhältnissen auftreten, die auf einen in allgemeinerem Sinne degenerativen Boden hinweisen und an habitusartige Syndrome erinnern, wie z. B. dann, wenn Poly- oder Syndaktylie mit konstitutioneller Epilepsie oder angeborenen Herzfehlern vergesellschaftet sind. Zweitens ist ein gleichartiges Vorkommen von zwei Anomalien in derselben Familie zu beobachten, wobei im allgemeinen die eine Anomalie sich deutlich als dominant-mendelndes Merkmal überträgt und die andere in mehr unregelmäßiger Weise als Begleiterscheinung auftritt, und endlich kommt auch eine isolierte, ausgesprochen autonome Übertragung jeder einzelnen Mißbildung mit deutlicher Mendelscher Spaltung vor.

Bei dem Versuch, alle diese Vorkommnisse miteinander in Verbindung zu bringen, bilden die kleinen Habitusformen und speziell der menschliche Albinismus die gegebene Brücke. Will man seine beiden Hapterscheinungsformen, das autonome und das habitusartige Vorkommen, unter einem Gesichtspunkt zusammenfassen, so sind hier zwei Möglichkeiten vorhanden. Man setzt entweder in der üblichen Weise voraus, daß totaler Albinismus sowohl in hell- wie in dunkelhäutigen Menschenrassen bald da,

bald dort auf Grund einer lokalisierten Änderung des Keimplasmas, also durch Mutation eines bestimmten Gens (des „allgemeinen Farbfaktors“), autonom zustandekommen kann, und man nimmt ferner an, daß sein habitusartiges Auftreten dann erfolgt, wenn das Keimplasma als Ganzes eine bestimmt gerichtete Labilität aufweist, welche sich in verschiedenen Körpervhältnissen und Organsystemen in der Veränderung einer größeren Anzahl von Merkmalen (Taubstummheit, disharmonischer Wuchs usw.) auswirken kann und speziell auch das Auftreten von Albinismus begünstigt (Labilitätshypothese).

Man kann aber das Auftreten von zwei Haupttypen auch so deuten, daß alle Fälle von menschlichem Albinismus dadurch bedingt sind, daß das Keimplasma als solches aus dem normalen Zustand z in einen bis dahin virtuellen Zustand oder, wie man vielleicht sagen kann, virtuellen Idiostatus z^a übergeht, dessen Hapterscheinungsform eben der Albinismus ist. Es werden dann die besonderen äußeren Bedingungen, z. B. die quantitative oder qualitative Beschaffenheit eines von außen kommenden Reizes, zufällige Verhältnisse des Paraplasmas (d. h. der nicht-lebenden Zelleinschlüsse) der Keimzellen und überhaupt alles das, was man mit Siemens und Hanhart als paratypische Individualdisposition bezeichnen kann¹⁾, darüber entscheiden, ob der Keimplasmazustand z^a nur in einer Insuffizienz des Pigmentchemismus oder ob er sich auch sonst noch in einer Reihe von Embryonalzellenlinien und -gebieten, die in der Einflußsphäre der betreffenden Idiostatusänderung gelegen sind, auswirkt, ob also autonomer oder habitusartiger Albinismus zustande kommt (Idiostatus-Hypothese). Beide Fassungen berühren sich bis zu einem gewissen Grade, denn in beiden Fällen wird ja einem Allgemeinzustand des Keimplasmas ein wichtiger Einfluß auf die Aktivierung der Anlage eines speziellen Merkmals zugeschrieben.

Kehren wir von hier aus zunächst wieder zur ersten Gruppe, zu den großen Konstitutions- und Habitusformen, zurück. Vermutlich bestehen zwischen einem Syndrom, wie es der Raynaudsche Status albinoticus oder auch der Mongolismus ist, und den großen Habitusformen nur graduelle Unterschiede: die genetischen

1) Die Manifestation der einzelnen Merkmale könnte auch davon abhängen, ob je nach den besonderen Bedingungen im Laufe der Ontogenese Regulations- und Ausgleichsmechanismen in geringerem oder stärkerem Maße die Entwicklung der einzelnen Eigenschaften beeinflussen.

Grundlagen sind bei letzteren, mag man von einer Labilität des Artplasmas oder von einem Wechsel des Idiostatus sprechen, im wesentlichen wohl die gleichen, wie beim Albinismus oder Mongolismus, auch wird man hier wie dort von einer Begrenztheit oder allgemeinen Richtung sprechen müssen, nur daß eben bei unserer ersten Gruppe der Bereich der Zell-Linien und Zell-Gebiete, welche äußerlich eine Beeinflussung erkennen lassen, im allgemeinen größer ist als z. B. beim Habitus albinoticus und Mongolismus. Ob man ferner bei den großen Habitusformen von einer Erschütterung oder Verwirrung der Gene, einer Genotaraktose¹⁾, sprechen kann, und inwieweit in einigen Fällen die Vielgestaltigkeit der äußeren Erscheinung durch eine primäre, ihrerseits vielleicht genotypisch bedingte Störung des endokrinen Apparates verursacht sein kann²⁾, soll hier nicht weiter besprochen werden. Auf jeden Fall wird man angesichts der Tatsache, daß die verschiedenen Anomalien bald im Verband mit anderen, bald als einzelne mendelnde Merkmale auftreten können, mit den Grundannahmen mendelistischer Betrachtung in Berührung kommen und sich mit ihnen auseinandersetzen müssen. Vielleicht bietet die oben, in der Labilitäts- und in der Idiostatushypothese auslaufende Alternative einen Weg, um bezüglich dieser Frage zu weiterer Klärung zu gelangen.

Daß durch Neuerwerbe während des individuellen, insbesondere während des intrauterinen Lebens Bilder zustande kommen können, die weitgehend übereinstimmen mit wahren, auf erblichen Wegen übernommenen Konstitutionsanomalien³⁾, deckt sich mit dem, was früher (S. 94) über die äußerliche Gleichheit experimentell erzeugter Modifikationen und erblicher Klimavariationen gesagt worden ist, und ist vom Boden der Pluripotenzhypothese aus ohne weiteres verständlich.

Wir wenden uns nun von unserem Ausgangspunkt, von den kleinen Konstitutionen, nach der entgegengesetzten Seite hin und besprechen nochmals kurz die dritte Gruppe von Erscheinungen, die fakultativen Merkmalsverbindungen. Speziell gegenüber dem Verhalten des menschlichen Albinismus ist als etwas Neues der Umstand hervorzuheben, daß mehrere, das gleiche

1) Meirowsky und Leven, Tierzeichnung, Menschenscheckung und Systematisation der Muttermäler. Berlin (Springer) 1921, S. 15.

2) Vgl. besonders C. Hart, Konstitution und endokrines System. Zeitschr. Konstitutionsl. 6, 1920.

3) Vgl. auch Hart, l. c., S. 84.

Organsystem betreffende Anomalien wahrscheinlich mutativer Art in einigen Familien eine nähere Verbindung aufweisen, in anderen Stämmen dagegen, jede für sich, nach dem Mendelschen Modus übertragen werden. Da wohl kaum angenommen werden kann, daß verhältnismäßig seltene Mißbildungen, wie es die Poly-, Syn- und Brachydaktylie sind, immer und immer wieder durch Kreuzung miteinander kombiniert werden (oben wurden allein vier Familien erwähnt, in denen Poly- und Syndaktylie miteinander verbunden sind!), so kann das Nebeneinander-vorkommen und die gemeinschaftliche Übertragung nur so erklärt werden, daß irgendein Verhältnis keimplasmatischer Natur dieser Verknüpfung zugrunde liegt, daß also eine korrelative oder konnektive Bindung vorliegt.

Nun ist aber noch ein zweiter Punkt bemerkenswert. Innerhalb der einzelnen Familien, in welchen zwei solche Anomalien gemeinsam vorkommen, ist die Verbindung wenigstens phänotypisch keineswegs eine feste. Man vergleiche z. B. im Pfitznerschen Stammbaum (S. 110) die drei Kinder des vierten Individuums der dritten Generation oder auch das verschiedene Verhalten der beiden Linien in der Sverdrupschen Familie. Angesichts solcher Schwankungen kommt man auch hier, wo es sich um mehrere, unter anderen Verhältnissen selbständig mendelnde Merkmale handelt, zu dem gleichen Schluß, wie beim Albinismus: eine bestimmt gerichtete Labilität des Artplasmas oder sein unmittelbarer oder abgestufter Übergang vom normalen Zustand zu einem besonderen Idiostatus bildet den Boden, welcher ein Hinter- oder Nebeneinanderauftreten verschiedener, das gleiche Organsystem betreffender Mutationen begünstigt und die Ursache dafür ist, daß in der Embryonalentwicklung — je nach dem Hinzutreten anderer, bis jetzt unbekannter Bedingungen — diese oder jene Zell-Linien oder Zell-Gebiete Entwicklungshemmungen oder andere Entwicklungsstörungen erfahren. Ist die Labilität nur eine geringe oder hat der Idiostatus nur seine unterste Stufe erreicht, so wird vielleicht nur ein einzelnes erbliches Merkmal in Erscheinung treten, bei etwas stärkerer Labilität oder, wenn ein anderer „Substatus“ des betreffenden Idiostatus erreicht ist, kann es zur Entfaltung mehrerer Anomalien kommen.

9. Kapitel.

Anwendung des Habitusbegriffs auf das Drosophila-Problem.

Faktorenaustausch und Koppelungsgruppen bei Drosophila. Wie schon angedeutet wurde (S. 112), liegt es sehr nahe, mit den eben besprochenen Erscheinungen die Verhältnisse bei der Frucht- oder Bananenfliege (*Drosophila melanogaster*) zu vergleichen. Sehen wir uns die von Morgan und seinen Schülern ermittelten Haupttatsachen an. In seinem Werke „Die stofflichen Grundlagen der Vererbung“ wird die Koppelung zweier Merkmale zunächst an folgendem Beispiel demonstriert: wenn eine Fliege mit den zwei rezessiven Mutationsmerkmalen schwarze Körperfarbe und Stummelflügel gekreuzt wird mit einer Fliege vom „wildem Typus“, welche also die dominanten Merkmale graue Körperfarbe und lange Flügel besitzt (1. Kreuzung, Fig. 9), so sind die F_1 -Tiere grau-langflügelig. Wird nun ein F_1 -Männchen zurückgekreuzt mit einem schwarz-stummelflügeligen Weibchen, so entstehen zweierlei Nachkommen: grau-langflügelige und schwarz-stummelflügelige. Offenbar bildet das F_1 -Männchen zweierlei Samenzellen, von denen die einen die Anlagen zu Grau und Langflügelig, die anderen die Anlagen zu Schwarz und Stummelflügelig enthalten, während das zur Rückkreuzung benützte homozygot-rezessive Weibchen natürlich nur Eizellen mit den Anlagen zu Schwarz und Stummelflügelig erzeugen kann. Man könnte nun an die Möglichkeit denken, daß das gemeinschaftliche Vorkommen der beiden Merkmale Schwarz und Stummelflügelig in den gleichen Individuen und vor allem ihre Übertragung durch die gleichen Samenzellen darauf beruht, daß die schwarz-stummelflügelige Rasse durch Mutation einer einzigen, pleiotrop (ditrop) wirkenden, Farbe und Flügelentwicklung gleichzeitig beeinflussenden Erb-

einheit entstanden sei. Indessen legen andere Kreuzungsergebnisse nach Morgan eine zweite Vermutung näher. Es gibt nämlich *Drosophila*-Rassen, welche nur in bezug auf das eine der beiden Merkmale abgeändert sind, also solche, welche graue Farbe mit Stummelflügeln, und solche, welche schwarze Farbe mit Langflügeln vereinigen. Werden nun grau-stummelflügelige und schwarz-langflügelige Individuen miteinander verbunden (2. Kreuzung, Fig. 10), so entstehen wieder F_1 -Nachkommen vom

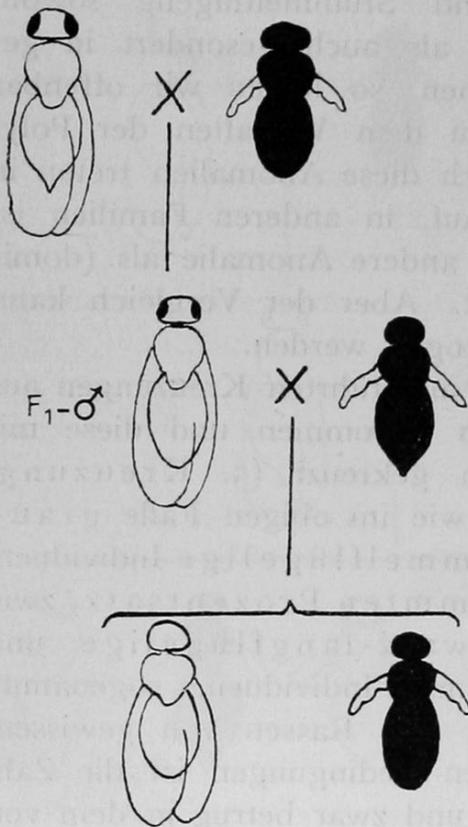


Fig. 9.

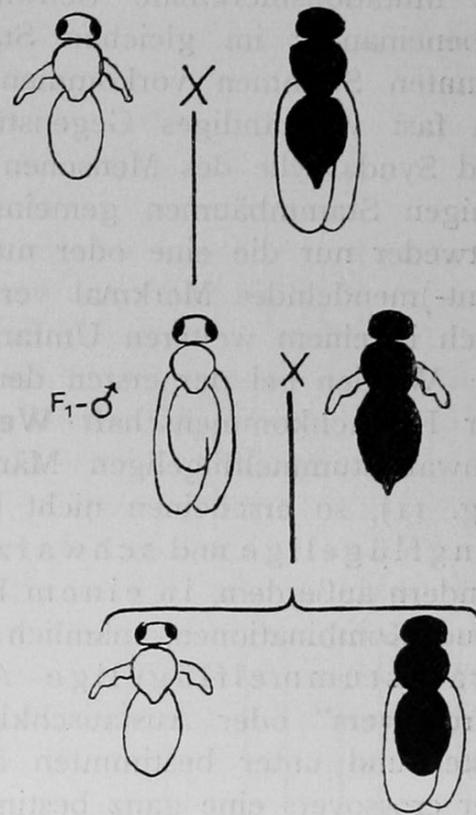


Fig. 10.

wilden Typus. Wenn aber F_1 -Männchen mit schwarz-stummelflügeligen Weibchen zurückgekreuzt werden, so zeigen die abgeleiteten Bastarde ähnlich wie bei der ersten Kreuzung die gleichen Kombinationen wie die Ausgangstiere: es treten grau-stummelflügelige und schwarz-langflügelige Individuen auf, offenbar weil die F_1 -Männchen zweierlei Samenzellen liefern, von denen die einen die Anlagen für Grau und für die Mutation Stummelflügelig, die anderen die Anlagen für die Mutation Schwarz und für Langflügelig führen. Das würde aber, wenn man sich ganz auf den Boden der üblichen Betrachtungsweise stellt, beweisen, daß wenigstens bei dieser zweiten

Kreuzung den Anlagen der Merkmale Schwarz und Stummelflügelig getrennte oder trennbare materielle Substrate zugrunde liegen, daß also die Merkmale durch gesonderte Gene bedingt sein müssen, und daraus kann dann weiterhin geschlossen werden, daß auch bei der ersten Kreuzung die Anlagen der beiden Merkmale nicht identisch, sondern nur „gekoppelt“ sind.

Halten wir zunächst an der Tatsache fest, daß bei *Drosophila* die Mutationsmerkmale Schwarz und Stummelflügelig sowohl nebeneinander im gleichen Stamm, als auch gesondert in getrennten Stämmen vorkommen können, so haben wir offenbar ein fast vollständiges Gegenstück zu dem Verhalten der Poly- und Syndakylie des Menschen. Auch diese Anomalien treten in einigen Stammbäumen gemeinsam auf, in anderen Familien ist entweder nur die eine oder nur die andere Anomalie als (dominant-)mendelndes Merkmal verbreitet. Aber der Vergleich kann noch in einem weiteren Umfang gezogen werden.

Werden bei der ersten der hier angeführten Kreuzungen aus der F_1 -Nachkommenschaft **Weibchen** genommen und diese mit schwarz-stummelflügeligen Männchen gekreuzt (3. Kreuzung, Fig. 11), so erscheinen nicht bloß, wie im obigen Falle grau-langflügelige und schwarz-stummelflügelige Individuen, sondern außerdem, in einem bestimmten Prozentsatz, zwei neue Kombinationen, nämlich schwarz-langflügelige und grau-stummelflügelige Ausnahme-Individuen, sogenannte „crossovers“ oder Austauschklassen. Bei Rassen von gewissem Alter und unter bestimmten äußeren Bedingungen ist die Zahl der crossovers eine ganz bestimmte, und zwar betrug in dem von Morgan als Beispiel angeführten Fall die Zahl der grau-langflügeligen und schwarz-stummelflügeligen Individuen je 41,5 Proz., die der schwarz-langflügeligen und grau-stummelflügeligen crossovers je 8,5 Proz. Zur Erklärung wurde angenommen, daß bei der Bildung der Fortpflanzungszellen im F_1 -Bastarde die Anlagenkomplexe grau-langflügelig und schwarz-stummelflügelig nicht rein voneinander gespalten werden, sondern daß in einer bestimmten Anzahl von Fällen ein Austausch von Anlagen stattfindet. Denkt man sich mit Morgan in den Eimutterzellen (Oocyten I. O.) des Bastard-Weibchens die Anlagen für Grau und Langflügelig in einem der vom grau-langflügeligen Elter übernommenen Chromosomen lokalisiert (Fig. 12 oben), während die Anlagen für Schwarz und Stummelflügelig in dem „homologen“, vom schwarz-stummel-

flügeligen Elter stammenden Chromosom eingeschlossen sind, so werden, wenn sich diese Chromosomen in den Vorstadien der ersten Reifungsteilung einander parallel lagern (konjugieren), in einer gewissen Zahl von Fällen entweder die einander gegenüberliegenden Anlagen von Grau (G) und Schwarz (S) oder die ebenfalls einander gegenüberliegenden Anlagen für Langflügelig (L) und Stummelflügelig (St) miteinander ausgetauscht (Fig. 12, Mitte), so daß die reifen Eier entweder ein Chromosom

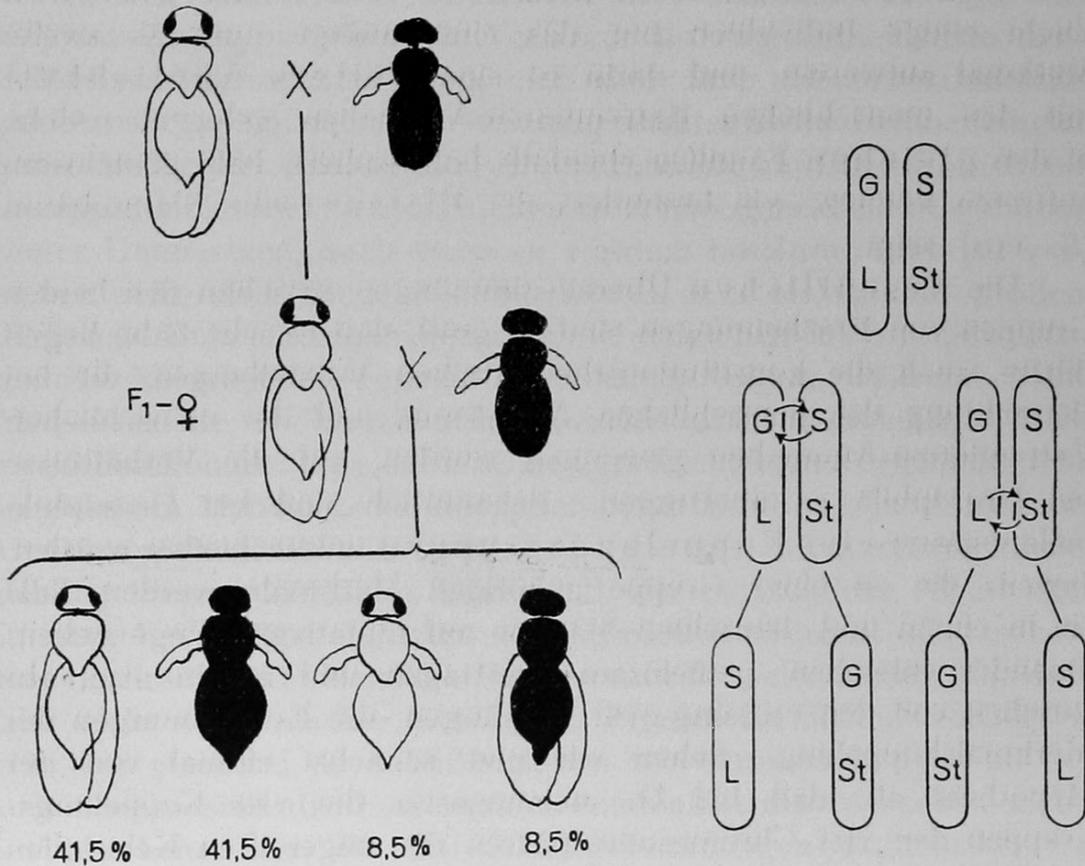


Fig. 11.

Fig. 12.

mit den Anlagen Schwarz und Langflügelig oder ein solches mit den Anlagen Grau und Stummelflügelig erhalten (Fig. 12, unten), während die große Mehrzahl der Eier der Bastard-Weibchen die Anlagenkombinationen der beiden Stammrassen, nämlich entweder Grau-Langflügelig oder Schwarz-Stummelflügelig, in sich schließen. Während also die F₁-Weibchen viererlei Eizellen produzieren, welche, allerdings in sehr verschiedener Häufigkeit, die vier Anlagen in allen möglichen Kombinationen enthalten, erzeugen die schwarz-stummelflügeligen Männchen, mit welchen sie gepaart werden, nur Samenzellen mit den Anlagen Schwarz-

Stummelflügelig, so daß im ganzen viererlei Nachkommen entstehen, welche in den oben angegebenen Zahlenverhältnissen vier Merkmalskombinationen aufweisen.

Fassen wir nun speziell die beiden Mutationsmerkmale Schwarz und Stummelflügelig ins Auge, so zeigen diese im ganzen eine ausgesprochene Koppelung, die auf einen engen keimplasmatischen Zusammenhang der zugrunde liegenden Erbeinheiten hinweist. Wir sehen aber, daß in einzelnen Fällen die beiden Merkmale sich voneinander lösen können, so daß in der gleichen Zucht einige Individuen nur das eine, andere nur das zweite Merkmal aufweisen, und darin ist eine weitere Ähnlichkeit mit den menschlichen Extremitäten-Anomalien gelegen, welche in den gleichen Familien ebenfalls bald isoliert, bald gemeinsam auftreten können, wie besonders der Pfitznersche Stammbaum (S. 110) zeigt.

Die wesentlichen Übereinstimmungen zwischen den beiden Gruppen von Erscheinungen sind so groß, daß es sehr nahe liegen dürfte, auch die konstitutionstheoretischen Vorstellungen, die bei Betrachtung des menschlichen Albinismus und der menschlichen Extremitäten-Anomalien gewonnen wurden, auf die Verhältnisse bei *Drosophila* zu übertragen. Bekanntlich sind bei *Drosophila melanogaster* vier Koppelungsgruppen unterschieden worden. Jeweils die zu einer Gruppe gehörigen Merkmale werden, falls sie in einem und demselben Stamme auf mutativem Wege nebeneinander entstehen, gemeinsam übertragen und zeigen also, abgesehen von den crossing-over-Vorgängen, die Erscheinungen der Merkmalskoppelung. Sehen wir nun zunächst einmal von der Hypothese ab, daß bei *D. melanogaster* die vier Koppelungsgruppen den vier Chromosomenpaaren der ungerreifen Keimzellen entsprechen, daß also die Veränderungen, die innerhalb einer Koppelungsgruppe vorkommen, durch Substanzbewegungen bedingt sind, die innerhalb des betreffenden Chromosomenpaares vor sich gehen, so wird man vielleicht sagen können, daß dem Artplasma von *D. melanogaster* vier Hauptrichtungen der Artplasmalabilität oder auch vier virtuelle Idiostatus zukommen (vgl. S. 115, 117). Geht nun z. B. das Artplasma vom normalen oder „wildem“ Status in denjenigen, bis dahin virtuellen Idiostatus über, welcher sich mit Morgans zweiter Koppelungsgruppe deckt, und den wir kurz Idiostatus secundus nennen wollen, so wird entweder die Mutation Schwarz oder die Mutation Stummelflügelig oder beide zusammen oder eine dieser Mutationen

in Verbindung mit anderen, zum gleichen Idiostatus gehörigen Mutationen (z. B. Schwarz in Verbindung mit Purpurauge, gekrümmten Flügeln, netzigem Flügelgeäder und Thoraxflecken) auftreten können, ebenso wie in verschiedenen menschlichen Familien bald Polydaktylie allein, bald nur Syndaktylie, bald beide gemeinsam, bald Kombinationen mit anderen Anomalien gefunden werden.

Man könnte gegen diesen Vergleich einwenden, daß bei *Drosophila* beim Zusammentreffen von mehreren, zur gleichen Koppelungsgruppe gehörigen Varianten im allgemeinen klare Erblichkeitsverhältnisse auftreten, und daß auch die Ausnahmefälle zahlenmäßig gefaßt werden können, während die Erscheinungen beim Menschen diese sozusagen astronomische Übersichtlichkeit wenigstens bis jetzt vermissen lassen. Phänogenetisch würde aber dieser Unterschied, auch wenn er wirklich bestände, leicht zu verstehen sein. Bei *Drosophila* handelt es sich sicher zum großen Teil um Entwicklungshemmungen einfacher Art, die demgemäß Neigung zu reiner Spaltung zeigen, während beim Menschen die in Betracht kommenden Merkmale infolge ihrer zweifellos komplexeren entwicklungsgeschichtlichen Ursachen nicht in gleichem Maße eine phänotypische und vererbungsgeschichtliche Unabhängigkeit aufweisen können, wie die Mutationsmerkmale der Tauflicge. Allerdings kann z. B. der menschliche Albinismus in manchen Fällen als autonom bezeichnet werden, aber schon das regelmäßige Fehlen der Fovea centralis weist darauf hin, daß hier nicht ein einfacher Defekt des Pigmentchemismus vorliegt¹⁾, wie dies etwa bei der Weißäugigkeit von *Drosophila* der Fall ist, und ebenso sind die Extremitäten-Anomalien des Menschen nicht im gleichen Sinne als Entwicklungshemmungen einfachster Art zu bezeichnen, wie z. B. die Stummel- und Miniaturflügel von *Drosophila*. Bei der engen Verbindung zwischen entwicklungs- und vererbungsgeschichtlichem Geschehen kann es also nicht wundernehmen, daß nur in den großen Zügen eine Übereinstimmung zwischen den Vererbungserscheinungen bei *Drosophila* und beim Menschen hervortritt, auch ist es nur natürlich, daß beim Menschen bis jetzt genauere zahlenmäßige Angaben fehlen. Daß

1) Die Zusammenhänge zwischen Albinismus und Foveadefekt sind unbekannt. G. Fritsch hält letzteren für eine (? in der Phylogenese) unter dem biologischen Einfluß des Lichtes entstandene Hemmungsbildung; die mangelnde Ausbildung der Fovea soll ihrerseits nach Wolfram und Seefelder den Nystagmus bedingen. Vgl. Elschnig, l. c.

aber zwischen beiden Erscheinungsgruppen dennoch irgendwelche Zusammenhänge bestehen, dürfte kaum zu bezweifeln sein. Denn wenn auf zwei Nachbargebieten naturwissenschaftlicher Forschung weitgehende Übereinstimmungen vorliegen, die sich nicht bloß auf die Einzelercheinungen selbst, sondern auch auf deren gegenseitiges Verhältnis und ihre Kombinierbarkeit beziehen, so wird man guten Grund zu der Annahme haben, daß die Ähnlichkeit nicht bloß eine äußerliche ist.

Es sind oben die fakultativen Merkmalsverbindungen bezüglich ihres phänotypischen Verhaltens an die „kleinen“ und „großen“ Habitus- oder Statusformen angereicht worden. Terminologisch sollte das Vorhandensein engerer Beziehungen darin zum Ausdruck kommen, daß die den fakultativen Merkmalsverbindungen zugrunde liegenden Idioplasmazustände als Idio-„Status“ bezeichnet wurden.

Was nochmals die Befunde bei *Drosophila* betrifft, so wird man vielleicht um so eher geneigt sein, auch sie diesem größeren Kreis von Zusammenhängen einzuordnen und den Habitus- oder Statusbegriff auf sie anzuwenden, wenn man sich daran erinnert, daß ja auch bei Insekten Merkmalskomplexe von habitusartigem Charakter vorkommen. Es sei nur an die oben (S. 26, 39f.) beschriebene Cychrisation der Carabiden erinnert. Wohl fehlen hier vererbungsgeschichtliche Beobachtungen, aber das gleiche gilt ja im wesentlichen auch für die großen Habitusformen des Menschen und für diese kann an einem engen Zusammenhang mit den erbanalytisch zugänglichen Merkmalskomplexen, z. B. mit den Verbindungen von Extremitätenanomalien, kaum gezweifelt werden. Schließlich sei bemerkt, daß ja auch Morgan selbst wiederholt Äußerungen getan hat, die in die gleiche Richtung weisen, so wenn er hervorhebt, daß jeder Wechsel im Keimplasma Wirkungen sehr vielfacher Art im Körper hervorruft, daß z. B. die weißen Augen nur eines der charakteristischen Merkmale der weißäugigen *Drosophila*-Rasse bilden, und daß diese außerdem eine reduzierte Zeugungsfähigkeit und eine geringere Lebenskraft als die wilde Fliege besitzt; ferner, wenn er ganz allgemein sagt, daß das Merkmal, welches wir wählen, um einen Einzelfall zu verfolgen, lediglich das sichtbarste oder bei der Identifizierung am meisten in die Augen fallende oder auch bequemste Charakteristikum bildet; oder schließlich, wenn er sagt, daß das ganze Keimplasma bei der Entstehung eines jeden Körperteiles tätig ist¹⁾.

1) Morgan-Nachtsheim, 1921, S. 203, 205, 207.

Zum Schluß sei noch ein spezielles, von Morgan¹⁾ gegebenes Beispiel angeführt. Zwei *Drosophila*-Spezies, *D. melanogaster* und *funnebris*, haben beide die zum *Idiostatus primus* gehörige Mutation „gekerbte Flügel“ (*notch*) hervorgebracht. Für diese Mutation ist aber nicht bloß die Einkerbung des hinteren Flügelrandes charakteristisch, sondern auch eine Verdickung der zweiten und fünften Flügelader, Ungleichmäßigkeiten der Haarreihen auf dem Thorax und eine rezessive Letalwirkung. Auch ist häufig eine Reduktion der Augen und eine Verdoppelung der vorderen Borsten auf dem Skutellum zu beobachten. Es ist hier zu beachten, daß wenigstens das Merkmal gegabelte Borsten (*forked*), das hier im Rahmen eines Habitus vorkommt, und ebenso eine ganze Anzahl von Letalfaktoren auf gesonderte Erbinheiten zurückgeführt werden, weil sie, wie es scheint, gelegentlich auch für sich allein vorkommen. Es tritt demnach auch hier ähnlich wie bei den menschlichen Extremitäten-Anomalien die Erscheinung zutage, daß Eigenschaften einerseits im engsten Verband mit anderen auftreten, andererseits den Charakter von selbständigen Merkmalen haben können.

Zwischenbemerkungen über Chromosomendifferenzierung. Wie bereits angedeutet, hat Morgan aus dem Umstand, daß bei *Drosophila melanogaster* einerseits auf erbanalytischem Wege vier Koppelungsgruppen nachgewiesen werden können, andererseits in den Keimmutterzellen vier Chromosomenpaare ungleicher Größe vorhanden sind, die Folgerung gezogen, daß je ein Chromosomenpaar das materielle Substrat für die Erbinheiten einer Koppelungsgruppe darstellt. Die Richtigkeit oder Unrichtigkeit dieser Ansicht kann wohl endgültig erwiesen werden, wenn sehr zahlreiche, auch in cytologischer Hinsicht günstige Objekte so genau analysiert werden, wie die verschiedenen, mit abweichenden Chromosomengarnituren ausgestatteten *Drosophila*-Spezies und die durch Baur's Untersuchungen berühmt gewordenen Löwenmäulchen (*Antirrhinum*). Nicht alle bisherigen, speziell bei *Drosophila* gewonnenen Ergebnisse lassen sich ohne weiteres mit dieser Annahme in Einklang bringen²⁾, aber daß Beziehungen irgendwelcher Art hier wirklich vorliegen, wird durch das Vorhandensein solcher Schwierigkeiten noch nicht widerlegt.

Obwohl nun gerade die cytologische Seite der Morganschen

1) l. c., S. 234.

2) Vgl. die Untersuchungen von Metz bei *Drosophila willistoni*, Annual Rep. Dep. Genetics Carn. Inst. Wash. 1921.

Lehre große Schwächen zeigt¹⁾, so würde ich doch kein grundsätzliches Bedenken tragen, der Morganschen Schule auf diesem ersten vererbungscytologischen Schritte, nämlich in der Parallelsetzung der vier Koppelungsgruppen und der vier Chromosomenpaare, zu folgen. Denn wenn wirklich die alte Rabl-van Beneden-Boverische Lehre von der Individualität der Chromosomen, auf welcher beinahe alle vererbungscytologischen Vorstellungen aufgebaut sind, richtig ist, so ist es nur konsequent, wenn man im Hinblick auf das in der ganzen Organismenwelt gültige Prinzip der Arbeitsteilung eine funktionelle Verschiedenheit der Chromosomen von vornherein für wahrscheinlich hält²⁾, und man wird dann auch die Möglichkeit zugeben müssen, daß Beziehungen ähnlich den von Morgan angenommenen bestehen.

Zunächst ist allerdings die Frage aufzuwerfen, ob eine Chromosomendifferenzierung für sämtliche Organismen in gleichem Maße anzunehmen ist. Sehr unwahrscheinlich ist das Vorhandensein einer solchen Differenzierung jedenfalls bei den Radiolarien mit ihren 1200 bis 1600 fadenförmigen Chromosomen, die im übrigen genau die gleichen Bauverhältnisse und Formveränderungen, insbesondere die nämlichen Überkreuzungen zeigen, wie die diakinetischen Chromosomen etwa der Haifische und Kopepoden. Auch bei Vielzelligen mit einer sehr großen Anzahl von Chromosomen, wie z. B. bei den parthenogenetischen Salinenkrebsechen (*Artemia salina*) von Odessa und Capodistria mit ihren 84 bzw. 168 Chromosomen wird man zunächst Bedenken tragen, an qualitative Verschiedenheiten bestimmter Art zu denken. Indessen sind gerade hier, wie wir gleich sehen werden, die Schwierigkeiten für eine solche Annahme nicht besonders groß.

In höherem Maße als die sehr hohen Zahlen scheint mir das regelmäßige Vorkommen ganz bestimmter Zahlen in sehr verschiedenen Organismengruppen der Annahme ernstliche Hindernisse in den Weg zu legen, daß bei allen Organismen eine qualitative Verschiedenheit der Chromosomen in gleichem Maße besteht. Schon vor vielen Jahren habe ich auf die Schwierigkeiten hingewiesen, die der Vorstellung entgegenstehen, daß die Eigenschaftsanlagen so verschiedener Formen, wie z. B. der Wein-

1) Vgl. auch Stieve, Erg. An. u. Entw.-Gesch. 24, 1922.

2) Allg. Vererb., 3. Aufl., S. 349; Einf. mend. Merkm., Genetica 4, 1922, S. 226.

bergsschnecke (*Helix*), der Feuerwanze (*Pyrrhocoris*), des Feuersalamanders und der Lilie und, wie man jetzt hinzufügen kann, auch des Menschen¹⁾ jedesmal auf die gleiche Zahl von Chromosomen, nämlich auf 24, verteilt sein sollen. Wie würde es auch zu erklären sein, daß gerade die Zahlen 12, 16, 24 so häufig wiederkehren? Wird man hier nicht zu der Vermutung geführt, daß die Zahl der Chromosomen ursprünglich, ohne zunächst eine spezielle entwicklungsphysiologische Bedeutung zu haben, unmittelbar bestimmt war durch die stereochemischen Verhältnisse des Artplasmas, so wie vielleicht die Fünffzahl der Glieder der Dikotylen- und die Dreizahl derjenigen der Monokotylenblüte?

Im Hinblick auf unseren Gegenstand möchte ich hier ganz kurz, in teilweiser Wiederholung früherer Äußerungen, aber ohne auf eine nähere Begründung einzugehen, einige Ansichten über die Phylogenie des Chromosomen-Mechanismus zusammenstellen. Nehmen wir an, es seien die Zahlen 6 und 8 diejenigen gewesen, die in den verschiedenen Organismengruppen aus stereochemischen Gründen bei den Teilungsakten der Kernsubstanz am häufigsten vorkamen und die Basis für die Ausbildung einer Chromosomen-Individualität gebildet haben, so konnte zunächst, vielleicht im Zusammenhang mit einer Vergrößerung der Zellen, auf irgendeine Weise²⁾ eine Erhöhung der Zahl 6 auf 12 und 24 oder der Zahl 8 auf 16 und 32 (oder auch auf 24)³⁾ stattfinden. Es lagen dann drei verschiedene Entwicklungsmöglichkeiten vor, die zum Teil innerhalb der nämlichen Organismengruppe realisiert wurden: entweder wurden die Zahlen in geometrischer Progression immer weiter erhöht, so daß „triploide“, „tetraploide“ und „polyploide“⁴⁾ Formen entstanden,

1) Neben der Zahl 24 werden neuerdings wieder für die Somazellen des Menschen 48, für die Spermatogonien 46 plus ein ungleiches Paar oder auch 47 Chromosomen angegeben. Vgl. Painter, *J. exp. Zool.* 37, 1923; Oguma und Kihara, *Arch. Biol.* 33, 1923; sowie Grosser, *Verh. Anat. Ges.* 1921, und Gutherz, *Zeitschr. ind. Abst.* 27, 1921.

2) Vgl. die Arbeiten von H. Winkler (z. B. *Zeitschr. Bot.* 8, 1916) und C. Artom (*Intern. Rev. Hydrobiol.* 11, 1923), sowie zum ganzen Gegenstand die Untersuchungen von Blakeslee und Belling an *Datura Stramonium* (*Journ. Her.* 15, 1924, und a. a. O.).

3) Nach Untersuchungen, die Christow in meinem Institute ausgeführt hat, kommen bei verschiedenen Tabak-Arten nebeneinander die haploiden Zahlen 8 und 24 vor.

4) Es ist ohne weiteres klar, daß die Ausdrücke triploid und tetraploid nur relativer Natur sein können und im einzelnen Fall stets auf

oder es konnte unter paarweiser Verschmelzung je zweier Chromosomen oder auf irgendeinem anderen Wege die geometrische Reihe in umgekehrter Richtung durchlaufen werden, so z. B. in der strenuus-virdis-Gruppe der Gattung Cyclops ($[22]-18-12-6$), oder es hat drittens ein allmählicher Abbau einzelner Chromosomen stattgefunden, wobei diese das Durchgangsstadium von „Mikrochromosomen“ (m) durchschritten und schließlich gänzlich verschwanden, so z. B. in der fuscus-serrulatus-Gruppe der Gattung Cyclops (14, $12+2m$, $12+1m$, $10+1m$). Vorgänge der letzteren Art dürften die hauptsächlichste Basis der funktionellen Differenzierung der Chromosomen bilden, so wie z. B. bei metamer gegliederten Tieren (Ringelwürmern, Gliederfüßlern, Wirbeltieren) Hand in Hand mit der Verringerung der Segmente eine zunehmende Arbeitsteilung und morphologische Spezialisierung zu gehen pflegt. Sehr bemerkenswert ist das bei Pflanzen und Tieren so häufige Vorkommen der Zahl 7 und ihrer Vielfachen (Oenothera, Triticum, Rosa, Hemipteren). Die Zahl 7 stellt offenbar die erste Stufe im Abbau der Achterreihe dar, wie denn auch in nicht wenigen Fällen in derselben Gattung oder Familie die Zahlen 7 und 8, bzw. Vielfache von 7 und 8 nebeneinander vorkommen. Aus diesem Grunde sind auch, wie schon oben angedeutet wurde, die großen Zahlen 42, 84, 168, die in der Gattung Artemia vorkommen, kein Hindernis, eine qualitative Differenzierung der Chromosomen anzunehmen, da es sich hier durchweg um Vielfache der Zahl 7 handelt.

Sehr konstante Unterschiede in der Chromosomengröße, wie sie z. B. bei Drosophila nachgewiesen sind, bedeuten offenbar eine höhere Stufe der Differenzierung. Vielleicht kann man auch folgendes sagen²⁾: während die polychromosomalen Gruppen, vor allem die Radiolarien, dann aber auch Gruppen mit einer größeren, aber regelmäßigen Zahl, z. B. 24, möglicherweise im ganzen noch gleichwertige Chromosomen besitzen, also homochromosomal sind (Radiolarien- und Salamandratypus), ist in poikilochromosomalen Gruppen mit einer infolge sukzessiven Abbaues von Art zu Art wechselnden Chromosomenzahl der Differenzierungsprozeß vermutlich erst im Gange

einen bestimmten Punkt der geom. Reihe, nämlich auf die diploide Chromosomenzahl einer bestimmten Art oder Rasse bezogen werden.

1) Nach den Untersuchungen meines Schülers H. Braun (Arch. Zellf. 3, 1909); vgl. Allg. Vererb., 3. Aufl., S. 93, Fig. 60.

2) Allg. Vererb., S. 373.

(Kopepodentypus), während er in oligochromosomalen Gruppen mit sehr geringer Chromosomenzahl mehr oder weniger schon durchgeführt ist (Drosophilatypus). Es ist hier ergänzend hinzuzufügen, daß nach dem obigen ein Chromosomenabbau und eine Chromosomendifferenzierung auch mit ausgeprägter Polyploidie verbunden sein kann (Artemiatypus). Welche Erscheinung dabei als primär zu betrachten ist, kann natürlich nicht gesagt werden. Bemerket sei noch, daß Anschauungen dieser Art bis jetzt nur wenig Boden gewonnen haben, nur bei Gates habe ich die Ansicht gefunden, daß der Grad der Differenzierung bei den verschiedenen Organismen wahrscheinlich variiert, und daß er im allgemeinen bei den Tieren größer ist als bei den Pflanzen¹⁾.

Welches ist nun die Bedeutung der qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen? Seitdem die Beobachtung von Sutton (1903) u. a., daß in manchen Fällen die Chromosomen der Keimzellen der Größe nach paarweise in einer Reihe angeordnet werden können, mit Boveris Hypothese von der qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen-Individuen (1904) in Verbindung gebracht und damit die Möglichkeit gegeben wurde, speziell die unabhängigen Merkmalsspaltungen bei dihybriden Kreuzungen zu erklären, und insbesondere seit die Morgansche Schule die Hypothese zu begründen versucht hat, daß die Erbinheiten der einzelnen Mutationsmerkmale an ganz bestimmten Stellen bestimmter Chromosomen-Individuen lokalisiert sind, hat sich bei einer großen Anzahl von Forschern eine feste Assoziation zwischen Chromosomenverschiedenheit und Mendelscher Spaltung gebildet. Es kann aber kaum ein Zweifel darüber bestehen, daß, wenn wirklich qualitative Unterschiede zwischen den Chromosomen vorhanden sind, die Herausbildung solcher Differenzierungen ursprünglich eine viel allgemeinere entwicklungs- und stoffwechselphysiologische Bedeutung haben mußte. In der Tat weisen einige Beobachtungen mit großer Bestimmtheit darauf hin, daß die von Art zu Art zu verfolgenden Veränderungen in der Chromosomenzahl und -form, also wohl auch die damit verbundenen Veränderungen funktioneller Natur, in Verbindung stehen mit den großen Änderungen des Habitus, auf welchen die Artumwandlungsvorgänge beruhen, und daß alle Zusammenhänge, welche etwa zwischen Chro-

1) Ann. Bot. 37, 1923.

mosomendifferenzierung und Mendelscher Spaltung nachgewiesen werden können, nur als Folge- oder Begleiterscheinungen jener allgemeineren Beziehungen angesehen werden können. Es scheint mir nicht unnötig zu sein, dies hier besonders zu betonen. Denn nehmen wir für einen Moment an, daß die „vierten“ Chromosomen von *Drosophila* wirklich, wie die Morgansche Schule lehrt¹⁾, die Träger der Erbeinheiten für gebogene Flügel und Augenlosigkeit sind, so dürfte allerdings niemand im Ernste daran gedacht haben, daß die Differenzierung dieser kleinen, runden Chromosomen zu dem Zwecke vor sich gegangen sei, um geeignete Vehikel für die Gene „bent“ oder „eyeless“ zu bilden. Aber ich habe es andererseits auch noch nirgends, soweit mir die Literatur zur Verfügung steht, ausdrücklich erwähnt gefunden, daß die Größendifferenzen der Chromosomen von *Drosophila* eine allgemeinere, mit dem spezifischen Entwicklungsmechanismus und Stoffwechselmechanismus zusammenhängende Bedeutung haben und daß in unserem speziellen Fall die vermuteten Beziehungen zu den Genen bent und eyeless nur einen Ausfluß oder eine Nebenwirkung jener allgemeinen Funktionen bilden können.

Für die Ansicht, daß die Differenzierung der Chromosomen mit den Artbildungsvorgängen im Zusammenhang steht, scheint mir hauptsächlich die Beobachtung zu sprechen, daß in der Gattung *Cyclops*, speziell in der fuscus-serrulatus-Gruppe, der Abbau der Chromosomenzahl und das Auftreten von Mikrochromosomen offenbar parallel läuft mit der morphologischen Differenzierung, wie sie sich z. B. in der zunehmenden Rudimentation des fünften Fußpaares äußert. Erwähnt sei auch, daß bei der Nonne (*Liparis monacha*) besonders im männlichen Geschlecht die Neigung vorhanden ist, daß vier von den 31 (diploiden) Chromosomen der Keimmutterzellen sich zu einem Sammelchromosom vereinigen, und daß andererseits nach Standfuß bei einem bestimmten, in der Gegenwart sich vollziehenden Artumbildungsprozeß ebenfalls wieder das männliche Geschlecht vorangeht, so daß auch hier an einen Zusammenhang zwischen Chromosomendifferenzierung und Artbildung gedacht werden kann²⁾.

1) Vgl. hierzu auch C. B. Bridges, Proc. Nat. Ac. Sci. 7, 1921, S. 186.

2) Seiler und Haniel, Zeitschr. ind. Abst. 27, 1921, S. 95. Eine Parallele zu der nur fakultativen Entstehung eines Sammelchromosoms, wie sie uns bei der Nonne entgegentritt, bilden die Befunde, welche meine Schüler Matscheck u. Heberer bei dem Kopepoden *Diaptomus*

Auch in den Fällen, in welchen die Chromosomenzahlen nahe verwandter Formen die Glieder einer geometrischen Reihe bilden, können die Zahlen bei den einzelnen Rassen einer Art oder bei den Arten einer Gattung derart verteilt sein, daß ein Zusammenhang zwischen der Chromosomenzahl und den Artbildungsprozessen wahrscheinlich ist, sei es daß die Artumwandlung mit einer progressiven Veränderung der Zahl, also mit einem Übergang von diploiden zu tetraploiden und oktoploiden Formen oder umgekehrt mit einem sprungweisen Abbau polyploider Formen parallel geht. Letzteres ist ohne Zweifel in der strenuus-viridis-Gruppe der Gattung Cyclops der Fall (s. oben), wo der Zahlenreihe 22 (wohl durch Abbau aus 24 entstanden) —18—12—6 auch wieder eine Folge von Rudimentierungsstufen des 5. Fußpaares entspricht. Auf welche Weise allerdings die beiden in der Gattung Cyclops vorkommenden Typen einer Zahlverminderung: die mehr kontinuierliche, durch das Auftreten von Mikrochromosomen charakterisierte Differenzierung und der sprungweise, entlang einer geometrischen Reihe erfolgende Abbau miteinander zusammenhängen, und wie es zu verstehen ist, daß beide Typen mit demselben morphologischen Rückdifferenzierungsprozesse Hand in Hand gehen, ist vorläufig noch ungeklärt. Auch bei den Rosen, deren Chromosomenzahlen der geometrischen Reihe 7, 14, 21, 28 angehören, scheinen Beziehungen zwischen Chromosomenzahl und Artbildung zu bestehen. Nach Täckholm¹⁾ sind nämlich die asiatischen wärmeliebenden Formen niedrigchromosomig mit der haploiden Zahl $x = 7$, die zirkumpolaren, bis ins arktische Gebiet reichenden Cinnamomeae weisen die Zahlen $x = 7, 14, 21$ und 28 auf, während man bei der am höchsten nach Norden verbreiteten *Rosa acicularis* den Wert $x = 28$ findet.

Mit der Annahme, daß die Veränderung der Chromosomenzahl und die damit verbundene Differenzierung einzelner Chromosomen mit den Artumwandlungsprozessen in Verbindung zu bringen ist, steht auch die gutbegründete Anschauung in bestem Einklang, daß wenigstens in einigen Organismengruppen die Bestimmung

castor gemacht haben. Während bei der württembergischen Form drei Chromosomen der 1. Reifungsteilung zu einem Ring verbunden sind, findet man bei Tieren aus der Umgebung von Halle sämtliche Chromosomen isoliert.

1) Acta Hort, Bergiani 7, Upps. 1922, S. 244.

des Geschlechtes, d. h. die Entscheidung darüber, ob in einem Keime die männlichen oder weiblichen primären und sekundären Geschlechtscharaktere zur Entfaltung kommen, mit den Chromosomenverhältnissen der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen aufs engste verknüpft ist. Denn da die primären und auch die meisten sekundären Geschlechtscharaktere, was ihre komplexe Entwicklung, ihre vielfach kontinuierliche stammesgeschichtliche Differenzierung und vor allem ihren ausgesprochen adaptativen Charakter anbelangt, den eigentlichen Artmerkmalen viel näher stehen als den meist einfachverursachten, mutativ auftretenden und biologisch indifferenten oder leicht degenerativen Rassenmerkmalen, so würde es leicht verständlich sein, wenn Geschlechts- und Speziesmerkmale auch darin übereinstimmen, daß sie enge Beziehungen zur Chromosomendifferenzierung aufweisen. Näher auf die Frage der Geschlechtschromosomen einzugehen, ist hier nicht erforderlich, nur so viel sei hervorgehoben, daß man sich auf keinen Fall vorzustellen hat, daß in den sogenannten Geschlechtschromosomen die Gesamtheit der Erbinheiten für sämtliche primären und sekundären Geschlechtscharaktere eingeschlossen ist, vielmehr wird man, wenn wirklich diese Chromosomen eigentliche „Geschlechtsbestimmer“ sind und nicht bloß einen Index für die durch andere Faktoren bewirkte Geschlechtsbestimmung der Keimzellen darstellen, nur eine Möglichkeit in Rechnung ziehen dürfen. Man wird die von den Geschlechtschromosomen ausgehende Wirkung, mag es sich um enzymartige Stoffe oder um Erregungen anderer Art handeln, sicher nur als auslösende Agentien betrachten dürfen, die in alternativer Weise entscheiden, in welcher Richtung sich eine schon vorhandene Bipotentialität des Artplasmas geltend macht¹⁾.

Idiostatus, Chromosomen-Differenzierung und Koppelungsgruppen. Es ist oben versucht worden, die zurzeit im Vordergrund des vererbungstheoretischen Interesses stehenden Koppelungsgruppen bei *Drosophila* zu den fakultativen Merkmalsverbindungen und damit indirekt zu den kleinen und großen Konstitutions- und Habitusformen, die ein zentrales Problem der menschlichen Konstitutionsforschung bilden, in Beziehung zu setzen. Sodann sind wir der Frage näher getreten, wie diese Auffassung mit den Chromosomentheorien der Vererbung in Ein-

1) Stud. Mendel. Brünn 1922, S. 80.

klang gebracht werden kann, wenn man einerseits mit Morgan annimmt, daß die vier Koppelungsgruppen von *Drosophila* den vier Chromosomenpaaren entsprechen, und wenn man auf der anderen Seite einige allgemeinere, die Chromosomen betreffenden Ergebnisse in stärkerem Maße heranzieht, als dies in der vererbungszytologischen Literatur zu geschehen pflegt.

Es soll nun an die These angeknüpft werden, daß die Chromosomendifferenzierung in irgendeiner Weise mit der Artbildung verbunden ist. Offenbar ist dann anzunehmen, daß bei der in der Stammesgeschichte sich vollziehenden Arbeitsteilung und qualitativen Umbildung der Chromosomen das Artplasma der einzelnen Chromosomen nur insoweit abgeändert wird, als dies mit ihren speziellen, bei der ontogenetischen Entfaltung des Gattungs- und Arttypus wirksamen stoffwechselphysiologischen Funktionen zusammenhängt, daß aber die Substanz dieser Chromosomen nach wie vor „Artplasma“ sei, ebenso wie auch die beiden Hauptdifferenzierungen des Protoplasmas, das Kern- und das Zellplasma, wahrscheinlich nur ernährungsphysiologische Varianten des Artplasmas sind (S. 86). Wir wollen die mit der Arbeitsteilung zusammenhängende konstitutionelle Besonderheit eines Chromosoms sein allgemein-entwicklungsphysiologisches Moment nennen.

Da also die Chromosomen infolge der Arbeitsteilung nach gewissen Richtungen hin verschieden sind, so werden diejenigen, im ganzen noch vollkommen unbekannt, vermutlich durch Stoffwechseländerungen übermittelten Reize, auf welchen die Entstehung mutativer Abänderungen des Artplasmas beruht, auf die einzelnen Chromosomen eine verschiedene Wirkung ausüben. Vielleicht werden dabei alle Chromosomen abgeändert, aber nur einige infolge ihres besonderen allgemein-entwicklungsphysiologischen Momentes in so starkem Maße, daß diese Abänderung in der Ontogenese bei der Entfaltung der Gattungs- und Speziescharaktere zur Geltung und Auswirkung kommt. Vielleicht wird aber auch — und damit lehnen wir uns wieder an die übliche Auffassung an — durch bestimmte Reize überhaupt nur ein einzelnes Chromosomenpaar, bzw. ein einzelnes Chromosom beeinflusst. Es könnte dies dann in der Weise geschehen, daß wie die Mehrzahl der Biologen und speziell die Morganschule annimmt, ein bestimmtes, streng lokalisiertes Teilchen des betreffenden Chromosoms abgeändert wird (Fig. 13 a oder b), für wahrscheinlicher möchte ich es aber halten,

daß jedes einzelne Chromosom aus einer großen Zahl von gleichartigen Biomolekülen zusammengesetzt ist und daß die Konstitution sämtlicher Biomoleküle in gleicher Weise durch die Abänderung betroffen wird (Fig. 13 c). Auf alle Fälle kann man sagen, daß das Chromosom aus seinem normalen Artplasmazustand in einen neuen Zustand übergeht. Quantitativ und qualitativ verschiedene Reize werden vermutlich auf das einzelne Chromosom etwas verschiedene Wirkungen ausüben, also etwas verschiedene Zustände schaffen, aber alle diese Zustände werden untereinander enge Beziehungen zeigen, da sie durch das allgemein-entwicklungsphysiologische Moment des betreffenden Chromosoms regiert werden, also innerhalb eines gewissen Rahmens liegen müssen. Man kann, unter Benützung der oben (S. 115) vorgeschlagenen Terminologie, die Gesamtrichtung, in welcher

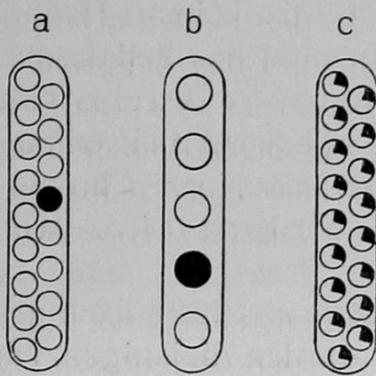


Fig. 13.

sich die Abänderungen eines bestimmten Chromosoms kraft seines allgemein-entwicklungsphysiologischen Momentes bewegen, als den chromosomalen Abänderungsbereich oder Idiostatus bezeichnen und speziell bei *Drosophila* von einem Idiostatus primus, secundus usw. sprechen, je nachdem ein Chromosom des Paares I, II usw. von der Abänderung betroffen ist. Jeder Idiostatus schließt gewissermaßen ein ganzes Bündel von Entwicklungspotenzen in sich: welche von ihnen schließlich

aktiviert und manifest werden, hängt von der quantitativen oder qualitativen Beschaffenheit der Reize oder von einem der anderen, oben (S. 115) aufgezählten Faktoren ab.

Während also bei der Entwicklung der „normalen“ oder „wilden“ Form die unabgeänderten Chromosomenpaare harmonisch zusammenwirken, so daß der normale Status ferus zustande kommt, werden bei der Abänderung eines bestimmten Chromosomenpaares oder Einzelchromosoms im werdenden Organismus je nach den besonderen Bedingungen einzelne oder mehrere Potenzen aus dem betreffenden Anlagenbündel geweckt, d. h., entwicklungsgeschichtlich ausgedrückt, bestimmte Zellensorten oder Zellenlinien in bestimmter Weise beeinflußt und dadurch die Gesamtentwicklung des Organismus nach bestimmten Richtungen hin gestört oder abgebogen.

Wird z. B., um ein früher (S. 122) benutztes Beispiel zu wiederholen, speziell ein Chromosom des zweiten Paares abgeändert, so wird die Gesamtentwicklung derart beeinflußt, daß Merkmalsabänderungen entstehen, die im Bereich des Idiostatus secundus gelegen sind, also z. B. die Mutation Schwarz oder die Mutation Stummelflügelig oder beide zusammen usw. Wäre ein Chromosom des Paares I getroffen worden, so würde sich die Änderung der Gesamtentwicklung unter anderem darin äußern können, daß die normale Körperfarbe nicht in Schwarz, sondern in Zobelfarben (sable) mutiert wird, und ebenso würde bei Abänderung eines Chromosoms des Paares III statt der Mutation Schwarz die Mutation Ebenholzfarben (ebony) auftreten.

Die hier vorgetragene Auffassung würde nicht nur einem der Grundgedanken Morgans, nämlich der Vorstellung einer verschiedenen vererbungsphysiologischen Funktion der vier Chromosomenpaare entgegenkommen, sondern auch der von Johannsen u. a. und übrigens auch von Morgan¹⁾ anerkannten Meinung Rechnung tragen, daß zwischen der Keimplasmastruktur und den Entwicklungsphänomenen Beziehungen sehr komplexer Art bestehen.

Johannsen hat in den „Elementen der Erblchkeitslehre“ hinsichtlich der Wirkung der Gene, also des Zusammenhanges zwischen Keimplasmaänderungen und äußerer Erscheinung, folgenden Vergleich herangezogen: es ist wohl gewissermaßen wie bei chemischen Gebilden, wo die einzelnen Radikale oder etwa anderweitige konstitutionelle Faktoren, wie z. B. die Gruppen OH, CO.OH usw. in Verbindung mit den übrigen konstitutionellen Elementen des Moleküls die ganze Reaktionsnorm der betreffenden Substanz beeinflussen: dabei haben sie aber doch sozusagen die „Verantwortung“ für ganz spezielle Reaktionen, wie z. B. die Gruppe CO.OH den Charakter „Säure“ bedingt. Insofern könne man sagen, daß CO.OH in der molekularen Konstitution eine „Anlage für das Merkmal Säure“ sei. Das, was hier von Johannsen als Verantwortung für ganz spezielle Reaktionen bezeichnet wird, würde in gewissen Fällen dem entsprechen, was oben bestimmtgerichtete Stabilität oder Idiostatus genannt worden ist.

Zugunsten der Idiostatushypothese dürfte auch folgendes sprechen: nach der Auffassung der Morganschen Schule können an und für sich in sämtlichen Chromosomen, mindestens in den großen Chromosomen der Paare I—III, „normale“ Gene für eine einzelne Körpereigenschaft vorhanden sein. So entstehen z. B.

1) Stoffl. Grundl., S. 206.

durch stufenweise Mutation eines bestimmten normalen, in einem „ersten Chromosom“ gelegenen Gens kirschrote, eosinfarbige, weiße Augen¹⁾, durch Mutation eines anderen normalen Gens desselben Chromosoms kommt zinnoberrote (vermilion) Augenfarbe zustande. Wird in einem zweiten Chromosom ein bestimmtes normales Augen-Gen abgeändert, so entstehen Augen, die während der Ontogenie alle Farbenstufen von Farblos über Cremefarben, Gelblich-rosa, Rot bis Purpurrot durchlaufen, und schließlich eine dem Rot der wilden Fliege ähnliche Farbe annehmen. Ebenso können bei Mutation eines normalen Gens, das in einem der dritten Chromosomen gelegen ist, rosafarbige (pink) und pfirsichfarbige (peach) Augen entstehen, von denen die ersteren sehr große Ähnlichkeit mit den purple-Augen haben. Auch noch andere Gene können durch Mutation Veränderungen der Augenfarbe bewirken, worauf hier nicht eingegangen werden soll.

Nun rechnet Morgan, wie aus einer Stelle seines Werkes²⁾ mit Bestimmtheit hervorgeht, mit der Möglichkeit, daß rezessive, durch Mutation entstandene Gene, auch wenn sie in einem Individuum in doppelter Zahl vorhanden sind, wirkungslos gemacht werden können, wenn in demselben Chromosomenpaar dominante, normale, dieselbe Körperqualität betreffende Gene vorhanden sind. Wenn aber vom Morganschen Standpunkt aus diese Möglichkeit wirklich ins Auge zu fassen ist und sogar bei wichtigen, hier nicht weiter zu besprechenden theoretischen Überlegungen als selbstverständliche Voraussetzung gilt, wie viel eher müssen dann irgendwelche rezessive Gene unwirksam gemacht werden, wenn dominante, auf die gleiche Körperqualität bezügliche Gene nicht nur im gleichen Chromosom, sondern auch in anderen Chromosomen in größerer Zahl vorhanden sind? Wie kann z. B. Weißäugigkeit beim Zusammentreffen zweier rezessiver Weißaugen-Gene überhaupt manifest werden, wenn im gesamten Chromosomensatz das „normale“ Gen für rote Augen (wilder Typus)³⁾ mehrfach vorhanden ist? Ich habe darin von jeher eine der größten Schwierigkeiten gesehen, welche der Morganschen Theorie im Wege stehen, und ich habe mich vergeblich bemüht, in der Literatur oder auf mündlichem

1) Diese rezessiven Farben werden hier wie in den folgenden Fällen nur in homozygot-rezessiven Individuen manifest.

2) Morgan-Nachtsheim, 1921, S. 215.

3) Ebenda, S. 134.

Wege Aufklärung darüber zu erhalten, wie sie vom Boden der Lokalisationshypothese aus beseitigt werden könnte.

Bleiben wir bei dem Beispiel der Weißäugigkeit stehen. Diese Anomalie würde der Idiostatushypothese zufolge nicht darauf beruhen, daß in den sogenannten X-Chromosomen, welche beim Weibchen das erste Chromosomenpaar bilden und beim Männchen nur in der Einzahl vorhanden sind, eine ganz bestimmte Stelle eine mutative Veränderung erfahren hat (Fig. 13a oder b), sondern darauf, daß das Artplasma des ersten Chromosomenpaares in seiner Gesamtheit abgeändert wurde (s. Fig. 13c). Die allgemeine Richtung dieser Abänderung ist durch die physiologische Konstitution des ersten Chromosomenpaares bedingt und entspricht dem „Idiostatus primus“. Ob nun als Mutationsmerkmal wirklich Weißäugigkeit zum Vorschein kommt oder ob während der Entwicklung die Abtönung der Augenfarbe auf einer Zwischenstufe der Allelomorphenreihe rot—weiß stehen bleibt, ob ferner Weißäugigkeit das einzige Mutationsmerkmal bildet oder ob daneben noch andere, die Augen, Borsten, Flügel, Beine betreffende, der „ersten Koppelungsgruppe“ angehörige Mutationen auftreten, wird von den öfters erwähnten äußeren und inneren Bedingungen abhängen. Jedenfalls wird die normale, harmonische Gesamtentwicklung nach einer bestimmten Hauptrichtung hin abgelenkt, weil eben eine der vier Komponenten der Entwicklung, nämlich die Wirkung des ersten Chromosomenpaares, eine abnorme Beschaffenheit hat. Die normale Beschaffenheit der anderen drei Komponenten (der Chromosomenpaare II—IV) kann keinen regulierenden Einfluß ausüben, so wenig etwa wie in einem Mechanismus die störende Wirkung, welche der Defekt z. B. eines einzelnen Zahnrades ausübt, dadurch ausgeglichen wird, daß die anderen Zahnräder zunächst noch intakt sind.

Daß bei dieser entwicklungsphysiologischen Auffassung von dem Einfluß bestimmter Keimplasmaänderungen, die sich in einzelnen Chromosomen besonders stark auswirken oder überhaupt auf sie lokalisiert sind (S. 133), einige Grundvorstellungen, die man sich über die Vererbung geschlechtsgebundener Merkmale gemacht hat, nicht wesentlich geändert zu werden brauchen, bedarf wohl keiner weiteren Erörterung. Auch die spezielle Annahme, daß manche Anomalien in der Verteilung der geschlechtsgebundenen Merkmale (z. B. bei Kreuzung eines weißäugigen Weibchens mit einem rotäugigen Männchen) auf einer bei der

Reifung erfolgenden anomalen Verteilung der Geschlechtschromosomen (non-disjunction) beruhen, würde natürlich zu Recht bestehen können, vorausgesetzt, daß wirklich nachgewiesen werden kann, daß in den betreffenden Stämmen eine solche anomale Verteilung der Geschlechtschromosomen häufiger vorkommt als in irgendwelchen anderen Zuchten. Was endlich das viel besprochene Kapitel der Letalfaktoren anbelangt, so lasser sich, wie ich an anderer Stelle¹⁾ zu zeigen versucht habe, gewisse Erscheinungen, welche der üblichen Betrachtungsweise Schwierigkeiten bereiten, verhältnismäßig einfach mit Hilfe von Annahmen erklären, welche mit der Labilitäts- und Idiostatus-Hypothese und damit auch mit der Pluripotenzhypothese eng zusammen hängen.

Vor einiger Zeit hat Winge²⁾ die Erscheinung, daß die durch verdoppelte Borsten und eine Flügeldeformation gekennzeichnete *Drosophila*-Mutante *Dichaeta* anscheinend nur in heterozygotem Zustande auftritt und daß trotzdem bei Reinzucht von *Dichaeta*-Kulturen keine normalen (rezessiven) Individuen herausgespalten werden, auf die Wirkung von „zwei enge miteinander gekoppelten Letalfaktoren“ zurückzuführen versucht. An Stelle dieser Hypothese, welche, wie viele ähnliche, einen ausgesprochenen ad hoc-Charakter besitzt und in allgemein-physiologischen Anschauungen nicht den geringsten Rückhalt findet, kann man von der Grundannahme ausgehen, daß Defektmutanten, denen pleiotrope (mehreseitig wirksame) Erbinheiten zugrunde liegen, schon ihrer Natur nach vielfach auch Mängel bezüglich der sexuellen Affinität ihrer Gameten haben müssen. Es ist nämlich bei pleiotropisch bedingten Varianten zu erwarten, daß die unmittelbar in die Augen springenden morphologischen Defekte (in unserem Falle Borstenverdoppelung und Flügeldeformation) auch von weniger auffälligen, erst bei genauerer Untersuchung hervortretenden histologischen und physiologischen Defekten begleitet sind. Insbesondere werden, wie dies bei einer allgemeineren Störung des Entwicklungsmechanismus häufig zutage tritt, gerade die labilsten Elemente des Artbildes, nämlich die hochspezialisierten, am feinsten abgestimmten (zuletzt erworbenen) Anpassungscharaktere in der Entwicklung gehemmt werden (S. 97). Zu letzteren gehört aber auch der äußerst spezialisierte, im höchsten Maße spezifische Chemismus, auf dem die sexuelle Affini-

1) Zur Frage der Letalfaktoren, Zeitschr. ind. Abst. 32, 1923.

2) *Genetica* 4, 1922.

tät der Geschlechtszellen und -kerne, ihr gegenseitiges Verhalten vor der Befruchtung und ihr Zusammenwirken bei der Eientwicklung beruht. Infolgedessen kommen bestimmte Gametenkombinationen nicht zustande, bzw. es werden bestimmte Zygotenklassen „letal“ Wirkungen unterliegen. Auf welche Weise dann im einzelnen erklärt werden kann, warum heterozygote Keime leichter zustande kommen als homozygote, darauf kann an dieser Stelle nicht eingegangen werden, ebensowenig wie auf die kürzlich von Winge gemachten Gegeneinwände¹⁾.

Wollen wir die Ausführungen dieses Kapitels nochmals zusammenstellen, so können wir als wesentliches Ergebnis kurz hervorheben, daß die zahlenmäßig faßbaren Erscheinungen, die uns bei den fakultativen Merkmalskoppelungen von *Drosophila* entgegentreten, durch alle Übergänge verbunden sind mit den scheinbar unregelmäßig wechselnden Bildern, welche die großen Habitusformen des Menschen gewähren; daß ferner ganz bestimmte Merkmale, die bei isoliertem oder auch bei vergesellschaftetem Auftreten ein unabhängiges Verhalten und klare Spaltungsvorgänge aufweisen, in manchen Fällen in scheinbar regelmäßiger Weise im Rahmen eines Habitus vorkommen können; und endlich, daß das mutative Auftreten einzelner Merkmale vorbereitet und begünstigt werden kann durch Zustände oder Verfassungen allgemeiner Art, welche auf Änderungen im Gleichgewichtszustand des Artplasmas beruhen. Es ist klar, daß diese Sätze zum Teil aus dem Rahmen des strengen Mendelismus herausfallen, aber es scheint ja überhaupt die Überzeugung langsam durchzudringen, daß die einfachen Spaltungsvorgänge, einschließlich der wirklich beweisbaren Polymeriefälle und der klaren Austauscherscheinungen, nur einen äußeren Flügel bilden in der Reihe der Variations- und Vererbungserscheinungen, daß sie aber allerdings auch die Einbruchsstelle bedeuten, von welcher aus die eigentlichen Zentralprobleme in Angriff genommen und aufgerollt werden können.

1) Zeitschr. ind. Abst. 35, 1924, S. 279.

10. Kapitel.

Bedeutung des Pluripotenz- und Umstimmungsbegriffes für die Frage der Anlagenspaltung.

a) Unreine Spaltung und Kreuzungslabilität.

Das eigentlich Neue und Überraschende, was die Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln der biologischen Wissenschaft gebracht hat, war die Feststellung der großen Konstanz und der selbständigen Übertragbarkeit, welche viele erbliche Merkmale in den aufeinanderfolgenden Generationen erkennen lassen. Den äußerlichen Ausdruck dieser beiden, eng miteinander zusammenhängenden Eigentümlichkeiten bilden das typische Verhalten „korrespondierender“ Merkmale und die unabhängige Vererbung „nicht-korrespondierender“ Merkmalspaare. Für beides aber wurden die reine Spaltung der Erbeinheiten bei der Reduktionsteilung und die auf verschiedene Chromosomen verteilte Lokalisation unabhängig übertragbarer Anlagen als notwendige und ausreichende Ursachen postuliert. Speziell die Hypothese von der reinen Spaltung der Erbeinheiten galt und gilt zum Teil heute noch als ein *Noli me tangere* vererbungstheoretischer Betrachtungen, so daß Beobachtungen, welche sich mit dieser Vorstellung nicht vereinigen lassen, in Lehrbüchern und anderen zusammenfassenden Arbeiten überhaupt nicht angeführt werden. Die andere Annahme, wonach unabhängig übertragbare Erbeinheiten auf verschiedene Chromosomen lokalisiert sein sollen, hat in den Ergebnissen der Morganische in gewissem Sinne eine sehr kräftige Stütze erhalten, insofern als bei *Drosophila melanogaster* die Zahl der Koppelungsgruppen der Zahl der Chromosomenpaare entspricht. Andererseits haben, was die beiden Grundvorstellungen des Mendelismus, die Unwandelbarkeit und selbständige Übertragbarkeit der Merk-

male, anbelangt, gerade auch die Beobachtungen der amerikanischen Forscher, wie allgemein bekannt ist, zu wesentlichen Einschränkungen und Vorbehalten geführt.

In der vorliegenden Schrift bildet gerade die Wandelbarkeit oder Umstimmbarkeit der Erbeinheiten oder, wie man auch sagen kann: das Wachwerden virtueller Potenzen auf Kosten der bisher manifestierten, den Ausgangspunkt und Hauptgegenstand. Auf die Frage, in welchem Umfang eine solche, im wesentlichen mit der Mutabilität sich deckende Wandelbarkeit innerhalb der Organismenwelt besteht, ob etwa in den einen Organismengruppen eine Weckung virtueller Potenzen häufiger, in den anderen seltener vorkommt, ist nicht eingegangen worden, denn es fehlt uns bis jetzt die Möglichkeit, in dieser Richtung bestimmtere Angaben zu machen¹⁾. Es darf aber angenommen werden, daß die Umstimmbarkeit des Artplasmas eine Erscheinung von allgemeiner Verbreitung ist.

Was die Ursachen der Umstimmungen anbelangt, so wurden zunächst diejenigen Fälle besprochen, in denen eine Beeinflussung von Organen durch andere Organe desselben Organismus auf experimentellem Wege nachweisbar ist, also Wirkungen von nachbarlichen Geweben und Organen, einschließlich der Geschlechtsdrüsen, auf Soma-Elemente, und andererseits Reizwirkungen, die vom Soma auf die Keimzellen ausgeübt werden. Über die Natur der Vorgänge selbst sind wir nur wenig unterrichtet, doch liegt es in den meisten Fällen am nächsten, Reizstoffe von mehr oder weniger spezifischer Wirkung als das vermittelnde Agens anzusehen, also Stoffe, die als Enzyme, formativ wirkende Substanzen, Sexualhormone, Wundhormone usw. heutzutage in der ganzen Entwicklungsphysiologie als Faktoren von fundamentaler Bedeutung anerkannt werden und für deren Wirksamkeit noch lange nicht die äußersten Grenzen abgesteckt zu sein scheinen. Spricht man doch neuerdings von Reizstoffen enzymatischer Natur, die bei der Übertragung von Nervenimpulsen auf die Erfolgsorgane als Zwischenglieder dienen²⁾, und in ähnlicher Weise von „Sinus-Hormonen“, die, im Sinus des Froschherzens gebildet, das auslösende Moment für den normalen Herzschlag darstellen sollen³⁾. Natürlich dürfen wir zurzeit, wie schon öfters angedeutet wurde,

1) Vgl. auch Morgan-Nachtsheim, S. 211.

2) Vgl. Abderhalden, Klin. Woch., 1. Jahrg., Nr. 1, 1922.

3) Ludwig Haberlandt, Klin. Woch., 3. Jahrg., Nr. 36, 1924.

auch die Annahme von Wirkungen rein energetischer Art nicht gänzlich ausschließen.

Wenn nun innerhalb eines höheren Organismus eine Unzahl von sich durchkreuzenden Wirkungen und Gegenwirkungen zwischen den Organen und Organteilen besteht und wenn wir insbesondere in einzelnen Fällen mit Sicherheit feststellen können, daß auf diesem Wege selbst noch im erwachsenen Organismus eigentliche Umstimmungen im Sinne einer Manifestierung virtueller Potenzen vorkommen, so muß man mit der Möglichkeit rechnen, daß unter Umständen auch innerhalb der Zellen selbst und speziell innerhalb der diploiden Keimzellen von dem einen elterlichen Keimplasma oder Gonomer auf das andere Reizwirkungen von nachhaltiger Art ausgehen können. Dann könnte aber das eintreten, was man als unreine Spaltung der Anlagen (Kontamination der Gameten) bzw. als Bildung von Mosaikgameten bezeichnet¹⁾.

Es sollen hier zunächst einige Beobachtungen mitgeteilt werden, welche mit großer Bestimmtheit auf die Annahme einer unreinen Spaltung hinweisen. Ich beginne mit den eigenen Ergebnissen bei Axolotl-(*Amblystoma*-) und Kaninchenkreuzungen. Bei Kreuzung schwarzer und weißer Axolotl wurde gefunden, daß in der F_2 -Generation und ebenso bei Rückkreuzung der schwarzen Heterozygoten mit weißen Tieren die homozygot-rezessiven Individuen trotz der im übrigen strengen Gültigkeit der Mendelschen Zahlen zum Teil eine „metameroide Scheckung“ zeigten. Eine den strengsten Anforderungen genügende Kreuzungsanalyse konnte wegen der Notwendigkeit, während des Krieges die Kulturen bedeutend zu reduzieren, nicht durchgeführt werden, aber die gesamten Ergebnisse scheinen mir auch jetzt noch in der Annahme einer vollständigen Spaltung der Anlagen die einfachste Erklärung zu finden²⁾. Das gleiche gilt für die Ergebnisse, die bei der Kreuzung von Schwarzloh-(Black-and-tan-)Kaninchen mit Himalajas erzielt worden sind³⁾. Trotz der Kritik, welche die Deutung

1) Vgl. zum Gegenstand Bateson und Saunders, Rep. Evol. Comm. R. Soc. London 1902; Castle, Journ. Her. 5, 1914 (März); Sci., N. S. 39, 1914 (Mai); Zeitschr. ind. Abst. 12, 1914. Den Aufsatz von Morgan: An examination of the so-called process of contamination of genes, Anat. Record 11, 1917, auf den ich bei Abschluß der vorliegenden Arbeit aufmerksam wurde, habe ich leider nicht mehr in die Hand bekommen können.

2) Verh. D. Zool. Ges. 1908, S. 202; Phä., S. 162.

3) Haecker u. Kuttner, Zeitschr. ind. Abst. 14, 1915.

der Befunde durch einen Schüler E. Baur s erfahren hat¹⁾, möchte ich auch heute noch speziell die Veränderung der Lohfarbe, die sich bei sämtlichen Bastarden findet, auf eine dauernde Beeinflussung der Black-and-tan-Gameten durch die Himalaja-Gameten zurückführen, während mir durch die Einführung einer beliebigen Zahl von gleichsinnigen, die Lohfarbe unterdrückenden Faktoren Y_1, Y_2, \dots keine wirkliche Erklärung gewonnen zu sein scheint. Leider haben es auch in diesem Falle die Verhältnisse nicht erlaubt, die Kulturen vollkommen durchzuführen.

Von anderen, bei Nagerkreuzungen gewonnenen Ergebnissen übergehe ich die bekannten in der Reinelinien- und Selektionstheorie viel genannten Versuche von Castle und seinen Schülern, weil hier immer die Auswege, welche die Polymeriehypothese bietet, offen bleiben. Nur auf das meines Wissens bis jetzt noch nicht angefochtene Experimentum crucis, welches Castle und Hadley²⁾ bei einer Kaninchenrasse, den englischen Schecken (Papillons), ausgeführt haben, sei kurz eingegangen. Ein heterozygoter Bock wurde mit 13 belgischen Häsinnen gepaart und erzeugte über 400 Junge, von denen die Hälfte „Englisch“, die Hälfte „self“ (nicht-Englisch) waren. Erstere variierten bezüglich der Ausbreitung des Pigmentes außerordentlich. Einer der dunkelsten Böcke dieser Serie, der beträchtlich dunkler als sein Vater war, wurde mit den gleichen 13 Häsinnen gepaart, wobei wieder über 400 Junge erzeugt wurden. Auch von diesen zeigte etwa die Hälfte die englische Färbung, jedoch waren die englisch gefärbten Jungen dieser Serie im Durchschnitt wesentlich dunkler als die der ersten Serie. Da nun aber in beiden Fällen die Mütter identisch waren, so kann der Unterschied nur auf einer genotypischen Verschiedenheit der beiden Väter beruhen. Es muß sich also die Erbinheit Englisch während des Aufenthaltes im Soma des Sohnes verändert bzw. bei der Gametenbildung des Sohnes eine unreine Spaltung stattgefunden haben³⁾.

Daß Castle auch heute noch an die Möglichkeit unreiner Spaltungen denkt, geht aus seinem Versuche hervor, die Entstehung der Japanerzeichnung bei Kaninchen auf eine Bildung von Mosaik-Gameten zurückzuführen⁴⁾. Charakteristisch für diese

1) E. Pap, Zeitschr. ind. Abst. 26, 1921, S. 260.

2) Americ. Naturalist 49, 1915.

3) Vgl. die Kritik von Pap (S. 259), der auch hier die Polymeriehypothese anwenden will.

4) Proc. Nat. Ac. Sci. 10, 1924 (Juni).

Scheckzeichnung ist der eigentümliche Umstand, daß die schwarzen Fellpartien durch die Anwesenheit des Agutifaktors im Keimplasma nicht beeinflußt werden, während dies bei den gelben Partien der Fall ist. Man kann dies nach Castle, wie an dieser Stelle nicht näher ausgeführt werden soll, am einfachsten durch die Annahme erklären, daß die Japaner bei ihrem vor 30—40 Jahren erfolgten ersten Auftreten durch Kreuzung eines Tieres der „dominanten schwarzen“ Rasse (welche ebenfalls diese Unabhängigkeit der schwarzen Farbe gegenüber dem Agutifaktor aufweist) mit einem gelben Tier entstanden sind, und daß bei der Gametenbildung der Bastarde keine reine Spaltung der Erbinheiten stattfand, vielmehr Mosaikgameten entstanden. Auch in den folgenden Generationen wurden dann immer wieder Mosaikgameten gebildet, während die Zeichnung selbst in jedem Individuum durch somatische Spaltungen zustande kommt.

In anderen Fällen wurde beobachtet, daß bei Rassenkreuzungen in der F_2 -Generation diejenigen Nachkommen, welche man als herausgespaltene (extrahierte) Homozygoten zu betrachten hat, nicht den zu erwartenden reinen Phänotypus aufweisen. Besonders bei Kreuzungen von Farbenrassen der Tauben sind Verhältnisse dieser Art gesehen und zum Teil auch auf eine unreine Spaltung zurückgeführt worden¹⁾.

Ein weiteres Beispiel bilden die von Standfuß²⁾ erzielten „infizierten“ *Aglia tau*-Bastarde. Bei Kreuzung der rezessiven hellen Normalform mit der dominanten melanistischen Mut. *ferenigra* erscheinen nämlich in der F_2 -Generation hetero- und homozygotische dunkle Tiere mit eingesprengten hellen und ebenso homozygotische helle Tiere mit eingesprengten dunklen Schuppen, was wohl nur durch die Annahme einer unreinen Spaltung erklärt werden kann.

Als letztes zoologisches Beispiel sei erwähnt, daß bei Schmetterlingen (*Pygaera*) auch bezüglich eines morphologischen Merkmals, der Beschaffenheit des Haarschopfes auf dem Thorax

1) Staples-Browne, J. Gen. 2, 1912, S. 147; Doncaster, ebenda, S. 96. Riddle u. Honeywell (Am. Natur. 57, 1923, S. 430) haben die Ansicht ausgesprochen, daß in solchen Fällen von Gametenunreinheit vielleicht verschiedene Höhen des Blutzuckerspiegels als kontaminierende Faktoren anzusehen sind.

2) Iris (Dresden) 24, 1910, S. 160. Eine Abbildung eines „infizierten“ Individuums konnte ich dank der Liebenswürdigkeit der Herren P. Weber u. E. Linck in Zürich in Zeitschr. ind. Abst. 25, 1921, S. 181, geben.

des Falters, Vererbungserscheinungen beobachtet wurden, die vielleicht in ähnlicher Weise zu deuten sind¹⁾).

Auch auf botanischem Gebiete sind einzelne Beobachtungen dieser Art mitgeteilt worden. Besonders überzeugend sind die Angaben von Punnett über die gefleckten Blüten bei *Lathyrus*²⁾ und von Hayes über die Streifung von Maiskörnern³⁾. Jedoch ist gerade von seiten einiger Botaniker die Annahme einer unreinen Spaltung besonders energisch abgelehnt worden.

Gleich hier sei darauf hingewiesen, daß man hinsichtlich der Annahme einer unreinen Spaltung im ganzen zwei oder drei kleine Schattierungen unterscheiden kann. Einerseits wird nämlich an eine mehr einseitige Abfärbung oder Kontamination des einen Merkmals durch das andere gedacht (Axolotl, Tauben, *Agria tau*), andererseits besteht die Vorstellung, daß in heterozygoten Individuen eine mehr oder weniger vollständige Vereinigung der korrespondierenden Erbeinheiten zustande kommt. In diesen Fällen wird entweder mit der Möglichkeit gerechnet, daß während der Ontogenese auf Grund somatischer Spaltungen eine nachträgliche Trennung der Erbeinheiten erfolgen kann, so daß Mosaikbastarde entstehen (vgl. Castles Ergebnisse bei Japanerkaninchen), oder daß die Verbindung eine endgültige ist und daß es zur Bildung sogenannter konstanter Bastarde kommt. Es ist klar, daß die letztgenannte Annahme mit der Kontaminationshypothese nur noch die Vorstellung gemein hat, daß es Vererbungserscheinungen gibt, bei welchen die im Bastard verbundenen korrespondierenden Erbeinheiten in eine enge Beziehung zueinander treten können. Die Castlesche Erklärung steht in der Mitte zwischen beiden Annahmen.

Es ist ohne weiteres zuzugeben, daß wirklich zwingende Beweise für die Annahme einer unreinen Spaltung bisher nicht vorliegen, so wenig wie dies für andere Ergänzungshypothesen des Mendelismus gilt. Es kann aber gezeigt werden, daß die Vorstellung einer unreinen Spaltung in engster Berührung steht mit Annahmen, die von Forschern verschiedener Richtung zur Erklärung einiger anderer Gruppen von Vorkommnissen gemacht

1) Federley, Zeitschr. ind. Abst. 9, 1913, S. 7. Einige weitere Beobachtungen, die durch die Annahme einer unreinen Spaltung erklärbar sind, habe ich früher (Weit. Zusammenhänge, Pflüg. Arch. 181, 1920, S. 155) zusammengestellt.

2) Journ. Gen. 12, 1922, S. 264.

3) Genetics 2, 1917, S. 278, 280.

worden sind und von denen wenigstens die zweite in weiten Kreisen Anerkennung gefunden hat, und daß sie also keineswegs den gänzlich fremdartigen, häretischen Charakter hat, wegen dessen sie vom strengen Mendelismus abgelehnt zu werden pflegt. Es handelt sich einerseits um die Hypothese, daß die bei vielen Kreuzungen beobachtete, im Laufe der Generationen hervortretende Zunahme der Variabilität auf einer durch die Kreuzung selbst bewirkten Gleichgewichtsstörung des Artplasmas (Kreuzungslabilität) beruht, und zweitens um die crossing-over-Theorie, welche eine Erklärung für die bei *Drosophila* und anderen Objekten beobachteten losen oder fakultativen Kopplungen geben soll und deren vom ursprünglichen Mendelismus ziemlich weit abrückende Grundgedanken offenbar eine sehr nahe Verwandtschaft mit der Annahme von unreinen Spaltungen besitzen. Bei der Erörterung aller dieser Verhältnisse kehren wir wieder zu Fragestellungen und Gedankenverbindungen zurück, die uns im vorigen Kapitel beschäftigt haben.

Kreuzungslabilität. Befassen wir uns zunächst mit dem Begriff der Kreuzungslabilität. Daß bei Kreuzungen eine Veränderung und zwar im allgemeinen eine Zunahme der Variabilität im Laufe der Generationen stattfinden kann, nehmen die Züchter schon längst an¹⁾. Indessen handelt es sich bei den Erscheinungen, die zu dieser Auffassung geführt haben, hauptsächlich wohl um Kreuzungsnova und um Kreuzungsrückschläge, also um Verhältnisse, die in vielen Fällen ohne Schwierigkeit auf die Neukombination mendelnder Erbeinheiten zurückgeführt werden können. Auch die Feststellung, daß bei Kreuzung von Rassen, die sich bezüglich eines fluktuierend-variablen Merkmals (Größe einzelner Organe, Scheckzeichnung usw.) unterscheiden, in vielen Fällen die Variabilität in der F_1 -Generation größer ist als bei den F_2 -Nachkommen, läßt sich mendelistisch erklären. Man zieht bekanntlich in solchen Fällen die Polymeriehypothese heran, wonach Merkmale, die in quantitativer oder qualitativer Hinsicht eine fluktuierende Variabilität zeigen, nicht durch eine einzige Erbeinheit, sondern durch gleichsinnig wirkende und selbständig spaltbare Faktoren bedingt sein können²⁾.

Indessen kommen gerade bei Merkmalen mit fluktuierender

1) Vgl. auch Darwin, *Var.*, II, 22. Kap. (Übers. von Carus, S. 349).

2) Vgl. hierzu auch Haecker und Kuttner, l. c., S. 63; Sumner u. Huestis, *Genetics* 6, 1921, S. 463 f.

Variabilität auch Vererbungserscheinungen vor, die schwer mit der Polymeriehypothese vereinbar sind. Wenn z. B. bei der Kreuzung von Black-and-tan- und Himalajakaninchen einerseits der Zeichnungskomplex der ersteren als Ganzes vererbt wird, andererseits aber die einzelnen Färbungs- und Zeichnungselemente (Lohfarbe, Farbe der Unterseite, Ausdehnung von Nackenfleck und Rücken-Bauch-Zwischenstreif) in ganz verschiedenem Maße variabel sind, so liegt die Annahme viel näher, daß durch die Kreuzung eine dauernde konstitutionelle Erschütterung des der Black-and-tan-Zeichnung zugrunde liegenden Erbgutes stattgefunden hat, daß also ein Fall von Kreuzungslabilität vorliegt¹⁾.

Die nämliche Erklärung ergibt sich in zwangloser Weise, wenn bei der gleichen Kaninchenkreuzung im Laufe von zwei Bastardgenerationen die „weißen Abzeichen“ sich zum Teil zur Holländerzeichnung erweitern, oder wenn bei Kreuzungen schwarzer und weißer Taubenrassen bei den schwarzen und blauen Nachkommen die zunächst auf einige Federn beschränkte weiße Farbe sich mehr und mehr ausbreitet²⁾, oder wenn, um ein botanisches Beispiel anzuführen, bei bestimmten *Oenothera*-Kreuzungen (*Oe. biennis* × *rubricalyx*) die Blütengröße in F_1 intermediär ist, in F_2 aber eine große, äußerst mannigfaltige Variabilität zeigt, die sich sogar auf die Blüten derselben Pflanze und auf die Blumenblätter derselben Blüte erstrecken kann³⁾. Auch dann, wenn eine Eigenschaft offenbar germinalen Ursprungs, die aber keine Mendelsche Spaltung erkennen läßt (wie die asymmetrische Beschaffenheit des Kreuzbeins bei der Weißfußmaus, *Peromyscus*) in der F_2 -Generation in verstärktem Maße zutage tritt, liegt es ja wohl am nächsten, eine Kreuzungslabilität als Ursache anzunehmen⁴⁾.

Wie sind nun aber solche Fälle zu erklären, in denen ebenfalls die Variabilität von Generation zu Generation in zunehmendem Maße hervortritt, ohne daß es jedoch erlaubt ist, Kreuzungen als das ursächliche Moment anzunehmen? Sprechen nicht solche Vorkommnisse dafür, daß auch die vorhin besprochenen Fälle auf eine andere Ursache als auf eine Kreuzungslabilität zurückzuführen

1) H. u. K., S. 67.

2) Staples-Browne, Proc. Zool. Soc. L. 1908, S. 75, 79, 83. In zwei Fällen nahm in einer späteren Generation das Weiß wieder ab (S. 85).

3) Gates, Eug. Gen. Fam. 1, 1923. Gates nimmt „a failure of adjustment“ zwischen den verschiedenen Größentendenzen an.

4) Sumner u. Huestis, l. c., S. 464.

sind? Betrachten wir zunächst einige Beispiele. In erster Linie sei auf die früher (S. 20) erwähnten Chrysanthemum-Kulturen von H. de Vries hingewiesen, in welchen, allerdings unter dem Einfluß der künstlichen Zuchtwahl, im Laufe mehrerer aufeinanderfolgender Generationen eine Vermehrung der Einzelblüten und eine zunehmende Umwandlung der Röhren- und Zungenblüten stattfand. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei Tauben, deren Federn in unregelmäßiger Mischung weiße und farbige Fiedern besitzen (grizzling, „Pfeffer und Salz“; mealy, mehlfarbig). Solche Rassen zeigen nämlich bei Inzucht gewöhnlich die Tendenz, das Weiß im Laufe mehrerer Generationen von einzelnen Federn auf größere Teile der Federfahne auszudehnen¹⁾. Auch bei menschlichen Anomalien kommt Ähnliches vor: Struthers hat eine Familie beschrieben, in welcher 4 Generationen nötig waren, um eine einseitige, auf eine Hand beschränkte Polydaktylie zu doppelseitiger, auf beide Hände und Füße ausgedehnter Polydaktylie weiter zu entwickeln²⁾. Die Annahme, daß hier etwa die fortgesetzten Kreuzungen mit Normalindividuen die Ursache für die Ausbreitung der Anomalie bildeten, daß also Kreuzungslabilität vorliegt, ist deswegen unwahrscheinlich, weil in zahlreichen anderen menschlichen Stammbäumen trotz andauernder Zufuhr fremden Blutes eine solche progressive Entwicklung nicht zu beobachten ist.

Wenn wir in diesen Fällen sehen, daß offenbar auch ohne die Wirkung einer Kreuzung Erscheinungen auftreten, die auf eine konstitutionelle Erschütterung oder zunehmende Labilität des Artplasmas zurückgeführt werden können, so spricht dies nicht gegen die Erklärung, welche vorhin für die Ergebnisse der Black-and-tan-Kreuzung und einige andere Beobachtungen versucht wurde. Denn es steht offenbar der Auffassung nichts im Wege, daß eine progressive Labilität des Artplasmas auf verschiedene Weise zustande kommen kann, und daß, ebenso wie lange wirkende Gifte oder der Einfluß der Domestikation oder fortgesetzte Inzucht zweifellos eine konstitutionelle Erschütterung hervorrufen können, auch durch Kreuzung bewirkt werden kann, daß unter den F₂-Bastarden oder bei Verbindung verschiedener

1) Bonhote u. Smalley, Proc. Zool. Soc. Lond. 1911, S. 603, 607, 614.

2) Edinb. New Philos. Journal 1863. Vgl. auch J. Orth in: von Noorden-Kaminer, Krankheiten und Ehe, 2. Aufl., Leipzig 1916, S. 27.

Bastarde untereinander oder auch bei Rückkreuzungen viel häufiger abweichende seltene Typen, „Mutanten“, auftreten, als dies bei Reinzucht oder im Falle von Pflanzen bei Selbstbefruchtung der alten Arten der Fall ist¹⁾. Wenn z. B. die „artunterscheidenden Faktorenkomplexe“, welche nach Renner in den komplex-heterozygoten Arten *Oenothera Lamarckiana*, *biennis*, *muricata* u. a. jeweils paarweise vorhanden sind, bei Kreuzungen neukombiniert werden, so wird die Stabilität der Komplexe in der Regel erschüttert, so daß sie bei der Keimzellenbildung der Bastarde nicht mehr vollkommen rein voneinander gespalten werden. Auf diese Weise können als Wirkung der Kreuzung abweichende Typen zustande kommen. Vielleicht sind auch die „extravaganten Sonder-typen“, welche Heribert-Nilsson bei seinen Weiden-(*Salix*-) Kreuzungen beobachtete und als Neukombination schon vorhandener Faktoren gedeutet hat²⁾, auf ähnliche Verhältnisse zurückzuführen.

Es dürfte wohl ohne weiteres einleuchtend sein, daß die Erscheinungen, die hier unter dem Begriff der Kreuzungslabilität zusammengefaßt worden sind, in sehr naher Berührung stehen mit den Vorgängen, die man auf eine unreine Anlagenspaltung zurückführen kann, wie denn z. B. Hayes letztere nur als einen Spezialfall der durch Kreuzung bewirkten „germinal instability“ ansieht und auch Renner hier keine scharfe Grenze zu ziehen scheint. Man wird vielleicht sagen können, daß bei unreiner Spaltung ein Merkmal durch das korrespondierende in bestimmter Richtung umgestimmt wird, während im Falle der Kreuzungslabilität vielleicht eher Verhältnisse geschaffen werden, die mit dem früher (S. 115, 122) besprochenen Übergang des Artplasmas in einen Idiostatus allgemeinerer Art verglichen werden können. Doch mögen hier die verschiedensten Abstufungen vorhanden sein, und es wird wohl erst mittels ergänzender entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen möglich sein, allen diesen Zusammenhängen etwas näher zu treten. So viel dürfte jedenfalls aus unserer Zusammenstellung hervorgehen, daß es heute kaum mehr angängig ist, unter den Möglichkeiten, die für die Erklärung unregelmäßiger Vererbungserscheinungen vorliegen, die Annahme einer Kreuzungslabilität vollkommen beiseite zu lassen, wie dies bis zum heutigen Tage die Regel ist.

1) Vgl. Renner, Zeitschr. ind. Abst. 18, 1917, S. 279.

2) Lunds Un. Årsskr., N. F., 14, 1918, S. 95, 115, 134.

11. Kapitel.

Bedeutung des Pluripotenz- und Umstimmungsbegriffes für die Frage der Anlagenspaltung.

b) Die crossing-over-Erscheinungen.

Dem Problem der unreinen Spaltungen steht, wie schon oben angedeutet wurde, auch dasjenige der crossing-over-Erscheinungen nahe. Denn in beiden Fällen handelt es sich ganz allgemein um eine Beeinflussung eines der elterlichen Anlagenkomplexe durch die Anwesenheit des anderen, oder, wie oben S. 142 gesagt wurde, um die Möglichkeit, daß speziell innerhalb der diploiden Keimzellen von dem einen elterlichen Keimplasma oder Gonomer auf das andere Reizwirkungen von nachhaltiger Art ausgehen können. Man kann sich also fragen, ob nicht vielleicht beide Gruppen von Erscheinungen auf gemeinschaftlichen keimzellen- und entwicklungsphysiologischen Ursachen beruhen können? Ist etwa die zurzeit am meisten besprochene vererbungscytologische Theorie, die Morgansche Lokalisations- und crossing-over-Lehre, genügend begründet, um nicht nur für die Beobachtungen bei *Drosophila*, sondern womöglich auch für die Gesamtheit der Fälle, in denen von einer gegenseitigen Beeinflussung der elterlichen Keimplasmen die Rede sein kann, eine ausreichende und mit unsern allgemeinphysiologischen Vorstellungen im Einklang stehende Erklärung zu geben? Ich werde mich hier im wesentlichen an die Besprechung der Morganschen Theorie anlehnen, die ich im Mendel-Festband der *Genetica* gegeben habe, und darf wohl gleich hier bemerken, daß inzwischen von mehreren meiner Schüler erneut einige der hier in Betracht kommenden cytologischen Kernfragen in Angriff genommen worden sind. Auf die Ergebnisse ihrer Untersuchungen werde ich mehrfach Bezug nehmen.

Außer bei *Drosophila* sind Beobachtungen ähnlicher Art bisher nur bei wenigen Objekten gemacht worden. Zu erwähnen ist vor allem wieder eine der Kaninchenkreuzungen Castles¹⁾. Werden englische Schecken mit einfarbigen Rassen verbunden, so dominiert die Scheckung. So gibt z. B. die Kreuzung Englisch-Schwarz \times Nichtenglisch-Blau englisch-schwarze F_1 -Bastarde. Werden diese wieder mit nichtenglisch-blauen Tieren zurückgekreuzt, so zeigt es sich, daß Englisch und Schwarz und ebenso Nichtenglisch und Blau im wesentlichen gekoppelt sind, daß aber unter den Nachkommen ein ziemlich hoher Prozentsatz (38,5) von Cross-overs, d. h. von englisch-blauen und nichtenglisch-schwarzen Tieren erscheint. Auf botanischem Gebiet nimmt Renner an, daß bei *Oenothera* ein einzelner Faktor, z. B. der Rotnervenfaktor, infolge einer Kreuzung von dem Faktorenkomplex, dem er ursprünglich zugehört, abgerissen und einem anderen Faktorenkomplex beigegeben werden kann²⁾. Auch Baur ist bei *Antirrhinum* auf einen Fall von wechselnder Koppelung gestoßen³⁾.

Um nun die Erscheinung des Merkmal austauschs⁴⁾ zu erklären, nimmt Morgan bekanntlich in erster Linie an, daß die zu ein und derselben Koppelungsgruppe gehörigen Gene in linearer Anordnung in einem bestimmten väterlichen Chromosom und in der nämlichen Anordnung in dem homologen danebenliegenden mütterlichen Chromosom eingeschlossen sind, so daß in den Oo- oder Spermatozyten eines Bastards in jedem einzelnen Chromosomenpaar die einander homologen Gene einander gegenüberliegen. So wird z. B. in einem Bastard, dessen Eltern ein graues, langflügeliges und ein schwarzes stummflügeliges Tier waren, das Gen für Grau dem für Schwarz und das Gen für Langflügelig dem für Stummflügelig gegenüberliegen (Fig. 14, oben). Bei der Reduktionsteilung werden die beiden elterlichen Chromosomen voneinander getrennt, so daß die eine Tochterkeimzelle die Anlagen für Grau und Langflügelig, die andere diejenigen für Schwarz und Stummflügelig enthält (Fig. 14, unten). Da sich das Gleiche bei der Gametenbildung der heterozygoten Individuen in allen

1) Sci., N. S. 52, 1920.

2) Zeitschr. ind. Abst. 18, 1917, S. 246 f.

3) Vgl. Einf., 3. u. 4. Aufl., S. 173.

4) Die Ausdrücke Koppelung und Austausch werden, wie manche andere vererbungstheoretische Bezeichnungen, sowohl für die Merkmale selbst wie für die ihnen zugrunde liegenden Erbfaktoren angewandt.

Generationen wiederholt, so werden normalerweise bei den Nachkommen die Merkmale Grau und Langflügelig miteinander gekoppelt erscheinen, und dasselbe gilt für die Merkmale Schwarz und Stummelflügelig.

Um ferner das Auftreten einer gewissen Prozentzahl von grau-stummelflügeligen und schwarz-langflügeligen Tieren, also die Erscheinung des Merkmals- oder Faktorenaustausches, verständlich zu machen, zog Morgan die Beobachtung heran, daß bei manchen Objekten in den frühen Vorstadien der Reifungsteilung (Strepsinemastadium) und zum Teil noch in der späteren Diakinese die paarweise angeordneten „konjugierten“ Chromosomen mehrfach

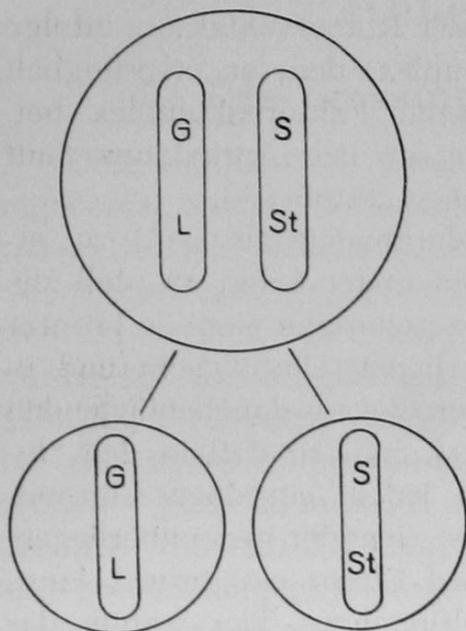


Fig. 14.

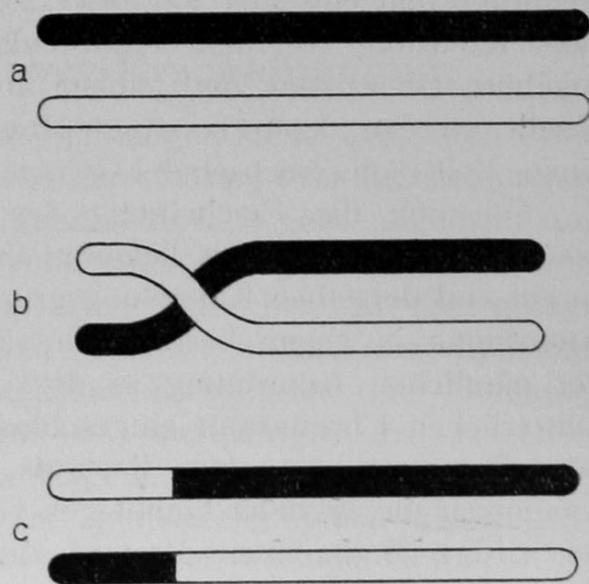


Fig. 15.

umeinander gedreht sind, so daß Überkreuzungsstellen auftreten (Fig. 15 a, b). An diesen Überkreuzungsstellen soll, wie Morgan in Anlehnung an eine von Janssens aufgestellte Annahme (Chiasmatische Lehre) sagt, ein Auseinanderbrechen der Chromosomen und eine Umlagerung von Teilstücken (Chromomeren) stattfinden können, und auf diese Weise soll es möglich sein, daß ein Teil der in einem Chromosom befindlichen, linear angeordneten Erbfaktoren mit den entsprechenden Genen des homologen Chromosoms ausgetauscht wird (Fig. 15 c). Im obigen Beispiel werden also in einigen Fällen diejenigen einander gegenüberliegenden Partien der beiden Chromosomen, welche die Anlagen für Langflügelig und Stummelflügelig, oder auch, was auf das gleiche

hinauskommt; diejenigen Partien, welche die Gene für Grau und Schwarz enthalten, miteinander ausgetauscht werden, so daß dann das eine Chromosom die Gene für Grau und Stummelflügelig, das andere diejenigen für Schwarz und Langflügelig enthält. Auf diese Weise werden Gameten mit abgeänderten Chromosomen und, wenn diese zur Zygotenbildung gelangen, Individuen mit unerwarteten Merkmalskombinationen, eben die *crossovers* oder Austauschklassen, entstehen. In besonders deutlicher Weise treten diese Austauschklassen zutage, wenn heterozygote Weibchen zurückgekreuzt werden mit Männchen, welche nur die rezessiven Merkmale, in diesem Fall Schwarz und Stummelflügelig, aufweisen (S. 121, Fig. 11).

Auf einen weiteren Hauptpunkt der Morganschen Theorie, die Berechnung des gegenseitigen Abstandes der innerhalb eines Chromosoms gelegenen Gene mit Hilfe der prozentualischen Häufigkeit der einzelnen Austauschklassen und damit die Feststellung der linearen Aufeinanderfolge der Gene innerhalb des einzelnen Chromosoms, brauchen wir hier nicht einzugehen, weil uns hier in erster Linie die Frage interessiert, ob überhaupt zwischen Teilen der elterlichen Kernplasmen, speziell vor den Reifungsteilungen, Wechselwirkungen irgendwelcher Art bestehen und ob im besonderen auch ein Austausch geformter Teilchen, wie es die Morganschule annimmt, wahrscheinlich gemacht werden kann¹⁾.

Die beiden Grundvoraussetzungen Morgans. Sowohl die ursprüngliche Annahme der Morganschule, wonach die Überkreuzungen des *Strepsinemastadiums* die cytologische Basis der *crossing-over*-Prozesse bilden, als auch die späteren Abänderungen bei Wilson, Renner u. a. gehen von der Voraussetzung aus, daß zwei Grundvorstellungen richtig und unangreifbar sind: der Morgansche Gedanke, daß die Gene innerhalb der einzelnen Chromosomen in linearer Anordnung aneinandergereiht sind (s. oben S. 151), und die Hypothese, daß im *Zygonemastadium* oder in irgendeiner anderen Phase eine Parallelkonjugation (*Parasyndese*) je zwei homologer (mit gleichem oder nur rassenmäßig verschiedenem Erbgut ausgestatteter) Chromosomen stattfindet.

1) Als eine Auswechslung von Teilen der elterlichen Chromosomen (*Symmixis*) habe ich selbst vor mehr als 20 Jahren gewisse Bilder gedeutet, welche sich bei der Eireifung eines Kopepoden (*Cyclops viridis*) fanden (Jen. Zeitschr. 37, 1902, S. 343; Allg. Vererb., 3. Aufl., S. 360, 370; vgl. auch Matscheck, Arch. Zellf. 5, 1910, S. 103, Textfig. 24).

Was die erste der genannten Grundvorstellungen Morgans, die Annahme einer linearen Aneinanderreihung der Gene innerhalb der Chromosomen, anbelangt, so gilt für sie das, was kürzlich von anderer Seite¹⁾ über die Lokalisationstheorie gesagt wurde: daß nämlich zurzeit „wir Alle“ mehr oder weniger im Banne dieser Vorstellung stehen. In der Tat scheint es ja angesichts der fadenförmigen Beschaffenheit der als Träger der Erbinheiten betrachteten Chromosomen und im Hinblick auf die angenommene Parallellagerung der elterlichen Elemente kaum eine andere Wahl zu geben, als die Vorstellung einer linearen Aneinanderreihung der einzelnen Anlageteilchen. Überdies hat das mathematische Gewand, in welches die Theorie gekleidet ist, ihr in den Augen vieler ein unanfechtbares und endgültiges Aussehen verliehen. Immerhin werden diejenigen Forscher, welche auf Grund nahezu eindeutiger Bilder eine Aufquellung und Alveolisation der Altchromosomen in der Telophase und eine endogene Bildung der prophasischen faden- oder spiralförmigen Neuchromosomen innerhalb der den Altchromosomen entsprechenden Kernterritorien annehmen (s. unten Fig. 20), sich Gedanken darüber machen müssen, was denn eigentlich am Schlusse jeder Kernteilung aus der linearen Anordnung der Gene in den aufquellenden und dreidimensional sich vergrößernden Chromosomen der Telophase werden soll und wie man sich überhaupt den postulierten kontinuierlichen Zusammenhang zwischen den lokalisierten Genen der telo- und der prophasischen Elemente zu denken hat.

Von der zweiten der beiden Grundannahmen Morgans, der Hypothese von der Parallellagerung je zweier elterlicher Chromosomen, kann man erwarten, daß sie später einmal in direkter Weise mit cytologischen Mitteln endgültig bewiesen oder widerlegt werden kann. Zurzeit wird aber jeder Cytologe, der sich nicht von vornherein theoretisch festgelegt hat, mindestens zugeben müssen, daß weder das eine noch das andere bisher in endgültiger Weise erfolgt ist und daß das cytologische Fundament, auf welchem die Lehre von der Parallellagerung der elterlichen Chromosomen aufgebaut ist, ein sehr schwaches ist²⁾. Auch werden immer wieder Objekte gefunden, bei welchen sich ein Doppelbau der Chromatinfäden schon in den Endphasen der letzten spermatog-

1) F. v. Wettstein, Zeitschr. induct. Abst. 35, 1924, S. 195.

2) Allg. Vererb., S. 362 ff. u. 373 ff.

gonialen Teilung nachweisen und bis zum diakinetischen Stadium der ersten Reifungsteilung kontinuierlich verfolgen läßt¹⁾, und es sind die verschiedensten Auswege gesucht worden, um diese Bilder mit den gewöhnlichen Vorkommnissen vergleichen und vor allem auch mit der Annahme einer paarweisen Konjugation der elterlichen Chromosomen in Einklang bringen zu können²⁾. Jedenfalls kann von einer Klärung und einheitlichen Deutung der Bilder nicht gesprochen werden, vielmehr hat die Forschung hier einen ähnlichen Gang genommen, wie bei den gleich zu besprechenden Überkreuzungsfiguren: nachdem aus einer ganz speziellen Beobachtung (Verhalten der „Chromatin-Nucleoli“ bei *Protenor*) von Montgomery erschlossen worden war, daß in dem sogenannten Synapsisstadium die Konjugation je eines väterlichen und mütterlichen Chromosoms stattfinden müsse, und nachdem dieser fruchtbare Gedanke durch von Winiwarter u. a. ausreichend gestützt zu sein schien, wurde eine ganze Reihe von Forschern zu der Ansicht geführt, daß der von da an fast allgemein postulierte Vorgang einer Konjugation, zu dessen Annahme die Untersuchung der synaptischen Phase geführt hatte, gar nicht in der Synapsis selber, sondern in einem viel früheren Stadium stattfindet.

Die angenommene cytologische Basis der *crossing-over*-Erscheinungen. Nehmen wir einmal an, daß die zweite Grundannahme Morgans richtig sei und daß tatsächlich die Chromosomenpaare (*gemi*) der Gonocyten (Oo- und Spermatoocyten) I. O. durch Längskonjugation je eines väterlichen und

1) So haben wir uns neuerdings wieder überzeugt, daß dies für die Spermatogenese der Kopepoden gilt (vgl. Heberer, Zeitschr. wiss. Zool.). Bei den Eibildungsprozessen können durch äußere Bedingungen scheinbare Störungen dieses Verhältnisses herbeigeführt werden (s. unten).

2) Solche Auswege sind: parasyndetische Paarung der Chromosomen in den Telophasen der letzten spermatogonialen Teilung; metasyndetische Paarung in den Telophasen und Bildung von hufeisenförmigen Schlingen, deren Schenkel nach Durchbruch in der Umbiegungsstelle sich parallel zueinander lagern (sogenannte Faltungstheorie); rein-metasyndetische, schon in der Telophase der letzten Spermatoγονienteilung erfolgende Paarung der Chromosomen usw. Auch bei der uns hier am meisten interessierenden Insektengruppe, bei den Dipteren, zeigen die Chromosomen bereits in den Telophasen der letzten Spermatoγονienteilung oder noch früher eine paarweise Anordnung, die bald auf frühzeitige Längsspaltung, bald auf eine verfrühte parasyndetische Konjugation zurückgeführt wird (Dehorne, C. r. Ac. Sci. 172, 1921; Metz u. Nonidez, J. exper. Zool. 32, 1921; Keuneker, Zeitschr. Zell. u. Gew. 1, 1924).

eines mütterlichen Chromosoms entstehen, dann erhebt sich vor allem die Frage, ob tatsächlich die in den Prophasen der ersten Reifungsteilungen vielfach auftretenden Überkreuzungsfiguren (Fig. 16 u. 17)¹⁾ die Bedeutung haben, welche ihnen die Morganschule in Anlehnung an Janssens' Chiasmatischelehre zuschreibt.

Vielleicht ist es zweckmäßig, zunächst eine Vorfrage zu erledigen: ist es überhaupt auf vererbungscytologischem Gebiete erlaubt, zellengeschichtliche Beobachtungen, die bei einer Organismengruppe gemacht worden sind, dazu zu benützen, um die bei einer anderen Gruppe auf kreuzungsanalytischem oder genealogischem Wege gewonnenen Ergebnisse physiologisch verständlich zu machen? Bekanntlich geschieht dies in der heutigen

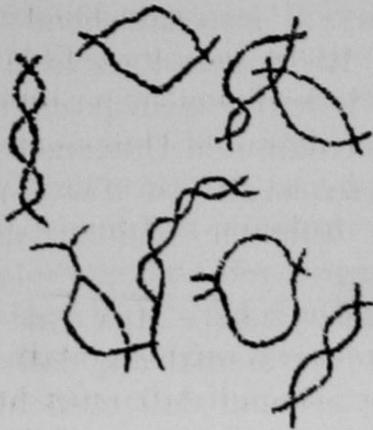


Fig. 16.

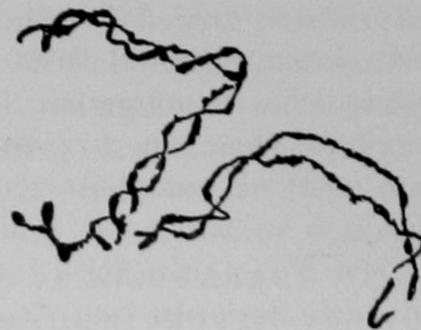


Fig. 17.

Erblichkeitsforschung im weitesten Umfange: die cytologischen Bilder, die bei einer Heuschrecke gefunden wurden, werden ohne Bedenken herangezogen, um die Befunde bei *Drosophila* zu erklären, und man spricht heute schon von den Geschlechtschromosomen des Menschen wie von realen Dingen, obwohl solche Gebilde bisher nur bei den Hemipteren und wenigen anderen Tiergruppen in vollkommen einwandfreier Weise nachgewiesen und mit großer Wahrscheinlichkeit zur Geschlechtsbestimmung in Beziehung gebracht werden konnten. Ich möchte glauben, daß tatsächlich keine grundsätzlichen Bedenken gegen Übertragungen und Verallgemeinerungen dieser Art bestehen, wenn solche mit

¹⁾ Die Fig. 16 u. 17 geben die Chromosomen aus der Eibildung eines Haies (nach Rückert) und aus der Pollenbildung von *Lilium* (nach Grégoire) wieder.

Vorsicht und mit allen Vorbehalten und auf Grund eigener cytologischer Erfahrungen vorgenommen werden: denn daß die Bilder, welche uns bei den Reifungserscheinungen der höheren Tiere und Pflanzen entgegentreten, vielfach bis in kleinste Einzelheiten die wunderbarste Übereinstimmung zeigen¹⁾, und daß es schließlich doch einmal glücken wird, sie einheitlich zu deuten, kann wohl kaum bezweifelt werden, und andererseits läßt sich heute schon übersehen, daß speziell auf dem Gebiete der Mendelschen Vererbung mindestens bei allen höheren Organismen, einschließlich des Menschen, die nämlichen Hapterscheinungen wiederkehren. So liegt es also sehr nahe, Übertragungen der obigen Art zu versuchen. Jedoch sollte dabei stets, was in Lehrbüchern und zusammenfassenden Darstellungen in der Regel nicht zu geschehen pflegt, darauf hingewiesen werden, daß die cytologischen Grundlagen, auf denen sich die heutigen Vorstellungen aufbauen, noch durchweg unsicher sind und daß andererseits für einige Objekte Beobachtungen von größter Deutlichkeit vorliegen, welche mit den herrschenden Theorien auf keinen Fall in Einklang gebracht werden können.

Alles dies gilt im besonderen für die Überkreuzungsfiguren und ihre Deutung. Vom cytologischen Standpunkt aus²⁾ ist als Einwand gegen die Morgansche Deutung in erster Linie die ungleichmäßige Verbreitung anzuführen, welche die Überkreuzungsfiguren, schon soweit es sich um die Prophasen der ersten Reifungsteilung handelt, in der Tier- und in der Pflanzenwelt haben. Allerdings kommen diese Bilder in beiden Organismenreichen in durchaus übereinstimmender Weise vor, aber in manchen Gruppen, und zwar gerade in solchen, die kreuzungsanalytisch genau durchforscht sind, scheinen sie vollkommen zu fehlen. So sind bei *Drosophila melanogaster*, der eigentlichen Basis der crossing-over-Theorie, soweit mir bekannt ist, überhaupt noch

1) Dies zeigten schon die ersten vergleichenden Versuche, die ich selbst auf diesen Gebieten unternommen habe und die sich auf die Übereinstimmung bezogen, welche die Vorstadien der ersten Teilung bei der Pollen- und Eibildung der Phanerogamen, bei der Sporenbildung der Farnkräuter und bei der Samen- und Eireife der höheren Tiere aufweisen (Biol. Zentralbl. 17, 1897). Insbesondere gilt diese Übereinstimmung für die Chromosomenformen der Diakinese, wie ich damals erstmals die „zweite Unterphase der Prophase“ nannte.

2) Vom mathem. Standpunkt aus hat Trow (Journ. Gen. 5, 1916) Einwände erhoben. Vgl. Nachtsheim, Zeitschr. ind. Abst. 22, 1920; Stieve, l. c., S. 506.

keine Bilder dieser Art gefunden worden, auch fehlen sie bei *Oenothera*, deren Chromosomen von dem Moment an, in welchem eine paarweise Aneinanderlagerung hervortritt, eine kurze, gedrungene Gestalt zeigen und deshalb sich unmöglich umeinander wickeln können, „a very disturbing fact for those who write about ‚crossing over‘ in *Oenothera*“ (Gates)¹⁾.

Eine physiologische Erklärung für diese Verschiedenheiten wird vielleicht durch die Verhältnisse bei den Kopepoden nahegelegt. Bei einer Lokalrasse von *Cyclops strenuus* habe ich hinsichtlich des Verhaltens der Kernsubstanz der Oocyten I. O. wesentliche Unterschiede gefunden, je nachdem eiersacklose, zum Teil sicher erstgebärende und eiersacktragende, mehrgelbärende Weibchen vorliegen. Bei ersteren nimmt die diakinetische Chromosomenbildung und -verdichtung einen viel rascheren Verlauf, während bei letzteren in den gestauten Ovidukteiern ein „Keimbläschenstadium“ eingeschaltet ist und die langen, feinen, mit zahlreichen Überkreuzungen versehenen Doppelfäden offenbar eine geraume Zeit fortbestehen und so in den Präparaten eine den Gesamteindruck beherrschende Rolle spielen²⁾. Auch mein Schüler Matscheck ist bei einem Vergleich der verschiedenen *Cyclops*-Arten zur Aufstellung von 2 Typen gekommen, welche sich im ganzen mit den beiden für *Cyclops strenuus* beschriebenen Modifikationen decken³⁾ und in einer ungleich raschen Entwicklung der Ovidukteier ihre Ursache haben mögen. Vielleicht findet sich von diesen Beobachtungen aus ein Weg, um die ungleichmäßige Verbreitung typischer Überkreuzungsfiguren bei Tieren und Pflanzen verständlich zu machen.

Noch wichtiger für die Beurteilung der Überkreuzungsfiguren ist ein zweiter Punkt: das Auftreten typischer Überkreuzungsfiguren außerhalb der Prophasen der ersten Reifungsteilung, also an Orten, wo sie kaum die Bedeutung haben können, die ihnen von der crossing-over-Theorie zugeschrieben wird. So finden sich bei den tripyleen Tiefseeradiolarien bei der Vorbereitung zu vege-

1) Journ. Her. 13, 1922. Die Paarung ist nach Gates eine metasynetische (telosynaptische).

2) Arch. Mikr. An. 41, 1893, S. 461 ff., Taf. 27, Fig. 7—9, verglichen mit Fig. 14—16. Die feinen Doppelfadensegmente u. kräftigen Doppelpunkt bei *C. strenuus* erinnern außerordentlich an die Bilder, welche Robertson (Journ. Morph. 27, 1916, bes. Fig. 149 u. 150a) für *Akridier* gegeben hat.

3) Arch. Zellf. 5, 1910.

tativen Zweiteilungen lange Doppelspiralen (Fig. 19 a, b), die innerhalb wurstförmiger Kernplasmaportionen als wandständige Bildungen ihre Entstehung nehmen (Fig. 18 bei *a* u. *b*) und bei zunehmender Verkürzung und Kondensation durchaus das Aussehen annehmen, welches die diakinetischen Chromosomenpaare bei vielen Tieren und Pflanzen aufweisen (Fig. 19 d—f)¹⁾. Ferner wurden spiralg umeinander gewundene Chromatinfäden in den Urgeschlechtszellen von Cyclops²⁾, in somatischen Zellen von Dipteren (Calliphora, Homalomyia, Corethra u. a.), also bei der-

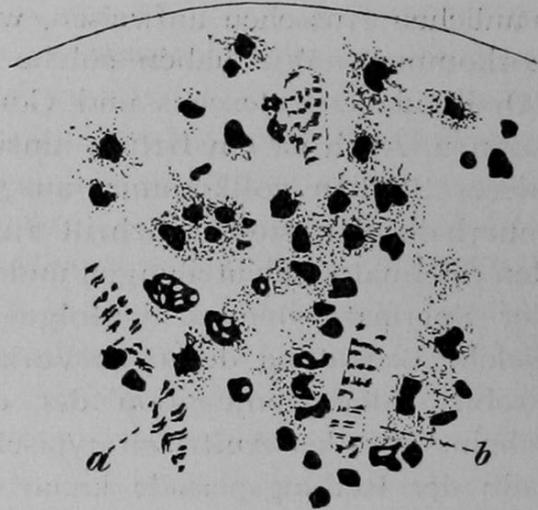


Fig. 18.

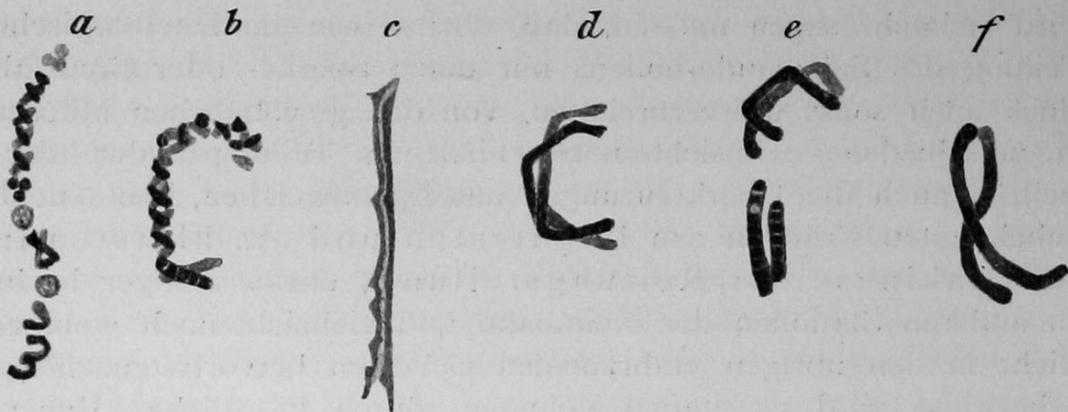


Fig. 19.

jenigen Insektengruppe, zu welcher *Drosophila* gehört³⁾, und ebenso in embryonalen pflanzlichen Geweben⁴⁾ gefunden. Von besonderem Interesse scheint es mir aber zu sein, daß gerade auch bei den Heuschrecken (Akridiern), welche ja bei der Erörterung

1) *Ergebn. D. Tiefsee-Exp.*, Bd. 14, 1908, S. 680; vgl. auch *Allg. Vererb.*, 3. Aufl., S. 80, 82, 345; *Genetica* 4, 1922, S. 222 (Fig. 2).

2) *Arch. mikr. An.* 39, 1892, Taf. 24, Fig. 8 u. 9. Eine vergleichende Untersuchung dieser Stadien ist durch M. von Gizycki aufgenommen worden, ist aber durch den Tod des jungen Forschers, der ein Opfer des Krieges geworden ist, unterbrochen worden.

3) Metz, *J. exp. Zool.* 21, 1916; Dehorne, *C. r. Ac. Sci.* 172, 11. IV. und 27. VI. 1921.

4) Vgl. Lundegård, *Jahrb. wiss. Bot.* 48, 1910, Taf. 6, Fig. 5 u. a.

der crossing-over-Frage eine so wichtige Rolle spielen, auch in den Spermatogonien die in diploider Zahl vorhandenen Doppelchromosomen Umwicklungen und Überkreuzungen vom nämlichen Aussehen aufweisen, wie sie in den Spermatocyten i. O. vorkommen. Wir haben solche Bilder zunächst bei zwei Arten (*Oedipoda coerulescens* und *Gomphocerus maculatus*) feststellen können. Auch ist ein Irrtum hinsichtlich der zeitlichen Festlegung dieser Stadien vollkommen ausgeschlossen, weil es möglich ist, innerhalb der Hoden Schritt für Schritt die aufeinanderfolgenden Spermatogonienteilungen und die prophasischen Veränderungen der Spermatocyten zu verfolgen¹⁾. Abgesehen von der Frage, welche Bedeutung derartige Vorkommnisse für das vielumstrittene Problem der Konjugation der elterlichen Chromosomen haben, scheint mir das Auftreten typischer Überkreuzungsfiguren außerhalb der Reifungsperiode kaum mit den Grundgedanken der ursprünglichen crossing-over-Theorie verträglich zu sein, es sei denn, daß man auch hier zu neuen Hilfsannahmen greifen will. Man wird vielmehr sagen müssen, daß, ebenso wie die heterotypische Teilung des Salamanderhodens nur einen Spezial- oder Grenzfall eines auch sonst weitverbreiteten, von den gewöhnlichen Mitosen in verschiedener Hinsicht unterschiedenen Teilungsmodus darstellt²⁾, auch die Überkreuzungen aus irgendwelchen, heute noch unbekanntem Gründen am leichtesten und am klarsten in der Diakinese der Reifungsteilung, etwas weniger leicht an anderen Stationen der Keimbahn und vielleicht noch weniger leicht in den übrigen embryonalen Geweben hervortreten. Möglicherweise wird es einmal gelingen, durch künstliche „Hyperembryonalisierung“ von Keimbahn- oder sonstigen Zellen auch die Überkreuzungen häufiger und deutlicher zum Vorschein zu bringen, so wie es z. B. möglich ist, durch Ätherisierung den somatischen Teilungstypus in manchen Zügen dem heterotypischen anzunähern³⁾. Jedenfalls dürften sich aus der weiten Verbreitung, welche die Überkreuzungsfiguren auch außerhalb der Reifungsperiode haben, kaum überwindliche Schwierigkeiten für die Ansicht ergeben, daß ihnen bei einem regelmäßig verlaufenden Faktorenaustausch eine fundamentale biologische Bedeutung zukommen soll.

1) Haecker u. Eisentraut, Zeitschr. ind. Abst.

2) Allg. Vererb., 3. Aufl., S. 81. Vgl. auch Dehorne, C. r. Ac. Sci. 172, 1921.

3) Biol. Zentralbl. 24, 1904.

Weniger dürfte ein anderes Bedenken in die Wagschale fallen, nämlich der Umstand, daß man hinsichtlich der zellphysiologischen Ursachen des crossing-over-Mechanismus und der physikalischen Kräfte und chemischen Affinitäten, die bei einer Durchbrechung und wechselseitigen Verbindung in Betracht kommen könnten, wohl kaum eine einleuchtende Hypothese aufzustellen vermag. Entweder müßten es Kräfte sein, die außerhalb der Chromosomen liegen, dann wäre es aber, wie kürzlich¹⁾ ausgeführt wurde, schwer denkbar, daß an dem Schnittpunkte der Fäden oder Stäbchen beide gekreuzten Elemente durchbrechen, wie es die Hypothese verlangt. Es könnte, wenn es sich z. B. um Druckkräfte handeln würde, höchstens das eine an dieser Stelle durchbrechen, während das andere als Hebelstützpunkt (Hypomochlion) dienen würde. Oder die Kräfte sind in den Chromosomen selbst gelegen: dann würden aber — welches der von Morgan²⁾ gegebenen Schemata auch gültig wäre — die Teilungsvorgänge so sehr von allem dem abweichen, was uns sonst von Teilungsvorgängen bei Automerizonten (Roux) irgendwelcher Ordnung bekannt ist, daß nur ein Rätsel auf das andere gehäuft würde. Noch weniger einleuchtend erscheint der Vorgang der Auswechslung von Chromosomenstücken, wenn man berücksichtigt, daß nach Chambers³⁾ in den lebenden Spermatozyten von Heuschrecken (*Dissosteira*) die Chromosomen eine dehnbare hyaline Marksubstanz besitzen, welche von Klumpen färbbarer Körnchen bekleidet sind, und daß diese Körnchen bei künstlicher, mittels einer Nadel bewirkter Dehnung der Fäden auseinanderrücken und, wenn die Fäden sich wieder zusammenziehen, in ihre ursprüngliche Lage zurückkehren. Mit einer solchen Dehnbarkeit der Chromosomen dürfte doch die Annahme von Durchbrüchen und Auswechslungen im Widerspruch stehen.

Schwierigkeiten dieser oder jener Art haben denn auch manchen Forscher veranlaßt, die vermutete Auswechslung in eine frühere Phase zurückzuverlegen. Ehe wir uns aber damit beschäftigen, wollen wir nochmals auf die Überkreuzungsfiguren zurückkommen und uns die Frage vorlegen, welches mutmaßlich ihre eigentliche zellphysiologische Bedeutung ist. Ist doch die

1) P. Meyer, Ztschr. ind. Abst. 32, 1923, S. 299.

2) Morgan-Nachtsheim, S. 71, 79 ff.

3) R. Chambers, General Cytol., Sect. V, Univ. Chicag. Press 1924, S. 268.

Ansicht ausgesprochen worden, daß ohne die Annahme einer Auswechslung von Chromosomenstücken das Strepsinemastadium „une énigme et une superfétation“ sei¹⁾. Es darf wohl gesagt werden, daß die typischen Bilder von früh- und spätdiakinetischen Überkreuzungsfiguren, wie wir sie bei Kopepoden, Haien u. a. finden, bei unbefangener Betrachtung zunächst den Eindruck erwecken, daß auch in der diakinetischen Phase innerhalb des Kernraums keine statischen Gleichgewichtszustände herrschen, wie es manchem Morphologen durch das fixierte Objekt vorgetäuscht wird, sondern daß auch hier während der Kondensation der Chromosomen ein ruheloses Spiel von Torsionen stattfindet und durch vorübergehende Kettenbildungen und andere Bewegungen die statische und chemodynamische Gleichgewichtslage fortwährend verändert und verschoben wird. Um speziell das Vorkommen von Umwicklungs- und Überkreuzungsfiguren zu erklären, kann man zwei Ursachen annehmen. Schon vor 20 Jahren hat Lillie²⁾ nachzuweisen versucht, daß speziell im Spirem- und Äquatorialplattenstadium der Zellteilung die gleichmäßige Verteilung der Chromatinfäden und -schleifen auf elektrostatischer Abstoßung gleichsinnig (negativ) geladener Kolloidkörper beruht. Es wäre denkbar, daß speziell auch bei der Bildung der Überkreuzungsfiguren elektrostatische Verhältnisse eine Rolle spielen und daß diese Wirkungen eher ein gegenseitiges Distanzhalten als eine öftere Verknotung der umeinander gewickelten Einzelfäden, wie sie von der crossing-over-Theorie verlangt wird, zur Folge haben dürften³⁾. In sehr einleuchtender Weise hat auch P. Meyer⁴⁾ die Überkreuzungsfiguren in dieser Weise zu erklären versucht, indem er ebenso wie Lillie die beiden Elemente eines Chromosomenpaares als Kolloidkörper betrachtet, die, wie ihre Affinität zu basischen Farbstoffen zeigt, eine saure Beschaffenheit haben und daher infolge Freiwerdens positiver Wasserstoffionen in gleichem Sinne negativ geladen sind. Kommen nun, wie Meyer meint, die beiden Einzelchromosomen unter der Wirkung irgendwelcher Kräfte aus weiterem Abstand zur Annäherung, so wird im Wechselspiel der annähernden und abstoßenden Kräfte eine

1) F. A. Janssens, Cell. 25, 1909, S. 392, 405.

2) R. S. Lillie, Biol. Bull. 8, 1905; Am. J. Phys. 15, 1905. Vgl. Rhumbler in Abderhaldens Hdbch. d. biol. Arbeitsmeth., Abt. V, Teil 3, S. 371.

3) Genetica 4, 1922, S. 221.

4) Zeitschr. ind. Abst. 32, 1923, S. 299.

Parallellagerung bzw. eine spiralgewundene Umeinanderwicklung bewirkt werden. Der letztere Zustand würde ein stabileres Gleichgewicht darstellen.

Es könnten aber noch andere Ursachen bei der Bildung der Überkreuzungsfiguren mitwirken. Von verschiedenen Beobachtern ist bekanntlich festgestellt worden, daß die Chromosomen in den frühesten Stadien der Prophase als spiralgewundene, vielfach von Anfang an längsgespaltene Fäden ihre Entstehung nehmen. Wie ich in meiner Achromatinhypothese¹⁾ zu zeigen versucht habe, würde dann die von Zelle zu Zelle fortdauernde Kontinuität der Chromosomen-Individuen so zu erklären sein, daß durch Aufquellung und Alveolisierung der telophasischen

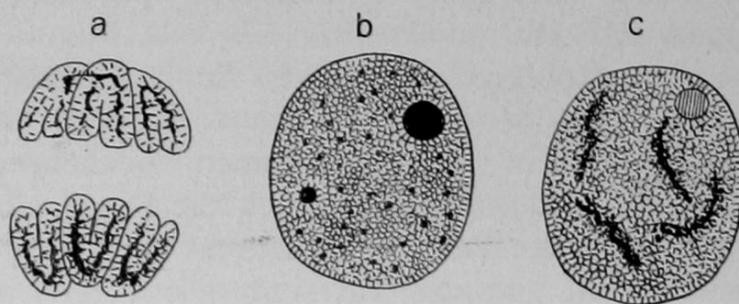


Fig. 20.

Chromosomen (Fig. 20 a) Kernterritorien entstehen, deren Grenzen während des „Ruhestadiums“ (Fig. 20 b) unsichtbar werden, und daß dann innerhalb dieser Kernterritorien die neuauftretenden prophasischen Chromosomen in Gestalt von lokalisierten spiralfeder- oder stäbchenartigen Verdichtungen ihre Entstehung nehmen (Fig. 20 c) und also zu den alten Chromosomen im Verhältnis der Tochter zur Mutter oder der Bakterienspore zum mütterlichen Bakterium stehen. Besonders die Bilder bei den Radiolarien (Fig. 18) scheinen darauf hinzuweisen, daß die innerhalb der einzelnen Kernterritorien entstehenden prophasischen Chromosomenanlagen bei ihrer Entwicklung durch Wachstumswiderstände in ähnlicher Weise in ihrer Form bedingt werden, wie dies für zahlreiche andere wachsende Organe

1) Jen. Zeitschr. 37, 1902, S. 386; Erg. u. Fortschr. Zool. 1, 1907, S. 24; Allg. Vererb., 3. Aufl., S. 42, 345. Vgl. auch die Bilder, welche von Wenrich (Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. 60, 1916) für die Heuschrecke *Phrynotettix* gegeben und von Morgan ausführlich besprochen worden sind.

von cylindrischer Form gilt²⁾). Derartige Verhältnisse mögen, worauf nicht näher eingegangen werden soll, bei der Entstehung der Überkreuzungsfiguren ebenfalls mitwirken.

Endlich darf man auch die Möglichkeit nicht ganz ausschließen, daß bei einigen der in Betracht kommenden Chromatinfiguren künstliche, durch die Konservierung, speziell durch plasmolytische Vorgänge bewirkte Verzerrungen eine nicht ganz nebensächliche Rolle spielen, wie dies ganz sicher bei vielen, von botanischen und zoologischen Autoren wiedergegebenen präsynaptischen und synaptischen Bildern der Fall ist. Doch kann wohl kaum bezweifelt werden, daß der wesentliche Charakter der Überkreuzungsfiguren, die spirilige Umeinanderwicklung der Einzeläden, ein durchaus natürliches und offenbar physikalisch erklärbares Phänomen darstellt.

Wenn also die Überkreuzungsfiguren des Strepsinemastadiums und der späteren diakinetischen Phasen schwerlich als Ort der crossing-over-Vorgänge in Betracht kommen, vielmehr eine näher liegende Erklärung finden, so erhebt sich die Frage, ob vielleicht die cytologische Basis des Faktorenaustauschs an einer anderen Stelle zu suchen ist. In der Tat sind, wie bereits angedeutet wurde, einige Forscher der Ansicht, daß die crossing-over-Vorgänge in noch früheren Phasen der Reifungsperiode stattfinden. Bekanntlich sollen sich diese nach dem chronologischen Schema von Winiwarters in folgender Weise aneinander reihen: zunächst treten im Leptonema-Stadium die ersten Anlagen der prophasischen Chromosomen als einfache, lange, dünne, schwachfärbbare Fäden auf, sodann erfolgt im Zygonema-Stadium die paarweise Konjugation je eines väterlichen und mütterlichen Chromosoms durch Parallellagerung (Parasyndesis), weiterhin verschmelzen im Pachynema-Stadium die doppelten Fäden zu einfachen dicken Fäden, um später im Strepsinema- oder diplotänen (frühdiakinetischen) Stadium wieder auseinanderzuweichen und die bekannten Ring- und Überkreuzungsfiguren zu bilden. Während nun, wie wir gesehen haben, in erster Linie das Strepsinemastadium als die Zeit des Crossing-over angesehen wurde, wird dieses jetzt immer weiter zurückverlegt. So hat z. B. Wilson²⁾, der von der Existenz eines Vorgangs dieser Art überzeugt ist, aber allerdings einräumen muß, daß die Annahme eines

r) Vgl. auch *Genetica* 4, 1922, S. 222.

2) Wilson u. Morgan, *Am. Nat.* 54, 1920, S. 205, 211.

solchen weniger auf cytologischen als auf genetischen Beweisen beruht, den Verdacht ausgesprochen, daß irgendein innerer (d. h. wohl mikroskopisch nicht nachweisbarer) Torsionsprozeß schon im dickfädigen Knäuel, also im Pachynemastadium, stattfindet. Zu noch weiteren Konzessionen ist Renner¹⁾ geneigt. Er hält, wie übrigens auch Morgan selbst²⁾ und Gates (s. oben S. 158) ein Crossing-over zwischen fertigen Chromosomen für unwahrscheinlich und meint, daß vielleicht ein Austausch zwischen den beiden Keimplasmen noch im Stadium der kontinuierlichen Knäuel (Pachynemastadium) oder gar noch vor dem Auftreten färbbaren „Chromatins“ im Stadium äußerst zarter Ketten, also wohl schon im frühesten Zygonemastadium oder noch vor der angenommenen paarweisen Annäherung der Chromosomen stattfindet. Während also die Aufstellung der Hypothese, daß der Faktorenaustausch durch Auswechslung kleinerer oder größerer Fadenstücke zustande kommt, doch wohl im wesentlichen durch die Bilder des Strepsinemastadiums suggeriert oder wenigstens in hohem Maße befestigt worden ist³⁾, wird neuerdings der crossing-over-Prozeß mehr und mehr auf Stadien zurückbezogen, die einer mikroskopischen Auflösung und Deutung fast unüberwindliche Schwierigkeiten entgegenbringen.

Schon die Annahme, daß der Austausch bereits in den frühen dünnfädigen Phasen des Strepsinema- oder frühdiakinetischen Stadiums stattfindet, läßt sich schwer mit den tatsächlichen Befunden vereinigen. Denn wenigstens bei den mir näher bekannten Objekten (Kopepoden, Heuschrecken) zeigen die frühdiakinetischen, langausgezogenen, dünnfädigen Doppelfäden bei ihrem ersten Auftreten eine viel zu große Zahl von Überkreuzungen, als daß sie mit einer Theorie, die im allgemeinen nur mit einfachen, doppelten oder dreifachen cross-overs rechnet, gut in Einklang gebracht werden könnte. In noch früheren Stadien dürfte aber überhaupt jede Möglichkeit fehlen, die theoretisch postulierten Auswechslungen, auch wenn sie wirklich bestehen sollten, mit unseren jetzigen Hilfsmitteln mikroskopisch festzustellen.

Logische Einwände. Wie die beiden Hauptvoraussetzungen und die cytologische Begründung namentlich des crossing-over-

1) Biol. Zentralbl. 40, 1920, S. 275.

2) Mo. Na. S. 89. In seiner ersten Mitteilung (Sci., N. S., 34, 1911) spricht Morgan noch von dem Strepsinemastadium.

3) Vgl. Janssens, Cell. 25, 1909; Morgan, Sci., N. S., 34, 1911; Sturtevant, J. exp. Zool. 14, 1913.

Prozesses, so sind, wie wir bereits früher gesehen haben (vgl. z. B. S. 136), auch andere Punkte der Morganschen Theorie mancherlei Einwänden spezieller Art ausgesetzt. Besonders schwerwiegend scheint mir aber ein grundsätzliches Bedenken logisch-methodologischer Art zu sein. Es bezieht sich auf die Notwendigkeit, fast bei jedem neuen Schritt, der in der *Drosophila*-Forschung gemacht wird, die Deutung der Resultate mit ergänzenden Hypothesen, die zum Teil unverkennbar den Charakter von ad hoc-Annahmen haben, zu belasten. Dies gilt auch für die neueren Arbeiten der drei skandinavischen Forscher Mohr¹⁾, Bonnier²⁾ und Winge³⁾, die Material und Methodik aus Amerika übernommen und die *Drosophila*-Analyse mit größtem Scharfsinn weiterzuführen versucht haben. Wer ihre Arbeiten mit gespanntem Interesse und bereit, sich überzeugen zu lassen, einem sorgfältigen Studium unterwirft, der wird auch hier über den Eindruck nicht hinwegkommen, daß die neueingeführten Hilfsannahmen doch nicht immer den Charakter gewöhnlicher Arbeitshypothesen festhalten, d. h. solcher Aussagen, durch welche mehrere Gruppen von Erscheinungen im Einklang mit dem gesicherten Schatz unserer Erfahrungen zusammengefaßt werden und welche womöglich einer direkten Prüfung zugänglich sind. Manche von ihnen stellen sich viel eher als ad hoc-Konstruktionen dar, die auf einen einzelnen Spezialfall zugeschnitten sind⁴⁾. Es wurde vor Jahren von „wilden Spekulationen“ gesprochen, als Weismann den Rouxschen „Kampf der Teile im Organismus“ auf die letzten Einheiten des Keimplasmas zu übertragen versuchte. Es scheint aber, daß heute die biologische Forschung bezüglich der Anwendung und Anerkennung von Hypothesen viel toleranter geworden ist und daß man, wie manche zusammenfassende Darstellungen zeigen, speziell auf vererbungszytologischem Gebiete

1) O. L. Mohr, *Hereditas* 4, 1923, S. 142; *Zeitschr. ind. Abst.* 30, 1923, S. 108 u. 279.

2) G. Bonnier, *Her.* 4, 1923, S. 81.

3) Ö. Winge, *Genetica* 4, 1922, S. 321.

4) Dahin dürfte z. B. die Annahme einer Genebasis gehören, d. h. eines Substrates, in welches die Gene eingebettet sind und das seinerseits Wirkungen genetischer Art ausübt (Bonnier), oder die Einführung zweier eng miteinander gekoppelter rezessiver Letalfaktoren (Winge); vgl. im übrigen die Ausführungen S. Tschuloks (*Deszendenzlehre*, Jena 1922, S. 64) über Zweck, Umfang, Form u. Erkenntniswert hypothetischer Aussagen.

fast mehr als früher geneigt ist, vermutete Zusammenhänge als tatsächlich existierend hinzunehmen.

Wenn trotz zahlreicher Bedenken, welche schon die Grundannahmen der Theorie und die Methodik betreffen, nicht wenige Forscher und auch solche, denen reichliche cytologische Erfahrungen zur Verfügung stehen, sich veranlaßt sahen, sich ganz auf den Boden der Morgan-Schule zu stellen, so lag die Ursache nicht nur in dem mathematischen Gewand, in welches die Hauptresultate gekleidet sind, und in der Möglichkeit, auf Grund des gewonnenen Zahlenmaterials gewisse Voraussagen zu machen¹⁾. Ein Hauptgrund war offenbar auch die scheinbare Unmöglichkeit, auf irgendeine andere Weise, als eben durch die Annahme einer linearen Anordnung der Gene, die wie die Perlen eines Halsbandes wohl abgegrenzt nebeneinander liegen, jene mathematischen Verhältnisse unserer Anschauung näher zu bringen. In der Tat ist zurzeit niemand imstande, den bis in die letzten Winkel und Klüfte des Arbeitsgebietes eindringenden Ideengängen Morgans und seiner Schüler irgendeine Anschauung gegenüberzustellen, welche in gleich erschöpfender Weise die sämtlichen Einzelergebnisse der Kreuzungsanalyse berücksichtigt. Aber man wird sich fragen dürfen, ob allein daraus, daß es einer Theorie scheinbar gelungen ist, ein ganzes Gebiet zu decken und mit Hilfe ergänzender Annahmen auch alle Einzelergebnisse verständlich zu machen, mit Notwendigkeit zu entnehmen ist, daß sie den einzig möglichen Erklärungsweg darstellt? Hat doch auch z. B. Weismann mit seiner rein-evolutionistischen Kleimplasma- und Determinantentheorie zum ersten Male versucht, von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus das ganze Gebiet der Vererbung und Entwicklung nach jeder Richtung hin durchzudenken und durchzuarbeiten, und dennoch ist diese Lehre, die wie wenige andere biologische Theorien anregende und befruchtende Wirkungen ausgeübt hat, heutzutage, was speziell die Frage der Anlagenentfaltung anbelangt, wohl allgemein aufgegeben und von epigenetisch-evolutionistischen, meist nur in allgemeinen Formen sich bewegenden Gedankengängen verdrängt worden.

1) Vgl. Morgan-Nachtsheim, S. 94.

12. Kapitel.

Bedeutung des Pluripotenz- und Umstimmungsbegriffes für die Frage der Anlagenspaltung.

c) Physiologische Erklärungsversuche.

Es mag bei dem heutigen Stande unserer zellphysiologischen und kolloidchemischen Kenntnisse zurzeit als vollkommen aussichtslos erscheinen, auf einem anderen, als auf dem von Morgan beschrittenen, im wesentlichen morphologischen Wege, den eigentlichen Vererbungsmechanismus in Angriff zu nehmen und womöglich bis zu seinen Wurzeln vorzudringen. Wenn an dieser Stelle trotzdem der Versuch gemacht werden soll, von einer mehr allgemein-physiologischen Betrachtungsweise aus die Tatsachen der Kreuzungsanalyse mit gutgesicherten zellgeschichtlichen Ergebnissen in Verbindung zu bringen, so geschieht dies, weil die in dieser Schrift vertretene Annahme einer Pluripotenz des Keimplasmas hierzu gewisse Anhaltspunkte bietet und weil bei einer steigenden Anzahl von Biologen das Bestreben deutlich hervortritt, bei derartigen vererbungscytologischen Erklärungsversuchen die morphologische Auffassung schrittweise durch eine natürlichere physiologisch-chemische zu ersetzen¹⁾.

Es seien zunächst die Ansichten einiger Forscher besprochen, welche sich nicht bloß auf eine Kritik der Morganschen Lehre beschränkt, sondern neue Gesichtspunkte einzuführen versucht haben. Lehmann und Renner²⁾ haben zur Erklärung der Mendelschen Spaltungen die umkehrbaren Reaktionen herangezogen und speziell der letztgenannte Forscher hat auch schon

1) *Genetica* 4, 1922, S. 233.

2) Vgl. hierzu auch E. Lehmann, *Zeitschr. ind. Abst.* 13, 1915, S. 162; *Zeitschr. Bot.* 10, 1918, S. 548; Renner, l. c., S. 268.

den Versuch gemacht, die bei dihybriden Kreuzungen auftretenden Neukombinationen der Gene, die von Bateson, Punnett u. a. beschriebene Faktorenkoppelung und -repulsion und die crossing-over-Erscheinungen unter Hinweis auf gewisse Ähnlichkeiten, welche alle diese Vorgänge mit den reversiblen Reaktionen zeigen, unter einen einheitlichen Gesichtspunkt zu bringen.

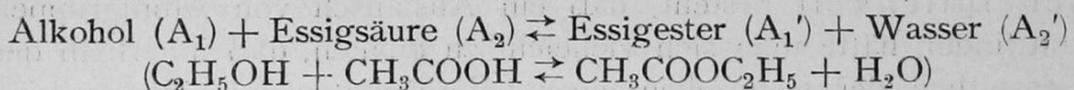
Umkehrbare Reaktionen sind bekanntlich dadurch gekennzeichnet, daß die Reaktion zwischen den beiden Ausgangsstoffen A_1 und A_2 Halt macht, also zu einem Gleichgewichtszustand gelangt, wenn die Reaktionsprodukte A_1' und A_2' in einer bestimmten Konzentration neben den Ausgangssubstanzen vorhanden sind, und daß man zu dem nämlichen Gleichgewichtszustand kommt, einerlei ob man das Paar A_1, A_2 oder das Paar A_1', A_2' als Ausgangspunkt nimmt. Man drückt dies Verhältnis durch die Formel



aus. Bezeichnet man ferner die Massen der vier Stoffe mit m_1, m_2, m_1', m_2' , so besteht für das Verhältnis der vier Massen im Gleichgewichtszustand die Gleichung

$$\frac{m_1 \cdot m_2}{m_1' \cdot m_2'} = K,$$

wo K eine konstante Größe, die sogenannte Gleichgewichtskonstante bedeutet. So gilt für die von Lehmann und Renner als Beispiel herangezogene Reaktion



die Gleichung

$$\frac{m_1 \cdot m_2}{m_1' \cdot m_2'} = \frac{1}{4} \quad \text{oder} \quad 4 m_1 \cdot m_2 = m_1' \cdot m_2' \quad (\text{oder} \quad 2 m_1 \cdot 2 m_2 = m_1' \cdot m_2'),$$

d. h. das Produkt aus den Massen oder Konzentrationen der Reaktionsprodukte Ester und Wasser ist 4mal so groß als das Produkt aus den Massen oder Konzentrationen von Alkohol und Essigsäure.

Die Grundlage aller dieser Beziehungen bildet das sogenannte Massenwirkungsgesetz, dem zufolge für die Geschwindigkeit oder Heftigkeit einer Reaktion außer der chemischen Affinität die Mengen der Reaktionskomponenten von maßgebender Bedeutung sind. Aber wie schon Renner ausgeführt hat, kommt für unsere Betrachtungen das Massenwirkungsgesetz als solches nicht in Frage. Nur insofern aus dem Verhalten der Massen Schlüsse auf die Häufigkeit oder Wahrscheinlichkeit gezogen wer-

den können, mit der zwischen zwei einzelnen Molekeln eines Stoffgemisches Reaktionen („Auswechslungen“) zustande kommen, bildet das Massenwirkungsgesetz auch für den Vergleich mit organischen Prozessen die primäre Grundlage. So besagt die oben gegebene Gleichung für die Esterbildung $2m_1 \cdot 2m_2 = m_1' \cdot m_2'$, daß im Gleichgewichtszustand die Massen von Ester und Wasser (d. h. ihre Konzentration oder die Zahl der Molekeln in der Raumeinheit) doppelt so groß sind, als diejenigen von Essigsäure und Alkohol, daß also die Umwandlung Alkohol + Essigsäure in Ester + Wasser doppelt so leicht gelingt, wie die umgekehrte. Wäre also eine Alkoholmolekel und eine Essigsäuremolekel in einem abgeschlossenen Raum abgegrenzt und ebenso in einem anderen Raume eine Estermolekel und eine Wassermolekel, so würde die Wahrscheinlichkeit, daß man nach einer gewissen Zeit die ersteren in Ester und Wasser umgesetzt findet, doppelt so groß sein, als die Wahrscheinlichkeit, daß zwischen der Ester- und der Wassermolekel eine Reaktion erfolgt ist.

Man könnte nun einen Vergleich in folgender Weise ausführen: den einzelnen Molekelpaaren entsprechen die einzelnen Paare homologer elterlicher Chromosomen, und wie zwischen den beiden Gliedern eines Molekelpaares nur eine durch verschiedene Momente (Affinität, Mengenverhältnisse, Temperatur) bedingte Wahrscheinlichkeit besteht, daß ein Austausch von Atomgruppen stattfindet, hätte man sich vielleicht zu denken, daß innerhalb der Gesamtheit der Keimzellen eines heterozygoten Individuums eine „Reaktion“ zwischen je zwei homologen Chromosomen während der kritischen Entwicklungsphase auch nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit zustande kommt. Welche von den einzelnen Chromosomenpaaren getroffen werden, mag von inneren Systembedingungen (Lage und Ernährungszustand der betreffenden Keimzellen, Lage der Chromosomen bzw. Kernterritorien innerhalb des Kernraumes u. a.) abhängen, auch ist, wie Plough¹⁾ gezeigt hat, die relative Zahl der Austauschprozesse von der Temperatur abhängig. In der Tat hat Renner diesen Vergleich gezogen: der Austausch genau homologer, äquivalenter Chromosomenstücke läßt sich nach seiner Ansicht schlechterdings nicht anders als unter dem Bilde chemischer Reaktionen zwischen riesigen, lang ausgezogenen, komplexen Molekeln (den Chromo-

1) J. exp. Zool. 24, 1917; 32, 1921.

somen) verstehen; „kein rein mechanisches Agregat der Chromatin-elemente verbürgt eine so haarscharfe Arbeit des Verteilungs- und Auswechselungsmechanismus“. An anderen Stellen und namentlich am Schlusse seiner Abhandlung nähert sich jedoch Renner unter dem starken Eindruck der Morganschen und Baurischen Darstellung wieder etwas mehr einer mechanistisch-morphologischen Auffassung: allerdings werden als Träger der Gene im Einklang mit Johannsen u. a. verhältnismäßig einfache chemische Radikale angenommen, aber bei der Keimzellenbildung eines heterozygoten Individuums werden nach Renner nicht diese Radikale für sich ausgetauscht, sondern mächtige, die betreffenden Radikale tragende Stücke der Keimplasmamolekeln, also Stücke von Chromosomen oder ganze Chromosomen.

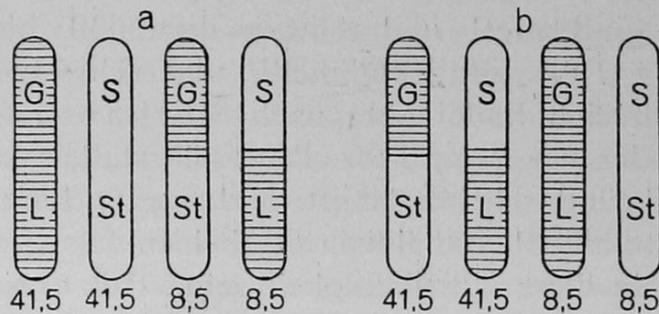


Fig. 21.

Obwohl ich nun glaube, daß durch die von Miescher, Gigliotus, Johannsen u. a. angebahnte „chemische Vererbungstheorie“ die allgemeine Richtung angegeben wird, in welcher sich in der Zukunft alle Erklärungsversuche bewegen werden, scheint mir doch speziell die Rennersche Darstellung aus verschiedenen Gründen unannehmbar zu sein. Zunächst ist zu sagen, daß schon ein allgemeiner Vergleich des Faktorenaustausches mit reversiblen Reaktionen auf große Schwierigkeiten stößt. Charakteristisch ist ja, wie wir gesehen haben, für letztere, daß man zu der nämlichen Gleichgewichtslage kommt, einerlei, ob man das Paar A_1, A_2 oder das Paar A_1', A_2' als Ausgangspunkt nimmt. Beim Faktorenaustausch sehen wir aber etwas ganz anderes. Gehen wir wieder aus von dem Beispiele einer heterozygoten Drosophila, deren „zweite“ Chromosomen die Anlagen für Grau (G) und Langflügelig (L), bzw. diejenigen für Schwarz (S) und Stummelflügelig (St) enthalten mögen (S. 121, Fig. 12). Werden Weibchen, welche diese genotypische Zusammensetzung aufweisen, mit

schwarz-stummelflügeligen Männchen zurückgekreuzt, so findet nach der Darstellung Morgans bei der Keimzellenbildung des Weibchens in 17 Proz. aller Oocyten ein Faktorenaustausch statt, so daß Chromosomen mit den Genbeständen Grau-Stummelflügelig und Schwarz-Langflügelig entstehen (Fig. 21 a). Ebenso findet bei der Keimzellenbildung von heterozygoten Weibchen, deren zweite Chromosomen die Anlagen Grau-Stummelflügelig und Schwarz-Langflügelig in sich schließen, ein Faktorenaustausch statt, so daß Chromosomen G-L und S-St entstehen (Fig. 21 b). Würde die Analogie mit den reversiblen Prozessen eine vollständige sein, so müßte in diesem letzteren Fall der Austausch in 83 Proz. aller Oocyten vor sich gehen, da nur dann das gleiche Zahlenverhältnis hergestellt würde, wie wenn man die Kreuzung Grau-Langflügelig \times Schwarz-Stummelflügelig als Ausgangspunkt wählt: es müßten also 83 Proz. grau-langfl. und schwarz-stummelfl. Individuen entstehen und 17 Proz. grau-stummelfl. und schwarz-langfl. übrig bleiben. Tatsächlich findet aber nach Morgan eine Auswechselung auch wieder nur in 17 Proz. der Fälle statt, so daß 83 Proz. grau-stummelfl. und schwarz-langfl. und nur 17 Proz. grau-langfl. und schwarz-stummelfl. Individuen erscheinen.

Schon allein diese Unstimmigkeit zeigt, daß es sich bei einem solchen Vergleich nur um ein ganz rohes Bild handeln kann. Aber auch die Annahme einer Auswechselung fadenförmiger Chromosomenstücke, mit welcher auch Renner seine physiologisch-chemischen Vorstellungen in Einklang zu bringen versucht hat, stößt auf kaum überwindliche Hindernisse. Allerdings fallen ja für Renner alle diejenigen Schwierigkeiten weg, die der ursprünglichen Form der crossing-over-Theorie entgegenstehen und die in der unregelmäßigen Verbreitung der Strepsinema-Figuren in generativen und embryonalen Zellen gelegen sind. Aber auch die von Renner u. a. versuchte Zurückverlegung des Vorgangs in frühdiakinetische oder gar in synaptische und präsynaptische Phasen hilft uns nicht wesentlich weiter: denn man kann, wie schon oben angedeutet wurde, den Eindruck nicht unterdrücken, daß die morphologische Auswechselungstheorie mit dieser Zurückverlegung der crossing-over-Vorgänge auf frühere Phasen, was ihre cytologische Begründung anbelangt, auch das letzte Stück schwankenden Bodens aufgibt und ziemlich frei in der Luft zu schweben scheint.

Auch die Erklärungsversuche der eben besprochenen Art gehen von den beiden Hauptvoraussetzungen der Morganscheff

Lehre aus, von der Annahme einer linearen Anordnung der Gene¹⁾ und von der damit eng zusammenhängenden Hypothese von der Parallelkonjugation oder Parasyndese der elterlichen Chromosomen. Es sind aber auch schon einzelne Versuche gemacht worden, die erste Grundannahme, die ja für sich allein schon an unser Vorstellungsvermögen ziemlich große Anforderungen stellt, zu ergänzen oder zu ersetzen, womit freilich die ganze Theorie viel von ihrer bestechenden Klarheit und von ihrer suggestiven Kraft verlieren wurde. So hat Castle²⁾ eine Verteilung der Gene in drei Dimensionen plausibel zu machen versucht, wie er überhaupt den Standpunkt vertritt, daß der Grad der Koppelung „in terms of something less problematical than map-distances“ auszudrücken sei³⁾. Auch Goldschmidt⁴⁾ hat sich die Frage vorgelegt, ob die Morgansche Auffassung die einzige mögliche sei. Es sei klar, daß „man jede Proportion geometrisch als Entfernung auf einer Geraden darstellen kann. Wenn diese Darstellung also im gegebenen Fall stets mit den Tatsachen übereinstimmt, so beweist das nicht etwa, daß nun wirkliche Entfernungen auf einer Geraden hinter der Erscheinung als Ursache stehen, sondern es beweist nur, daß irgendwelche Kräfte im Spiele sind, deren relative Effekte als Entfernungen auf einer Geraden dargestellt werden können“. Diese spezifischen und typischen Kräfte sind nach Goldschmidt diejenigen, durch welche bei der Vorbereitung zur Teilung die im ruhenden Kern aufgelösten Teile der Chromosomen zur alten Chromosomen-Individualität gesammelt werden, wobei jedem Partikelchen immer wieder derselbe Platz in den Chromosomen zugewiesen werden soll. Später wurde dann diese Auffassung durch die Annahme ergänzt, daß es die im ruhenden Kern verteilten „Erbenzyme“ sind, welche in den ein kolloidales Skelett darstellenden Chromosomen adsorbiert und auf diese Weise auf die nächste Zellengeneration übertragen werden. Ich darf gleich hier bemerken, daß ich durchaus der Ansicht bin, daß die künftige Vererbungscytologie und Entwicklungsphysiologie enzymatische Wirkungen in stärkerem Maße als bisher in Rechnung ziehen und

1) Hierher gehört auch ein Versuch von Seiler (Arch. Zellf. 16, 1922), der die crossing-over-Erscheinungen mit der Aufsplitterung einzelner Chromosomen in Zusammenhang bringt.

2) Proc. Nat. Ac. Sci. 5, 1919, vgl. hierzu Mo.-Na., S. 103.

3) Sci., N. S., 54, 1921.

4) Genetics 2, 1911; vgl. auch: Die quant. Grundlage von Vererbung und Artbildung, Votr. u. Aufs. Entw.-Mech., Heft 24, 1920, S. 31, 160 ff.

ihnen auf experimentellem Wege zu Leibe rücken muß, daß ich aber als die Produzenten etwaiger Erbenzyme und damit als eigentliche Erbträger nur die Chromosomen selbst, genauer: die ihnen entsprechenden Kernterritorien des ruhenden Kerns ansehen könnte (natürlich abgesehen von der Rolle, welche das Cytoplasma bei der Vererbung spielt).

Während also Renner trotz Einführung chemisch-physikalischer Begriffe im wesentlichen noch an den beiden Hauptvoraussetzungen der Morganschen Lehre festhält, sehen wir bei Goldschmidt die Annahme einer linearen Anordnung insofern stark erschüttert, als nach seiner Ansicht wenigstens vorübergehend die Erbenzyme, welche die eigentlichen Erbfaktoren darstellen sollen, im Kernraume verteilt sind und nur zur Zeit der Kernteilung in den Chromosomen versammelt werden sollen¹⁾. Ich möchte es nicht für angängig halten, heute schon alle unsere vererbungs- und entwicklungsphysiologischen Vorstellungen in der Sprache der Hormonlehre auszudrücken. Denn es kann doch kein Zweifel darüber bestehen, daß ein großer Teil von dem, was wir über Hormone und hormonale Wirkungen zurzeit sagen können, nur einen ganz provisorischen Charakter besitzt und daß dies auch für die Begriffsbildungen gilt, welche auf diesem Gebiete im Gange sind. Überdies hat es sich ja gezeigt, daß gerade auf dem Gebiete, auf welchem die Hormontheorie zu den klarsten und eindeutigsten Ergebnissen gelangt ist, nämlich in der Frage der Entstehung der sekundären Geschlechtscharaktere unserem Drange, zu verallgemeinern, ganz bestimmte Grenzen gezogen sind: sind wir doch im Hinblick auf die Halbseitenzwitter der Vögel, die unvollkommenen Zwitter der Frösche und die bisexuell-asymmetrisch gezeichneten Federn (S. 66 ff., 80) genötigt, die hormonale Bindung nicht als die einzig mögliche Beziehung zu betrachten, die zwischen den Geschlechtsdrüsen und den sekundären Geschlechtscharakteren besteht. Auch auf unserem speziellen Gebiete sind wohl einige einfache Vorstellungen hormontheoretischer Art nicht zu entbehren, aber jeder Versuch, den Vererbungsmechanismus und speziell die crossing-over-Erscheinungen verständlicher zu machen, hat auch heute noch in erster Linie von gesicherten Ergebnissen und gutbegründeten Anschauungen auf dem Gebiete der morpho-physiologischen Zellforschung auszugehen.

1) Vgl. hierzu auch Spemann, Vererbung u. Entwicklungsmechanik, Referat auf der Münch. Vers. d. D. Ges. f. Vererbungswissensch., Zeitschr. ind. Abst. 33, 1924, S. 284.

Cytologische und pluripotenztheoretische Ausgangspunkte einer chemisch-physiologischen Hypothese¹⁾). Das Problem, um welches es sich handelt, ist, wie nochmals hervorgehoben werden soll, die Frage, wie ist die ein- oder gegenseitige Beeinflussung der elterlichen Keimplasmen und wie sind vor allem die regelmäßigen Häufigkeitsverhältnisse, die uns auf dem Gebiet der fakultativen Koppelung entgegentreten, zu erklären? Einige allgemeinere Grundannahmen zelltheoretischer Art, die in manchen Punkten von den üblichen Vorstellungen sich unterscheiden, sind schon früher (S. 129 ff.) besprochen worden. Danach hat die sichtbar hervortretende Chromosomendifferenzierung bei oligochromosomalen Formen und speziell bei *Drosophila* in erster Linie eine allgemeine entwicklungs- und stoffwechselfysiologische Bedeutung, auch stehen die spezifischen Verschiedenheiten, die uns im Chromosomenbestand entgegentreten, zu den Artumwandlungsvorgängen in Beziehung, während die Zusammenhänge, welche zwischen Chromosomendifferenzierung und Mendelspaltung nachgewiesen werden können, nur als Folge- und Begleiterscheinungen jener allgemeinen Verhältnisse anzusehen sind. Das soll heißen: die einzelnen Chromosomen sind innerlich und zum Teil äußerlich verschieden auf Grund der besonderen stoffwechsel- und entwicklungsphysiologischen Funktionen, die ihnen auf Grund der Arbeitsteilung im Laufe der Phylogenese zugefallen sind (auf Grund ihres „allgemeinentwicklungsphysiologischen Momentes“). Mutative Abänderungen des Artplasmas, welche im elterlichen Organismus ein einzelnes Chromosomenpaar betreffen, werden bewirken, daß im jungen Organismus die Ontogenese innerhalb einer bestimmten Gesamtrichtung abgebogen wird: es werden nur solche Merkmalsabänderungen auftreten, die zu der dem betreffenden Chromosom entsprechenden „Koppelungsgruppe“ gehören, oder, wie oben (S. 134) gesagt wurde, im Rahmen seines Abänderungsbereichs oder Idiostatus gelegen sind.

Was nun speziell den Zeitpunkt einer ein- oder gegenseitigen Beeinflussung der elterlichen Keimplasmen anbelangt, so wird man von einem allgemeineren chemisch-physiologischen Standpunkt aus mit Notwendigkeit zu der Vorstellung geführt, daß ein solcher Vorgang, wenn er wirklich mit den Reifungsteilungen zusammenhängt, nur in sehr frühen Phasen der

1) Vgl. auch *Genetica* 4, 1922, S. 227 ff.

Kernentwicklung stattfinden kann. Denn man hat zu berücksichtigen¹⁾, daß nach allgemeiner Ansicht die Kernsubstanzen hauptsächlich im sogenannten „Ruhezustand“ stoffwechselphysiologisch aktiv sind, wie denn z. B. neuerdings gezeigt werden konnte, daß die Nierenzellen der Salamanderlarve während der Teilung ihre Zelltätigkeit einstellen, und zwar von der Konzentration des Chromatins an bis zum Übergang des Dyasters in das Dispirem²⁾. Man wird also den Zeitpunkt einer Beeinflussung, speziell auch eines Faktorenaustausches nicht im Strepsinema-stadium suchen dürfen, sondern ihn ähnlich wie Wilson, Morgan u. a. in frühere Phasen der Vorbereitung für Kernteilung oder, was schon Renner in vorsichtiger Weise angedeutet hat (s. oben S. 165), in den zwischen die letzte Gonien- und die erste Gonocyten-teilung³⁾ fallenden „Ruhezustand“ zurückverlegen müssen. Hier mögen zwischen den elterlichen Halbkernen oder Gonomeren, die bei einzelnen Objekten auch noch in den Frühphasen der Gonocyten eine räumliche Trennung erkennen lassen⁴⁾, oder, wenn eine paarweise Annäherung der elterlichen Chromosomen schon in den Telophasen der letzten Gonienteilung erfolgt, zwischen zwei homologen Kernterritorien einseitige oder wechselseitige Beeinflussungen zustande kommen. Aber ebenso wie man sich die Wirkung des Karyoplasmas auf das Cytoplasma im allgemeinen wohl, abgesehen von etwaigen Einflüssen energetischer Art, als eine fermentative vorzustellen hat, so darf wohl auch angenommen werden, daß die beiden nebeneinander liegenden elterlichen Kernsubstanzen, wofern sie überhaupt Unterschiede konstitutioneller Art aufweisen, sich gegeneinander nicht vollkommen neutral verhalten, sondern sich ebenfalls auf fermentativem oder energetischem Wege beeinflussen können.

Damit ist aber auch die Vermutung widerlegt, es könne sich bei dem Faktorenaustausch um Stoffumsetzungen in Form von reversiblen Reaktionen nach dem Schema Alkohol + Essigsäure \rightleftharpoons

1) Vgl. Weit. Zusammenhänge, Pflüg. Arch. 181, 1920, S. 155.

2) Peter, Zeitschr. Anat. u. Entw. 72, 1924.

3) Gonien = Spermato- und Oogonien, Gonocyten = Spermato- und Oocyten I. Ordnung.

4) Z. B. bei männlichen Kopepoden (Heterocope), wo eine Trennung nicht bloß aus der symmetrischen Anordnung der Nukleolarsubstanz erschlossen werden kann, sondern auch aus einem mehr gelegentlichen Doppelbau der Knäuelfiguren hervorgeht.

Essigester + Wasser handeln¹⁾). Denn es kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, daß die „Vererbungssubstanz“²⁾ selbst, mag sie allein in den Chromatinkörnchen konzentriert sein oder auch in ihrem schwach färbbaren, gewöhnlich als Linin bezeichneten Substrat ihren Sitz haben, eine so hoch komplizierte Zusammensetzung besitzt, daß ein derartiger Vergleich höchstens als ganz rohes Bild herangezogen werden kann. Auch heute noch wird man ja den wirklichen Verhältnissen wohl am nächsten kommen, wenn man sich die Chromosomen trotz ihrer im Ruhezustand scheinbar aufgegebenen Individualität und Kontinuität als lebende Gebilde, als Automerizonten im Sinne von Roux oder, wie dies Boveri in Anlehnung an Pfeffer vorgeschlagen hat, als eine Art von Symbionten vorstellt. Wenn aber zwei solche Gebilde in Form einer ein- oder gegenseitigen Assimilation (im weitesten Sinne) zueinander in Beziehung treten, so können die adäquaten vermittelnden Vorgänge nach unseren heutigen Kenntnissen wohl schwerlich etwas anderes sein als fermentative oder höchstens noch irgendwelche energetische Wirkungen unbekannter Art (s. oben S. 55, 87).

Betrachten wir zunächst die Möglichkeit, daß das eine elterliche Keimplasma das andere einseitig in dieser Weise beeinflusst. Daß ganz allgemein zwischen Teilen eines Organismus Assimilationswirkungen einseitiger Art oder, wie wir sie genannt haben, Umstimmungen vorkommen, ist mit großer Sicherheit aus einer ganzen Anzahl von Beobachtungen, die kaum auf eine andere Weise gedeutet werden können, zu erschließen. Es sei an die in den früheren Kapiteln aufgezählten Umdifferenzierungen und Metaplasien (S. 13, 55) erinnert, bei welchen ein Gewebe ein anderes in der Weise beeinflusst, daß eine Weckung virtueller Potenzen und eine Umstimmung assimilatorischer Art erfolgt. Auch kann an die Möglichkeit gedacht werden, daß von einer somatischen Zellengruppe aus eine bis zu den Keimzellen reichende und diese umfassende Umstimmung dieser Art stattfindet, wenn es sich hier auch nur um eine rein theoretische Annahme, um eine Art Konzession an lamarckistische Vorstellungen handelt (S. 90).

1) S. oben S. 169 ff. Eher läßt sich zur Veranschaulichung die von Renner herangezogene Autorazemisation verwenden (s. unten).

2) Es wird hier davon abgesehen, daß unter Vererbungssubstanz im weiteren Sinne oder Artplasma sowohl Teile des Karyo- als auch des Cytoplasmas zu verstehen sind.

An dieser Stelle kommen für uns besonders diejenigen Beobachtungen in Betracht, welche mit großer Wahrscheinlichkeit auf eine vor der Anlagenspaltung erfolgende, einseitige Beeinflussung des einen elterlichen Kernplasmas durch das andere schließen lassen. In der Tat würde man in einigen Fällen, so bei bestimmten Kaninchen-, Tauben- und Schmetterlingskreuzungen, auf sehr große Schwierigkeiten stoßen, wenn man den Versuch machen wollte, durch Einführung irgendwelcher komplementärer, für den speziellen Fall erdachter Hilfsfaktoren der Annahme einer unreinen Spaltung und einer Kontamination der Gameten eine andere einleuchtende Erklärung gegenüberzustellen. Auch ist, soviel mir bekannt ist¹⁾, nirgends auf die Gesamtheit der betreffenden Beobachtungen näher eingegangen worden, so daß in den meisten Fällen bis jetzt der Kontaminationshypothese keine andere gegenübersteht. Es scheint beinahe, als ob seit der in weiten Kreisen erfolgten Anerkennung der Morganschen crossing-over-Hypothese der Protest des strengen Mendelismus gegen die Annahme einer unreinen Spaltung nicht mehr in seiner ursprünglichen Schärfe besteht.

In welchen Fällen wird nun eine derartige einseitige Beeinflussung zustande kommen? Ich möchte hier in dieser Hinsicht zunächst wiederholen, was ich an anderer Stelle²⁾ gesagt habe. Bei einer zusammenfassenden Betrachtung aller hierher gehörigen Vorkommnisse erhält man den Eindruck, daß eine Eigenschaft um so eher der unreinen Spaltung unterliegt, je komplexer ihre entwicklungsgeschichtlichen Ursachen sind. Ausgesprochen einfach-verursachte Eigenschaften, wie z. B. der totale und autonome (d. h. nicht-korrelativ gebundene) Albinismus der Hausmaus³⁾, zeigen entsprechend der „entwicklungsgeschichtlichen Vererbungsregel“ beim Zusammentreffen mit korrespondierenden Merkmalen im allgemeinen reine Spaltungserscheinungen, dagegen weisen Eigenschaften, bei deren Entwicklung kompliziertere Wachstumsvorgänge und Chemismen im Spiele sind, z. B. die verschiedenen Formen des partiellen Albinismus der Säuger und Vögel, Unregelmäßigkeiten in der Ver-

1) Nachträglich sehe ich, daß Morgan einen Aufsatz mit dem Titel: An examination of the so-called process of contamination of genes in Anat. Rec. 11, 1917, veröffentlicht hat. S. oben S. 142, Anm. 1.

2) Weit. Zusammenhänge, Pflüg. Arch. 181, 1920, S. 155; vgl. auch Phä., S. 283; Allg. Vererb., S. 305.

3) Vgl. V. Ziehen (Arbeit noch nicht veröffentlicht).

erbung auf, welche zum Teil wenigstens mit einer unreinen Spaltung in Verbindung gebracht werden können¹⁾).

Dieses Verhältnis habe ich in folgender Weise zellphysiologisch verständlich zu machen versucht. Werden zwei Rassen, deren Unterschiede sich auf ein (entwicklungsgeschichtlich betrachtet) einfach-verursachtes Merkmal beziehen, miteinander gekreuzt, so werden die elterlichen Kernsubstanzen nur in einem Punkte, nach einer Seite hin verschieden sein, da solche Merkmale im allgemeinen durch je eine einzige Erbinheit bedingt sind. Abgesehen von dieser Verschiedenheit werden die beiden elterlichen Kernsubstanzen gleiche Beschaffenheit haben, also auch gleiche fermentative Wirkungen auf die Nachbarschaft und speziell aufeinander ausüben. Daher findet natürlich während des Nebeneinanderliegens der Gonomeren oder der konjugierten Kernterritorien (s. oben S. 176) keine gegenseitige Beeinflussung des Anlagenbestandes statt: denn eine Kernsubstanz kann nicht durch ein Ferment abgeändert werden, das dem von ihr selbst produzierten gleich ist. Es folgt, daß bei der Gametenbildung des Rassenbastards die elterlichen Eigenschaftskomplexe im allgemeinen in reiner Form voneinander gespalten werden können.

Im Gegensatz dazu werden in einem Bastarde, dessen Eltern sich in bezug auf komplex-verursachte, durch echte Korrelation beeinflusste Merkmale voneinander unterscheiden, die beiden elterlichen Keimplasmen in vielen Qualitäten verschieden sein. Es werden also vielfach auch die Fermentwirkungen der beiden Kernsubstanzen nicht mehr die nämlichen sein und sie werden daher aufeinander umgestaltend und umstimmend einwirken und eine gegenseitige Abänderung der Anlagenkomplexe herbeiführen können. Damit würden aber die Voraussetzungen für eine unreine Spaltung gegeben sein.

Wir werden unten auf die Frage zurückkommen, ob diese Fassung vielleicht in dem einen oder anderen Punkte abzuändern ist. Hier möge zur Ergänzung des Gesagten nur noch auf einige Erscheinungen physikalisch-chemischer Art hingewiesen werden. Es geschieht dies natürlich nicht, um durch Heranziehung von

1) Der Versuch, die Vererbungserscheinungen der Scheckzeichnung restlos durch die Annahme von polymeren Faktoren zu erklären, stößt im Hinblick auf die beträchtliche Modifikabilität der Scheckung selbst bei Doppelmißbildungen (vgl. Kröning, Zeitschr. ind. Abst. 35, 1924) und angesichts der großen Unregelmäßigkeiten, welche die Vererbung der weißen Abzeichen zeigt, auf sehr erhebliche Schwierigkeiten.

scheinbaren Analogien eine wirkliche „Erklärung“ der unreinen Spaltungen geben zu wollen, sondern nur, um zu zeigen, daß auch sonst in der Natur Fälle vorkommen, in denen eine Substanz eine andere, ihr ähnliche Substanz durch ihre Nachbarschaft zwingt, Eigenschaften der ersteren zu übernehmen¹⁾. Wird Ferrichlorid (FeCl_3) mit NaOH versetzt, so fällt ein Niederschlag von Ferrihydroxyd aus, der sich in überschüssiger NaOH nicht löst, während Chromichlorid unter gleichen Bedingungen als Chromihydroxyd ausfällt, das sich in überschüssiger NaOH als Natriumchromit löst. Wird aber ein Gemisch von Ferri- und Chromichlorid mit überschüssiger NaOH versetzt, so geht mit dem Ferrihydroxyd auch das Chromihydroxyd wenigstens zum Teil als unlöslich in den Niederschlag über. Noch näher liegt vielleicht die Heranziehung folgender Erscheinung. Kupfervitriol (CuSO_4) kristallisiert für sich immer aus wässriger Lösung mit 5 Molekeln Kristallwasser, während die anderen Vitriole, z. B. Eisen- und Zinkvitriol, mit 7 Molekeln kristallisieren. Läßt man nun eine gewisse Mischung von Kupfer- und Eisenvitriol kristallisieren, so scheidet sich Kupfervitriol zusammen mit Eisenvitriol als Mischkristall aus, in welchem auch das Kupfervitriol 7 Molekel Wasser enthält. Ganz allgemein sucht ein Kristall zu wachsen durch Aufnahme von Molekeln, die in das Raumgitter der ihn zusammensetzenden Stoffe passen. Infolgedessen müssen sich unter Umständen die aufgenommenen Stoffe, in diesem Fall Kupfervitriol, mehr Wasser anlagern, als wenn sie für sich allein in einer anderen kristallinen Form kristallisieren.

Weniger einfach als die Deutung der einseitigen Beeinflussungen scheinen auf den ersten Anblick diejenigen der wechselseitigen Einwirkungen zu sein, wie sie als Grundlage des Faktorenaustausches angenommen werden müssen.

Bezüglich der zelltheoretischen Grundannahmen und des Zeitpunktes einer wechselseitigen Beeinflussung sei auf das früher Gesagte verwiesen. Was sodann die strengen Regelmäßigkeiten angeht, die uns in den crossing-over-Erscheinungen entgegentreten und in den prozentualisch ausgedrückten Austauschwerten zum Vorschein kommen, so würde es ja gerade hier besonders nahe liegen, mit Renner die reversiblen Reaktionen zum Vergleich heranzuziehen, da man auch bei diesen

1) Ich bin hier Herrn Kollegen E. Weitz für freundliche Winke und Belehrungen zu großem Dank verpflichtet.

von einem eigentlichen Austausch und von konstanten Austauschwerten reden könnte. Wir haben aber schon oben (S. 171) gesehen, daß bei den klassischen Drosophila-Experimenten einfacher Art ein wichtiges Charakteristikum der reversiblen Reaktionen nicht zutage tritt: es wird nämlich nicht der nämliche „Gleichgewichtszustand“ hergestellt, einerlei, ob man z. B. von den Genbeständen Grau-Langflügelig und Schwarz-Stummelflügelig oder von Grau-Stummelflügelig und Schwarz-Langflügelig ausgeht. Auch muß gesagt werden, daß das, was bei diesem Vergleich am meisten bestechen würde, nämlich die Möglichkeit, das Auftreten bestimmter Häufigkeitsverhältnisse zu veranschaulichen, nicht stark ins Gewicht fällt. Denn es läßt sich zeigen, daß auch bei physiologischen Reaktionen höherer Ordnung, deren einzelne Phasen und innere Systembedingungen zurzeit noch unübersichtlich sind, der Endeffekt vielfach nicht mit der erwarteten Regelmäßigkeit und Vollständigkeit, sondern nur mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit zum Vorschein kommt. Bei physiologischen Laboratoriumsversuchen wird allerdings in der Regel eine derartige Unsicherheit nicht bestehen, weil die Glieder der Ursachenkette vom Experimentator übersehen und in ihren Wirkungen genau berechnet werden können. Immerhin gibt es auch Fälle von komplizierteren Reaktionen, deren Teilprozesse noch in größeres Dunkel gehüllt sind und bei welchen wegen der unkontrollierbaren inneren Systembedingungen der erwartete Endeffekt nur in einem bestimmten Häufigkeitsverhältnis beobachtet wird. Ganz geläufig sind Erscheinungen dieser Art bei psychologischen Experimenten. So wird z. B. eine bestimmte Versuchsperson, die auf absolutes Tongedächtnis („absolutes Gehör“) geprüft wird, von 100 isolierten, hintereinander gehörten Tönen je nach dem Grade ihres Tongedächtnisses eine gewisse Zahl mit der richtigen musikalischen Bezeichnung benennen. Wird nun die Versuchsperson an mehreren Tagen unter gleichen äußeren Bedingungen (gleiche körperliche Frische, gleichstarke Fernhaltung von Ablenkung usw.) in der nämlichen Weise geprüft, so wird sich herausstellen, daß die psychische „Reaktion“ auf Grund der inneren Systembedingungen stets in derselben Weise, d. h. aber mit einer ganz bestimmten Häufigkeit, erfolgt.

Näher liegen uns zwei andere Beispiele nicht-experimenteller Natur. Wir können heute noch nicht mit Bestimmtheit sagen, durch welche Faktoren bei höheren Organismen das Geschlecht eines Keimes bestimmt wird und wie es zu erklären ist, daß jeden-

falls bei vielen Arten das Verhältnis zwischen männlichen und weiblichen Geburten ein spezifisch-konstantes ist. So wissen wir speziell auch beim Menschen noch nichts Sicheres über die äußeren und inneren Systembedingungen, unter denen ein Keim in bestimmter Richtung determiniert wird, und doch ist es bekannt, daß in Deutschland im Durchschnitt auf 100 Mädchen-geburten 105 Knabengeburt kommen, und daß also die Keime in einem ganz bestimmten Häufigkeitsverhältnis (in 51,2 Proz. aller Fälle) männlich reagieren.

Etwas weiter müssen wir bei dem zweiten Beispiel ausholen. Die Ergebnisse, zu welchen Wilder, Poll, Siemens, Leven, Hanhart u. a.¹⁾ bei Untersuchungen über die Ähnlichkeit eineiiger menschlicher Zwillinge gelangt sind, lassen erkennen, daß auch solche Eigenschaften, deren Variationen nicht unmittelbar auf Umweltsbedingungen zurückgeführt werden können, bei den beiden Partnern nicht immer vollkommen gleich ausgebildet sind. So kann bei sonst völliger Gleichheit der Gesichtszüge die Nasenform geringe Verschiedenheiten aufweisen²⁾; Linkshändigkeit ist selten bei beiden Zwillingen eines eineiigen Paares vorhanden und ebenso zeigen andere, auf leichten Abänderungen der embryonalen Wachstums- und Zellvermehrungsordnung beruhende Merkmale entweder überhaupt keine oder keine vollständige Übereinstimmung. Ersteres gilt z. B. für die Muttermale, letzteres für die Linienmuster der Fingerbeeren. Selbst psychische Begabungen von sonst deutlich ausgeprägter Erblichkeit brauchen bei eineiigen Zwillingen nicht in gleichem Maße entwickelt zu sein. Beispielsweise ist mir ein hochmusikalisches Paar von äußerlich identischen Zwillingen begegnet, die ihrem Aussehen nach als eineiig anzusehen waren und von denen nur der eine eine ausgesprochen kompositorische Veranlagung zeigte.

Nun werden aber allgemein die eineiigen Zwillinge auf nachträgliche Teilung einer Zygote zurückgeführt, sie müssen also genotypisch gleichwertig, in vollem Sinne isozygot sein. Allerdings wäre es denkbar, daß bei der Teilung des Keimes in geringem Grade unsymmetrische Zerlegungen des Anlagenbestandes

1) Vgl. Wilder, Am. J. An. 3, 1904; Poll, Zeitschr. Ethn. 1, 1914; Siemens, Die Zwillingspathol. Berlin (Springer) 1924; Münch. med. Woch. 1924, Nr. 1; Leven, Dermatol. Woch. 1924, Nr. 20 u. a.

2) Poll, l. c., S. 94, Fig. 2.

stattfinden, aber im ganzen werden wir doch annehmen dürfen, daß, wenn Ungleichheiten der obigen Art auf dem Gebiete der wachstumsbedingten Eigenschaften vorkommen, dies so zu erklären ist: vermutlich besteht trotz vollständiger Isozygotie infolge der verwickelten epigenetischen Beziehungen, welche bei der Entwicklung jedes Organsystems hintereinander in Kraft treten, ein gewisses Maß von Modifikabilität, welches also nicht unmittelbar auf größeren Einwirkungen der Umweltsbedingungen, sondern auf Schwankungen der inneren Systembedingungen beruht. Von Interesse ist es, daß auch bei den Doppelbildungen des Rindes, die ihrer Entstehung nach als unvollständig geteilte identische Zwillinge aufzufassen sind, bezüglich der metameroïden Scheckzeichnung keineswegs eine vollständige Übereinstimmung der beiden Partner hervortritt¹⁾, daß also ein Merkmal, dessen Kreuzungsvariabilität in der Regel auf verschiedene Kombinationen „polymerer“ Scheckfaktoren, also auf genotypische Verschiedenheiten zurückgeführt wird, hier zweifellos auf Grund innerer Systembedingungen variiert.

In einigen Fällen ist es nun möglich, die Häufigkeit, in welcher bei eineiigen Zwillingen ein bestimmter Tatbestand zum Vorschein kommt, zahlenmäßig zu fassen. So besteht nach Siemens bezüglich der Zahl der Muttermale bei eineiigen Zwillingen eine bestimmte Korrelation (0,4 nach Bravais-Pearson), während bei zweieiigen Zwillingen die Korrelation nur etwa halb so groß ist. Man kann also in Zahlen ausdrücken, wie oft bei einem eineiigen Zwilling die Endreaktion auf innen-entwicklungsgeschichtliche, das embryonale Organwachstum beeinflussende Entwicklungsreize die gleiche ist wie bei seinem Partner, in welcher Häufigkeit also eine kompliziert-entwicklungsphysiologische Reaktion in einem ganz bestimmten, im allgemeinen erwarteten Resultat ausläuft, nämlich in der völligen Übereinstimmung der beiden Zwillinge.

Nach allem dem steht der Annahme wohl nicht das geringste im Wege, daß auch die regelmäßigen Häufigkeitsverhältnisse, in welchen sich die crossing-over-Vorgänge speziell bei *Drosophila* vollziehen, das Ergebnis sehr komplizierter Reaktionsketten darstellen. Nun sind aber nach unserer Vorstellung die elterlichen Kernsubstanzen — seien es die Gonomeren, seien es kleinere, den einzelnen Chromosomen oder gar den so-

1) Phä., S. 150, Fig. 94 u. 95; Kröning, Zeitschr. ind. Abst. 35, 1924, besonders Fig. 10, 14—16, 20.

genannten Chromomeren entsprechende Teile — als relativ selbständige Idioplasmaportionen anzusehen, die während des vegetativen Zellenlebens auf Grund komplizierter, bis jetzt nicht analysierbarer Chemismen in streng-differenzierter Weise in den Kern-Zellstoffwechsel eingreifen. Von hier aus ist es aber nur ein Schritt zu der schon oben (S. 176) vertretenen Auffassung, daß sich die elterlichen Substanzen unter Umständen auch gegenseitig beeinflussen können, sobald nämlich Verschiedenheiten in ihrem Chemismus vorhanden sind. Und wie bei der von Nachbarorganen ausgehenden Umdifferenzierung von Geweben anzunehmen ist, daß von den induzierenden, umstimmenden Zellengruppen Wirkungen wahrscheinlich spezifisch-fermentativer, vielleicht auch energetischer Art ausgehen, welche eine Angleichung oder Assimilation des umzustimmenden Gewebes herbeiführen, so können Beeinflussungen ähnlicher Art auch da angenommen werden, wo nicht Gewebe gegen Gewebe oder Zelle gegen Zelle steht, sondern lebende Einheiten niedrigerer Ordnung einander gegenüberliegen.

Zu Anschauungen ähnlicher Art ist Little¹⁾ bei seinen Lachtaubenkreuzungen gelangt. Er glaubt, daß gewisse unerwartete, auf eine fakultative Koppelung hinweisende Kombinationen weder durch die crossing-over- noch durch die non-disjunction Hypothese zu erklären seien, sondern auf einer Faktorenänderung, z. B. auf dem gelegentlichen Übergang des Faktors *w* (weiß) in seine epistatische allelomorphe Form *W* (farbig) beruhe. Little hält es dabei für möglich, daß *w* instabiler, d. h. in unserer Ausdrucksweise leichter umstimmbar ist, wenn *w* mit *W*, als wenn es mit *w* zusammentrifft, daß also die „intergenic“ und intrazelluläre Umgebung als eine der Ursachen genetischer Änderungen in Frage kommen mag.

Will man sich die hier vermuteten Vorgänge durch ein Bild veranschaulichen, so ist aus den früher angegebenen Gründen von dem Vergleich der crossing-over-Erscheinungen mit den reversiblen Reaktionen der organischen und anorganischen Chemie abzusehen. Man darf sich ja überhaupt nicht denken, daß die beiden einander korrespondierenden Idioplasmen oder Idioplasmaportionen chemische Gegensätze darstellen, wie etwa Säure und Alkohol, vielmehr sind sie eher mit Form- oder Zustandsvarianten anderer Art, etwa mit den Isomeren hochatomiger

1) Am. Natur. 54, 1920, S. 170.

organischer Substanzen oder noch besser mit den Modifikationen polymorpher Stoffe zu vergleichen (vgl. S. 4, 135). Können doch auch die letzteren aus einem Zustand in den anderen übergehen, „umgestimmt“ werden, wobei die Umwandlung in vielen Fällen in beiden Richtungen erfolgen kann ($\text{NH}_4\cdot\text{NO}_3$, gelbes und rotes Thallumpikrat). Bemerkenswert ist auch, daß unter Umständen die Umwandlung sehr langsam fortschreitet, so daß z. B. die stabile und instabile Form von Thallumpikrat jahrelang nebeneinander bestehen bleiben¹⁾. Auch die schon von Renner²⁾ herangezogene Autorazemisation, d. h. die spontane Umwandlung einer optisch-aktiven Substanz in ein Gemisch gleicher Mengen der beiden optischen Modifikationen, bietet Vergleichspunkte. Nur ist zu beachten, daß bei den genannten Vorgängen die Umstimmung einer Substanz aus einem Zustand in einen

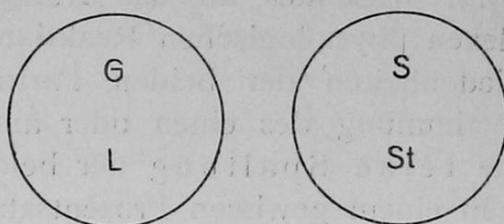


Fig. 22.

anderen scheinbar „spontan“ erfolgt, während in unserem Falle die Umstimmung des einen elterlichen Keimplasmas von seiten seines Nachbarn induziert wird. Daß aber in der Chemie der anorganischen Körper auch Vorgänge vorkommen, die als induzierte Umstimmungen oder Angleichungen aufgefaßt werden können, ist oben (S. 180) an zwei Beispielen gezeigt worden.

Versuchen wir nun, von diesen Annahmen aus einen einzelnen crossing-over-Vorgang zu veranschaulichen. Es mögen sich zwei Idioplasmportionen gegenüberliegen, welche zwei verschiedene, nach zwei Seiten hin voneinander abweichende Substatus (S. 117) repräsentieren (Fig. 22). Die eine Portion soll wieder die Gene für Grau und Langflügelig, die andere diejenigen für Schwarz und Stummelflügelig in sich schließen. Ferner sei angenommen, daß der Substatus (die Mutation) Schwarz-Stummelflügelig nicht erst ganz neu entstanden, sondern derart stabilisiert sei, daß er bezüglich seiner inneren Festigkeit und seines Vermögens, auf den

1) Vortrag von Cohen (Utrecht) auf der Hauptvers. der D. Bunsen-Ges. in Göttingen (1924).

2) l. c., S. 271.

Partner einzuwirken, dem „wilden“ Idiostatus Grau-Langflügelig einigermaßen gleichkommt¹⁾.

Während nun die beiden Idioplasmen in den jungen Oocyten, also in einem länger dauernden Stadium, in welchem der Kern-Zellstoffwechsel infolge des starken Wachstums der Zelle und der gewaltigen Reservestoffspeicherung besonders intensiv ist (s. unten), nebeneinander liegen, wird Hand in Hand mit dem gesteigerten Stoff- und Kraftumsatz auch die Wahrscheinlichkeit größer werden, daß zwischen den beiden Idioplasmaportionen gerade infolge ihrer stofflichen Verschiedenheiten Wechselbeziehungen chemisch-physiologischer Art wirksam werden. Es werden demnach drei Gruppen von Gameten gebildet. In einer großen Anzahl von Oocyten wird keine gegenseitige Beeinflussung zustande kommen, d. h. es werden, wie wir im Anschluß an das früher Gesagte sagen können, die komplexen physiologischen Reaktionen, die durch die stofflichen Verschiedenheiten der beiden Partner bedingt sind, nicht in einer Umstimmung des einen oder anderen resultieren. Es wird daher eine reine Spaltung der beiden Genkomplexe zustandekommen. In einem gewissen Prozentsatz von Fällen wird ein vollständiger Umschlag von Schwarz-Stummelflügelig in Grau-Langflügelig und, wofern für beide Idioplasmen eine gleiche Umstimmungskraft anzunehmen ist (s. oben), in gleicher Häufigkeit ein vollständiger Umschlag auch in umgekehrter Richtung erfolgen. Aber diese Wirkung wird sich in den kreuzungsanalytischen Zahlenergebnissen nicht zu erkennen geben, weil die so entstandenen invertierten Grau-Langflügelig- und Schwarz-Stummelflügelig-Gameten sich nicht oder wenigstens nicht merkbar von denjenigen Gameten unterscheiden, die bei einer vollkommenen reinen Spaltung entstehen (also von den Gameten der ersten Gruppe). In einer dritten Gruppe von Fällen wird eine partielle Umstimmung erfolgen, wobei an und für sich vier Möglichkeiten vorliegen (Fig. 23)²⁾. Grau kann Schwarz in Grau

1) Daß sich „alte“ und „neue“ Mutationen in vererbungsgeschichtlicher Hinsicht nicht immer ganz gleich verhalten, geht u. a. aus Beobachtungen hervor, die in der früher (S. 138) erwähnten Arbeit Wings mitgeteilt werden.

2) In Fig. 23 gibt der schwarze Keil die Richtung an, in welcher die Umstimmung erfolgt, der links davon stehende Buchstabe bedeutet das umstimmende Gen, der in Klammer gesetzte und der rechts stehende Buchstabe seinen Partner im ursprünglichen und im ungestimmten Zustand.

invertieren oder umgekehrt (Fall I a und b), und ebenso kann das Gen Langflügelig seinen Partner Stummelflügelig umstimmen oder umgekehrt (Fall II a und b). Sowohl in den beiden ersten Fällen (Hauptfall I) wie in den beiden letzten (II) werden die beiden Austauschklassen Grau-Stummelflügelig und Schwarz-Langflügelig gebildet. Während aber die Umstimmung von Schwarz in Grau (I a) ebenso oft vorkommen wird, wie die von Grau in Schwarz (I b) und die Umstimmung von Stummelflügelig in Langflügelig ebenso oft wie die umgekehrte (II a, II b), ist es natürlich nicht notwendig, daß die beiden Austauschklassen Grau-Stummelflügelig und Schwarz-Langflügelig ebenso oft durch die Reaktionen zwischen Grau und Schwarz (Hauptweg I) wie durch

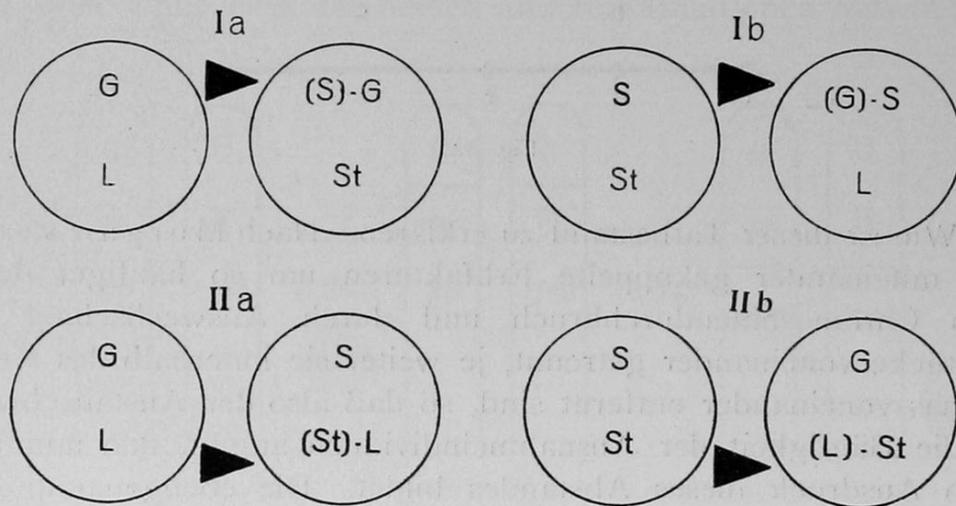


Fig. 23.

die zwischen Lang- und Stummelflügelig (Modus II) zustande kommen. Denn es ist von vornherein unwahrscheinlich, daß die umstimmende Kraft, die sich zwischen Grau und Schwarz geltend macht, denselben Wert hat wie diejenige, die zwischen Langflügelig und Stummelflügelig wirksam ist. Beispielsweise könnten von den je 8,5 Proz. schwarz-langflügeligen und grau-stummelflügeligen crossovers (S. 120 f.) je 5,5 Proz. auf dem ersten, je 3 Proz. auf dem zweiten Hauptwege entstanden sein.

Wenn also Austauschprozesse einfacher Art vom Boden der Umstimmungshypothese aus eine Erklärung finden, so erhebt sich die Frage, ob auch die regelmäßigen Häufigkeitsverhältnisse, die uns bei der Betrachtung einer größeren Anzahl von Gen-Paaren entgegentreten und die als Hauptbeweis für die lineare Anordnung der Gene angesehen werden, auf dem hier einge-

schlagenen Wege verständlich gemacht werden können. Das, was hauptsächlich zu erklären ist, ist folgendes: Wenn a, b, c, drei mutierte Merkmale bzw. Gene bedeuten, von denen je zwei unter sich einen bestimmten Koppelungsgrad besitzen, so kann in vielen Fällen festgestellt werden, daß die Austauschwerte, welche für je zwei dieser Gene gelten, d. h. also die Prozentsätze der Ausnahme-Individuen, die infolge des Austausches je zweier Gene auftreten, in einem ganz bestimmten Verhältnis zueinander stehen. Sei z. B. der Austauschwert von a/b 5 und derjenige von b/c 10, so stellt derjenige von a/c die Summe (15) oder die Differenz (5) der beiden anderen Werte dar.

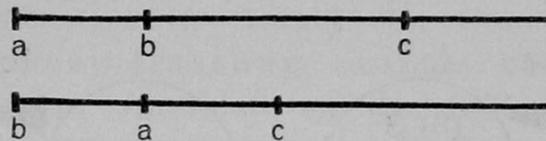


Fig. 24.

Wie ist dieser Tatbestand zu erklären? Nach Morgan werden zwei miteinander gekoppelte Erbfaktoren um so häufiger durch einen Chromosomendurchbruch und durch Auswechslung der Teilstücke voneinander getrennt, je weiter sie innerhalb des Keimplasmas voneinander entfernt sind, so daß also der Austauschwert, der die Häufigkeit der Ausnahmeindividuen angibt, den unmittelbaren Ausdruck dieses Abstandes bildet. Die ebengenannte Relation $b/c \pm a/b = a/c$ ¹⁾ wird aber nach Morgan am leichtesten oder überhaupt nur verständlich, wenn man nicht eine dreidimensionale, sondern in der in Fig. 24 wiedergegebenen Weise eine lineare Anordnung der Gene innerhalb der Chromosomen annimmt:

In dem speziellen, von Morgan angeführten Experimente waren die drei rezessiven Mutationsmerkmale gelbe Körperfarbe (a), weiße Augenfarbe (b) und gespaltene Flügel (c) von einer Seite her in die Kreuzung eingetreten. Es entstanden bei dieser Kreuzung unter insgesamt 1218 Fliegen 1160 Fliegen, welche keinen Austausch, also entweder die Kombination Grau-Rotäugig-Ungespalten oder die Kombination Gelb-Weißäugig-Gespalten aufwiesen. 15 Fliegen, d. h. $\frac{15 \cdot 100}{1218} = 1,2$ Proz. aller Fälle wiesen

1) Ist $a/b > b/c$, so gilt natürlich $a/b \pm b/c = a/c$.

Gelb ohne Weißäugig oder Weißäugig ohne Gelb auf, d. h. es war bei der Gametenbildung der Mütter ein Austausch zwischen Gelb und Weißäugig mit dem Austauschwert 1,2 eingetreten. Ebenso zeigten 43 Fliegen entweder das Merkmal Weißäugig ohne Gespalten oder Gespalten ohne Weißäugig, was einen Austausch zwischen Weißäugig und Gespalten mit dem Werte 3,5 bedeutet. Endlich ergaben sich im ganzen 58 Fliegen mit Gelb ohne Gespalten oder mit Gespalten ohne Gelb: hier liegt der Austauschwert 4,7 vor. Bemerkenswert ist ferner, daß in der ersten Gruppe von Austauschindividuen Weiß immer mit Gespalten, in der zweiten Weiß immer mit Gelb verbunden war, daß dagegen keine Fliegen vorkamen, welche gleichzeitig Gelb und Gespalten ohne Weiß oder Weiß ohne eine der beiden anderen Mutationen aufwiesen.

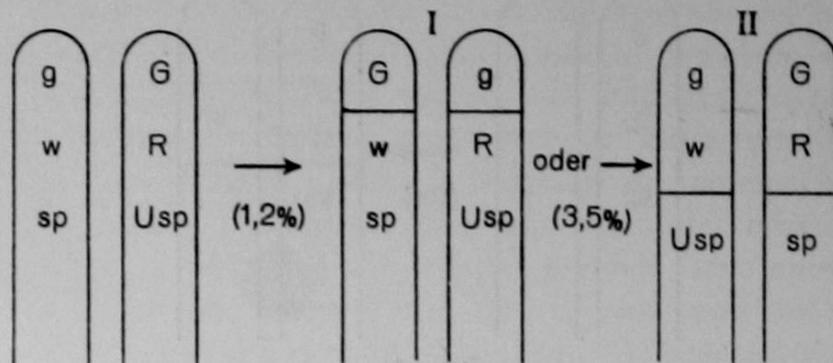


Fig. 25.

Um nun diese speziellen Ergebnisse zu erklären, ist nach Morgan anzunehmen, daß in den Oocyten der Muttertiere ein X-Chromosom, welches die rezessiven Gene für Gelb (g), Weiß (w) und Gespalten (sp) in linearer Aufeinanderfolge und zwar in bestimmten Abständen (1,2 und 3,5) enthielt, und ein normales X-Gen mit den entsprechenden dominanten Genen für Grau (G), Rotäugig (R) und Ungespalten (Usp) einander gegenüberstanden (Fig. 25, links), so daß normalerweise Eier mit den Anlagen für Gelb, Weißäugig, Gespalten und solche mit den Anlagen Grau, Rotäugig, Ungespalten gebildet wurden. Daher müssen bei Rückkreuzung mit dreifach-rezessiven gelb-weißäugig-gespaltenen Männchen die Nachkommen im allgemeinen entweder die ganze rezessive oder die ganze dominante Merkmalsgruppe zur Entfaltung bringen. Findet nun aber in den Keimzellen der Mütter ausnahmsweise zwischen Gelb und Weiß (Fig. 25 I) oder zwischen Weiß und Gespalten (Fig. 25, II) ein Durchbruch der X-Chromo-

somen und eine Auswechslung der Stücke statt, so entstehen Gameten, welche im Fall der Rückkreuzung die Austauschklassen Grau-Weißäugig und Gelb-Rotäugig (I), bzw. Weiß-Ungespalten und Rot-Gespalten (II) liefern. Es ergibt sich dabei aus der Fig. 25 im Hinblick auf die Lage der Bruchstellen ohne weiteres, daß, wie oben erwähnt wurde, im Fall I mit Weiß immer auch Gespalten, im Fall II mit Weiß immer Gelb verbunden bleibt. Zählt man nun alle diejenigen Individuen, welche eine Trennung oder nach Morgans Terminologie einen Austausch von Gelb und Weiß zeigen, zusammen, so ist aus den Figuren ersichtlich, daß hier sämtliche Ausnahme-Individuen in Betracht kommen, daß also $1,2 + 3,5 = 4,7$ Proz. aller Individuen von dieser Beschaffenheit sein müssen¹⁾.

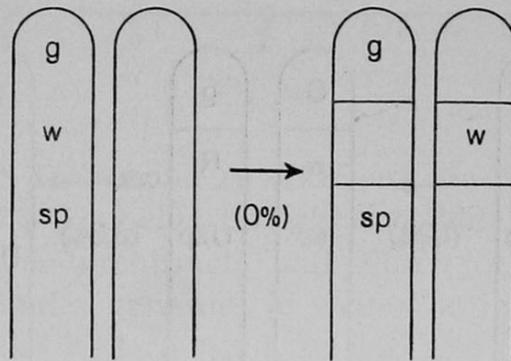


Fig. 26.

Daß keine gelb-gespaltene Individuen ohne Weiß vorkamen und ebenso keine weißäugigen Individuen, welche keines der beiden anderen Mutationsmerkmale aufwiesen, würde nach Morgan so zu erklären sein, daß ein doppeltes crossing-over nicht stattfand. Ein solches wäre eingetreten, wenn ein doppelter Durchbruch der Chromosomen, nämlich „links“ und „rechts“ von den „Loci“ für Weiß bzw. Rotäugig und eine Auswechslung der beiden Zwischenstücke zustande gekommen wäre (Fig. 26).

Versuchen wir nun auch diese verwickelteren Verhältnisse vom Boden der Umstimmungshypothese aus zu deuten, indem wir sie, wie dies schon oben (S. 118 ff.) mit den einfacheren Drosophila-Befunden geschehen ist, nicht für sich allein, sondern von einem allgemein-konstitutionstheoretischen Gesichtspunkt aus betrachten. Danach würde die Kombination der drei rezessiven

1) Vgl. Morgan-Nachtsheim, l. c.: „Die gleichen Daten liefern für gelb-gespaltene den Austauschwert 4,7.“

Mutationsmerkmale Gelb, Weißäugig und Gespalten einen besonderen Fall eines bestimmten Habitus bilden und die ihr zugrunde liegenden Keimplasmavariationen würden innerhalb einer allgemeineren Variabilitäts- oder Labilitätsrichtung, eines Idiostatus des *Drosophila*-Artplasmas gelegen sein, d. h. also einen genotypischen Substatus bilden. Es mag ferner angenommen werden, daß diese Variationen mit Abänderungen des ersten Chromosomenpaares, der X-Chromosomen, zusammenhängen. Einige der Mutationsmerkmale, welche durch den Idiostatus „primus“ bedingt sind, haben die Eigentümlichkeit, daß sie verhältnismäßig häufig entstehen, wie z. B. Weißäugig und gekerbte Flügel (notch), welch' letztere Anomalie nach neueren Angaben von Mohr bis jetzt 11mal in den *Drosophila*-Kulturen in Erscheinung getreten ist. Besonders bemerkenswert ist ferner, daß eine Anzahl von Merkmalen dieses Habitus, zu welchen Gelb, Weißäugig und unter anderem auch Gekerbt gehören, in einem engeren, man kann vielleicht sagen, verwandtschaftlichen Verhältnis zueinander stehen, was sich in einer relativ festen Koppelung, also in einer größeren Neigung zu gemeinschaftlicher Übertragung äußert. Während dies nun nach der crossing-over-Theorie darauf beruht, daß die entsprechenden Gene einen dichtgedrängten Block an einem Ende des Chromosoms bilden, und daß wegen der dichten Lage die Aussichten für eine Auswechslung vermindert sind, ist nach der Umstimmungshypothese die enge Verwandtschaft jener Mutationsmerkmale und das seltene Vorkommen einer Trennung (eines Koppelungsbruches) so zu erklären, daß innerhalb des betreffenden elterlichen Keimplasmas die Abänderungen, welche den Merkmalen zugrunde liegen, sehr eng miteinander verkettet oder verflochten sind. Infolgedessen kann im heterozygoten Individuum die Nachbarschaft eines **normalen** Keimplasmas nur unter ganz bestimmten inneren Systembedingungen, also in einem ganz bestimmten Häufigkeitsverhältnis den Effekt haben, daß ein einzelnes dieser Gene für sich allein umgestimmt wird.

Näheres über die Art der „Verwandtschaft“ der Mutationsmerkmale bzw. ihrer Gene, d. h. ihre materiellen Grundlagen im weitesten Sinne, läßt sich heute noch nicht aussagen, weil die phänogenetische Untersuchung der Rassenunterschiede bisher nur in ganz vereinzelt Fällen ihrem eigentlichen Ziel, der Zurückführung der äußerlichen Rassenunterschiede auf Verschiedenheiten des Keimplasmas, nahekommen konnte. Es ist wohl zu erwarten,

daß auch auf diesem Gebiete die entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse schon auf dem Wege zu diesem Ziele zur Feststellung interessanter Beziehungen und Regelmäßigkeiten gelangen wird, aber zunächst ist in dieser Hinsicht nur wenig bekannt. Speziell für *Drosophila* liegen meines Wissens überhaupt noch keine Untersuchungen phänogenetischer Art vor, wenn auch die Bedeutung der Entwicklungsgeschichte für die Vererbungs-forschung neuerdings auch in der Morganschule anerkannt wird. Das, was von H. E. Walter¹⁾ als Somatogenesis bezeichnet wird, bildet einen wichtigen Gegenstand des phänogenetischen Programms und durch das hübsche Bild von dem „hereditary tunnel“, der nur an seinen beiden Enden — Ei und erwachsener Zustand — erleuchtet ist, wird das entwicklungsgeschichtliche Hauptproblem ebensogut gekennzeichnet, wie wenn z. B. von einer Kluft gesprochen wird, die zwischen den sichtbaren Außeneigenschaften des fertigen Organismus und den unsichtbaren, hypothetischen Anlagen besteht und die nur durch eine rückläufige entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse überbrückt werden kann.

Wenn wir also zurzeit nicht imstande sind, die Verwandtschaftsverhältnisse der Mutationsmerkmale von *Drosophila* durch phänogenetische Erforschung der in Betracht kommenden Korrelationen und Konnexionen (vgl. S. 8, 102) aufzuhellen und auf diese Weise speziell auch die verwickelten Korrelationen, die zwischen einer größeren Anzahl von Genen bzw. zwischen den entsprechenden Merkmalen bestehen, zu veranschaulichen, so ist es vielleicht doch möglich, auf einem anderen Wege diese Verhältnisse unserem Verständnis näher zu bringen. Wir können nämlich Beobachtungen ähnlicher Art aus einem anderen Gebiet heranziehen, die allerdings in bezug auf Exaktheit und zahlenmäßige Faßbarkeit keinen Vergleich mit den Befunden bei *Drosophila* aushalten, aber den Vorteil haben, daß es sich um anschaulichere, der täglichen Beobachtung unmittelbar zugängliche Beziehungen handelt, die zum Teil auch schon Gegenstand einer phänogenetischen Untersuchung gewesen sind.

Unter Komplexion versteht man in der Anthropologie die gleichsinnige Färbung von Iris, Haar und Haut beim Menschen. Es ist bekannt, daß auch in menschlichen Rassengemischen bei

1) Genetics, an introduction to the study of heredity. New York (Mac Millan) 1922.

der großen Mehrzahl der Individuen der relative Grad der Pigmentierung von Iris (a), Haar (b) und Haut (c) übereinstimmt, so daß man offenbar ein habitusartiges, auf Konnexionen und Korrelationen beruhendes Verhältnis vor sich hat. Da aber nicht gar zu selten Fälle von disharmonischer Färbung vorkommen, in denen an einer der drei Stellen eine stark abweichende Intensitätsstufe der Pigmentierung auftritt, so wird man ohne weiteres an die relative Faktorenkoppelung bei *Drosophila* erinnert und man wird wohl sagen dürfen, daß derartige Disharmonien wenigstens zum Teil auf Kreuzung und „Faktorenaustausch“ beruhen. Bemerket sei noch, daß vermutlich mit der Komplexion noch andere weniger auffällige oder weniger leicht faßbare Merkmale morphologischer, physiologischer oder psychologischer Art verbunden sind.

Im einzelnen bestehen zwischen den Komponenten der Komplexion folgende Beziehungen. Wie auch E. Fischer¹⁾ anführt, findet selten ein Auseinandergehen von Irisfarbe (a) und Haarfarbe (b) statt. Immerhin ist in manchen Gegenden die Korrelation zwischen diesen beiden Merkmalen verhältnismäßig häufig gebrochen²⁾, so in Irland und auf der Baleareninsel Minorka, wo nicht selten dunkelhaarige Individuen mit blauen Augen vorkommen. In Irland ist dabei die Gesichtsfarbe dunkel, auf Minorka nordisch-hell. Noch seltener scheinen bei Individuen, die wenigstens in ganz früher Jugend hellblond sind, schwarze Augen vorzukommen. Bemerkenswert ist ein Fall in der aus Schottland stammenden Familie A. Carnegies, den dieser in seiner Selbstbiographie erwähnt. Wir wollen, um später einen Vergleich ziehen zu können, annehmen, es betrage die Zahl der Austauschindividuen 1,2 Proz., eine Zahl, die aber vermutlich zu niedrig ist.

Häufiger findet ein Auseinandergehen von Haarfarbe (b) und Hautfarbe (c) statt. So erwähnt auch Fischer, daß blonde Individuen mit einer Haut, die sich gleichmäßig bräunen kann, bei uns nicht selten sind, und ebenso dürften dunkelhaarige Individuen mit weißer Haut keine ungewöhnliche Erscheinung sein. Auch hier wollen wir, um einen Vergleich zu ermöglichen, der *Drosophila*-Forschung eine Zahl entlehnen und den vermutlich viel zu niedrigen Prozentsatz 3,5 für diese beiden Austauschotypen annehmen.

1) Baur-Fischer-Lenz, 2. Aufl., München (Lehmann) 1923, I., S. 107.

2) Literatur in: Allg. Vererb., 3. Aufl., S. 322.

So gut wie gar nicht scheinen bei uns und wohl auch in Irland Individuen vorzukommen, bei welchen allein die Haarfarbe aberriert, also dunkeläugig-dunkelhäutige und gleichzeitig blondhaarige oder helläugig-hellhäutige, aber daneben dunkelhaarige Personen. Nur die blauäugig-hellhäutigen Frauen von Minorka machen eine Ausnahme.

Im ganzen sind die anthropologischen Daten noch nicht vollständig genug, um einen wirklich klaren Einblick in die Verhältnisse zu gewähren, aber da die allgemeinen Relationen im ganzen festzustehen scheinen, so ist es wohl erlaubt, mit Hilfe der fingierten Prozentsätze die einzelnen Häufigkeiten zueinander in Beziehung zu bringen und insbesondere zu prüfen, ob auch hier ein der Gleichung $(a/b) + (b/c) = (a/c)$ im wesentlichen entsprechendes Verhältnis Gültigkeit hat.

Nehmen wir an, es seien zwei Keimplasmen von folgender Zusammensetzung einander gegenübergestellt:

	I	II
1,2	a Gen für blaue Augenfarbe	Gen für dunkle Augenfarbe
3,5	b „ „ blonde Haarfarbe	„ „ „ Haarfarbe
	c „ „ helle Hautfarbe	„ „ stärker pigmentierte Hautfarbe

Legen wir unseren Betrachtungen die Verhältnisse in Irland zugrunde, so werden nach obigem bei einem Austausch zwischen a und b, also bei einem Auseinandergehen von Irisfarbe und Haarfarbe, speziell dunkle Haarfarbe und dunkle Hautfarbe miteinander und vermutlich auch mit den anderen Komponenten des Habitus verbunden bleiben, so daß die Augenfarbe in diesem Falle nicht nur von der Haar-, sondern auch von der Hautfarbe abgetrennt wird. Es würden also 1,2 Proz. Austauschindividuen, darunter 0,6 Proz. blauäugig-dunkelhaarig-dunkelhäutige Individuen entstehen (in Wirklichkeit ist die Zahl vermutlich etwas größer).

Zwischen b und c, also zwischen Haar- und Hautfarbe, kommen nach dem oben Gesagten häufiger Austauschprozesse vor, so daß nach unserer Annahme 3,5 Proz. aller Individuen Austauschindividuen dieser Art darstellen. Ob in diesen Fällen die Augenfarbe ein regelmäßiges Verhalten zeigt, kann zurzeit nicht gesagt werden, doch dürfte bei der Seltenheit, mit der ein Korrelationsbruch zwischen Augen- und Haarfarbe vorkommt, als Regel

anzunehmen sein, daß dunkle Augen- und dunkle Haarfarbe miteinander verbunden bleiben, so daß auch in diesem Falle die Augenfarbe von der Hautfarbe getrennt wird (eine Ausnahme bilden die blauäugigen Frauen in Minorka).

Es ergibt sich also, daß in beiden Fällen Augen- und Hautfarbe getrennt werden, d. h. die Zahl der Fälle, in denen ein Austausch zwischen Augen- und Hautfarbe stattfindet, muß der Summe der beiden anderen Fälle gleich sein, also 4,7 Proz. betragen, und es würde, auch wenn nicht die fingierten Prozentsätze angenommen werden, sondern nur ganz allgemein die angegebenen Häufigkeitsverhältnisse beständen, die Gleichung $(a/b) + (b/c) = (a/c)$ eine ungefähre Gültigkeit haben. Man kann sich aber dann auch die Ergebnisse bei *Drosophila*, ohne die von Morgan angenommenen räumlichen Beziehungen zwischen den Genen annehmen zu müssen, in einfacher Weise veranschaulichen, indem man in den obigen Ausführungen statt a, b und c die Bezeichnungen Gelb, Weißäugig und Gespalten einfügt.

Es wurde hier zu zeigen versucht, daß auch auf einem anderen als auf dem von Morgan eingeschlagenen Wege die Erscheinungen der relativen Koppelung und die dabei auftretenden regelmäßigen Zahlenverhältnisse wenigstens grundsätzlich verständlich gemacht werden können, und daß damit im wesentlichen dasjenige erreicht wird, was bei verwickelten Lebenserscheinungen beim heutigen Stand unserer Kenntnisse zunächst erreichbar erscheint: eine allgemeine, die wichtigsten Zusammenhänge umfassende Vorstellung, die mit den auf anderen Gebieten gewonnenen allgemein-physiologischen Anschauungen und Ergebnissen vereinbar ist. Ich habe versucht, auch andere Einzelergebnisse der *Drosophila*-Forschung von dem abgeänderten Standpunkt aus zu deuten und möchte speziell glauben, daß das meiste was über die Wirkung von Letalfaktoren angegeben wird (s. S. 138), und ebenso die sogenannten Defizienzerscheinungen sich ohne zu große Schwierigkeiten mit der Umstimmungshypothese in Verbindung bringen lassen, ja, daß im Gegenteil der große Vorteil einer Annäherung an bekannte Verhältnisse gewonnen wird. Auch ist es ohne weiteres klar, daß speziell auch die non-disjunction-Hypothese mit den hier vertretenen chromosomtheoretischen Auffassungen unschwer in Einklang gebracht werden kann, vorausgesetzt, daß wirklich immer den betreffenden kreuzungsanalytischen Ergebnissen eine abnorme Verteilung der Chromosomen bei den Reifungsteilungen entspricht.

Einwürfe. Es wurden in einigen unserer Skizzen (Fig. 14, 22, 23) statt der stäbchenartigen Symbole, die in früheren Kapiteln für die in Wechselwirkung stehenden elterlichen Idioplasmportionen in direkter Anlehnung an die üblichen chromosomtheoretischen Vorstellungen benützt worden sind, Kreise eingezeichnet. Durch diese Figuren soll erstens angedeutet werden, daß nach der hier vertretenen Auffassung die Austauschvorgänge wahrscheinlich im Ruhezustand der Oocyten erfolgen, also zu einer Zeit, in welcher statt der stäbchen- oder schleifenförmigen Chromosomen größere Kernterritorien von erheblichem Durchmesser als Träger und Vermittler der Chromosomen-Individualität anzunehmen sind. Zweitens kommt darin zum Ausdruck, daß zunächst über die Anordnung der Gene keine bestimmten Voraussetzungen gemacht werden.

Hier kann ein erster Einwand gegen die oben vorgetragene Auffassung erhoben werden. Es kann gesagt werden, daß doch durch zahlreiche Kreuzungsversuche, die mit dem *Drosophila*-Material angestellt worden sind, bewiesen wurde, daß die materiellen Grundlagen der Erbeinheiten in streng linearer Anordnung innerhalb der Chromosomen aneinandergereiht sind (S. 154), und daß jede Theorie von vornherein verfehlt sein müsse, die mit anderen Voraussetzungen rechne. In der Tat ist ja wiederholt versucht worden, den endgültigen Beweis zu führen, daß es einzig und allein mit Hilfe der Annahme einer solchen linearen Anordnung möglich sei, die kreuzungsanalytischen Ergebnisse zu erklären. Morgan selbst¹⁾ geht bei seiner Beweisführung von einem Experimente aus, in welchem drei Mutationsmerkmale, z. B. gelbe Körperfarbe, weiße Augen und gespaltene Flügel, von einer Seite her in die Kreuzung eintraten, und sucht zu zeigen, daß die relative Häufigkeit, mit welcher Austauschvorgänge zwischen Gelb und Weiß, Weiß und Gespalten, Gelb und Gespalten stattfinden, Regelmäßigkeiten zeigt, die nur mit Hilfe der Annahme einer linearen Anordnung verständlich werden. Überdies liege ja in der Möglichkeit, bei Hinzukommen weiterer Gene die Ergebnisse vorauszusagen, der beste Beweis für die Richtigkeit dieser Vorstellung. Indem aber Morgan schon im Verlaufe seiner Beweisführung von „Regionen“ und „Entfernungen“ spricht und indem er hinzufügt, daß keine andere geometrische Figur allen Resultaten gerecht wird, macht er

1) Vgl. Morgan-Nachtsheim, S. 93 f.

die Voraussetzung, daß die von ihm hypothetisch eingeführte, geistvolle Annahme einer ausschlaggebenden Bedeutung eines örtlichen Momentes, nämlich des meßbaren Abstandes zwischen den einzelnen Genen, ein unabweisbares Postulat sei und den einzigen Weg bilde, um speziell die Erscheinung des Faktorenaustausches verständlich zu machen. Es mag vielleicht richtig sein, daß, wenn überhaupt dem örtlichen Momente eine so große Bedeutung zuzuschreiben ist, tatsächlich nur die lineare Anordnung der Gene in Betracht kommen kann.

Auch andere Forscher stehen auf dem Standpunkt, daß ihre speziellen Beobachtungen ausreichende Indizienbeweise für die Richtigkeit der Linienhypothese seien: da sie die Überzeugung haben, daß ihre Befunde am einfachsten oder überhaupt nur vom Boden dieser Annahme aus verständlich gemacht werden können, schließen sie von diesem Standpunkt aus ganz richtig, daß ihre Ergebnisse einen Beweis für die Richtigkeit der Hypothese bilden. Eine bemerkenswerte Variante dieser indirekten Beweisführung findet sich bei Mohr¹⁾. Dieser Forscher hat bei *Drosophila* speziell solche Erscheinungen untersucht, welche nach dem Vorgang von Bridges auf eine Defizienz, d. h. auf das Fehlen oder die Inaktivierung einer ganzen Strecke eines bestimmten Chromosoms, zurückzuführen sind. Er fand in seiner Zucht, daß eine ganze Reihe von Genen, nämlich diejenigen für Weißäugigkeit und deren Allelomorphen (elfenbeinfarbige, eosinfarbige, kirschrote usw. Augenfarbe), sowie die Gene für unregelmäßige Augenfazetten und für Anomalien des Abdomens infolge ganz bestimmter Besonderheiten, die sie bei den Kreuzungen zeigen, eine Ausnahmestellung unter allen anderen Genen einnehmen. Auf Grund früherer, von anderen Autoren ausgeführter Versuche, die mit dieser Frage nichts zu tun haben, waren aber, wie Mohr betont, die nämlichen Gene so loziert worden, daß sie innerhalb des X-Chromosoms eine Reihe dichtbenachbarter Orte einnehmen. Es besteht also eine Koinzidenz der Ergebnisse verschiedener, unter sich vollkommen unabhängiger Versuchsreihen, was als ein Beweis für die Richtigkeit der „linear order conception“ anzusehen ist. Auch hier wird offenbar vorausgesetzt, daß für die crossing-over- und einige andere Erscheinungen geometrische Beziehungen eine unmittelbare und ausschlaggebende Bedeutung haben.

1) Zeitschr. ind. Abst. 32, 1923, S. 205.

Es muß nun ohne weiteres zugegeben werden, daß selbst dann, wenn bei der Erklärung der crossing-over-Erscheinungen weniger an morphologisch nachweisbare, als an stereochemische Zusammenhänge gedacht wird, das örtliche Moment irgendwie in Frage kommt. Schon wenn man im Einklang mit Johannsen und anderen Forschern in der wiederholt besprochenen Weise (S. 135, 171) die Gene mit chemischen Radikalen vergleicht, ist die Annahme irgendwelcher örtlicher Beziehungen nicht zu umgehen. Man könnte z. B. von diesem Standpunkt aus daran denken, die Entstehung von Artplasmavariationen auf Umstellungen, Substitutionen oder Ausfallerscheinungen zurückzuführen, welche bestimmt-lokalisierte „Radikale“ der Artplasmamolekel betreffen, und dabei unter anderem an die verschiedenen Eigenschaften erinnern, welche ein aromatischer Körper annimmt, wenn ein Radikal aus der Ortho- in die Meta- oder Parastellung verlagert wird.

Speziell dann, wenn man sich das Artplasma selbst oder die einzelne Artplasmamolekel als einen ungeheuer komplizierten Verband verschiedener Eiweißkörper E_1 , E_2 , E_3 usw. nach der allgemeinen Formel $n E_1 + o E_2 + p E_3 \dots$ vorstellt, müssen natürlich räumliche Beziehungen bei allen Veränderungen, die den Bestand und die Architektonik dieser komplizierten Ringe oder Ketten betreffen, eine fundamentale Rolle spielen. Damit ist aber keineswegs gesagt, daß es nötig ist, die Häufigkeitsverhältnisse, die bei den Austauschvorgängen zutage treten, als unmittelbare Funktionen solcher örtlicher Beziehungen zu betrachten. Wenn wir nämlich annehmen, im Artplasma seien an zwei Punkten Abänderungen eingetreten, von denen jede eine besondere Abweichung im normalen Verlauf der Ontogenese bedingt, und dieses Artplasma $n E_1' + o E_2'' + p E_3 \dots$ werde durch Kreuzung mit dem normalen Artplasma $n E_1 + o E_2 + p E_3 \dots$ zusammengebracht, so werden nach unserer Auffassung, in ähnlicher Weise, wie es oben für eine besondere Drosophila-Kreuzung ausgeführt wurde, totale oder partielle Umstimmungen erfolgen können. Diese Umstimmungen werden aber, da es sich nach unserer Annahme um komplizierte physiologische Reaktionen zwischen zwei lebenden Gebilden handelt, mit einer ganz bestimmten Häufigkeit in Erscheinung treten. Unter den **letzten** Ursachen, welche diese Häufigkeitsverhältnisse bedingen, befinden sich natürlich auch die stereochemisch-räumlichen Beziehungen der beiden Abänderungen, aber man wird bei den hier angenommenen komplizierten Reaktionen kaum berechtigt sein, die Häufigkeit als eine

unmittelbare und ausschließliche Funktion von Entfernungen und anderen geometrischen Verhältnissen anzusehen, wie dies nach der Morganschen Lehre für die linearen Abstände der einzelnen Gene gilt.

Ein zweiter Einwand, der gegen meine Deutung erhoben werden könnte, bezieht sich auf den Zeitpunkt der ein- oder gegenseitigen Beeinflussung der elterlichen Keimplasmen. Man könnte fragen, warum denn diese Beeinflussung nur in den Gonocyten I. Ordnung stattfinden soll?¹⁾

Es muß zunächst darauf hingewiesen werden, daß ja endgültige Beweise dafür, daß die Aufspaltung der Anlagen und damit auch Störungen in diesem Prozeß nur in der Reifungsphase und speziell durch Vermittlung der Reduktionsteilung zustande kommen können, bisher noch nicht erbracht worden sind. Wie ich an anderer Stelle²⁾ ausgeführt habe, genügen die für niedere Pflanzen (*Chlamydomonas*, *Phycomyces* u. a.) gemachten Angaben über Chromosomenzahl und Chromosomenreduktion, auf welche sich die Beweisführung zu stützen pflegt, keineswegs den strengen Anforderungen, die bei höheren Organismen mit vollem Recht an solche Untersuchungen gestellt werden, auch kann aus der haploiden Beschaffenheit der Männchen der Honigbiene und ihrem erbgeschichtlichen Verhalten natürlich nicht mit Sicherheit gefolgert werden, daß die Anlagenspaltung gerade bei der Reduktionsteilung und nicht etwa schon bei einer früheren Teilung vor sich geht. Ebenso wenig scheint mir der geistreiche Versuch Federleys³⁾, aus dem Verhalten triploider Artbastarde einen notwendigen Zusammenhang von Mendelspaltung und Chromosomenkonjugation abzuleiten, angesichts der vorliegenden cytologischen Bilder und des heutigen Standes des ganzen Konjugationsproblems endgültig gelungen zu sein: haben doch unsere neueren Untersuchungen an Kopepoden (s. S. 155, Anm. 1) wiederum den Beweis geliefert, daß auch bei besonders geeigneten Objekten, bei welchen man die ganze Reihe der Reifungsphasen durchverfolgen kann, eine vollkommen sichere Entscheidung hinsichtlich der Konjugations- und Reduktionsfrage mit den jetzigen

1) Derselbe Einwand würde übrigens auch die Morgansche Theorie in ihrer ursprünglichen, an die Chiasmatischelehre sich anlehnenden Fassung treffen, seit wir wissen, daß typische Überkreuzungsfiguren auch außerhalb der Phase der Gonocytenbildung vorkommen.

2) Allg. Vererb., 3. Aufl., S. 400.

3) Hereditas 4, 1923.

Methoden nicht herbeigeführt werden kann. Deshalb sind auch andere Forscher vor die Frage gestellt worden, ob die Anlagenspaltung stets an eine bei der Keimzellenreifung erfolgende Reduktionsteilung geknüpft ist, so Bateson und Punnett angesichts der unregelmäßigen Zahlenverhältnisse, die bei Hühner- und Lathyruskreuzungen gewonnen wurden, und neuerdings, im Hinblick auf das Geschlechtsbestimmungsproblem, auch Witschi¹⁾.

Aber nehmen wir einmal an, daß, abgesehen von den sogenannten somatischen Spaltungen (S. 71), die Anlagenspaltung tatsächlich in die Wachstums- und Reifungsperiode der Keimzellen fällt, dann würde ein besonderer Umstand doch dafür sprechen, daß die Umstimmungserscheinungen wirklich auch an keiner anderen Stelle der Keimbahn, sondern eben nur in der Wachstumsperiode der Gonocyten stattfinden. Die Wachstumsperiode speziell der weiblichen Geschlechtszellen ist durch besonders intensive ernährungsphysiologische Prozesse gegenüber allen anderen Strecken der Keimbahn in deutlichster Weise ausgezeichnet, und im Zusammenhange damit werden vermutlich auch jene fermentativen Vorgänge, durch welche die Umstimmung herbeigeführt werden kann, eine große Intensität und Wirksamkeit aufweisen. Wenn wir nun sehen, daß bei *Drosophila* die *crossing-over*-Erscheinungen im wesentlichen auf die Eibildung beschränkt sind, so würde sich diese eigentümliche Erscheinung, die immer etwas schwer zu deuten war, ohne weiteres dadurch erklären lassen, daß in der Oogenese die Wachstumsperiode naturgemäß viel stärker ausgeprägt ist als in der Spermatogenese und daß wohl auch alle Prozesse ernährungsphysiologischer Art und speziell die fermentativen Vorgänge in den Oocyten stärker betont sein müssen als in den Spermatocyten.

Noch einen dritten Einwand könnte man gegen die Umstimmungshypothese erheben, indem man auf einen Widerspruch hinweist, der zwischen der Deutung der unreinen Spaltung und der Erklärung des Faktorenaustausches zu bestehen scheint. Es wurde nämlich bei der Besprechung der unreinen Spaltungen (S. 178 f.) davon ausgegangen, daß wenigstens bei einigen zoologischen Objekten (*Axolotl*, Kaninchen) das in Betracht kommende Merkmal, die Scheckzeichnung, zu den komplex-verursachten, korrelativ-gebundenen Eigenschaften gehört, und so

1) Stud. Mendel. Brünn 1923, S. 11.

wurde es als wahrscheinlich angegeben, daß nur bei der Kreuzung solcher Rassen, deren Unterschiede sich auf komplex-verursachte Merkmale beziehen und deren Keimplasmen daher in vielen Qualitäten verschieden sind, auch fermentative Gegensätze in genügend wirksamer Weise bestehen können, um eine Kontamination der Anlagen verständlich zu machen. Bei der Erklärung der Austauschvorgänge dagegen wurde die Möglichkeit ins Auge gefaßt, daß schon Verschiedenheiten der elterlichen Keimplasmen, die sich in ganz einfachen Eigenschaften (z. B. Augenfarbe von *Drosophila*) äußern, genügend stark sein können, um eine gegenseitige Beeinflussung zu bedingen.

Es ist ohne weiteres zuzugeben, daß diese beiden Darstellungen auf den ersten Anblick nicht ganz miteinander im Einklang stehen. Indessen darf wohl darauf hingewiesen werden, daß Vorgänge, die als unreine Spaltungen gedeutet werden können, offenbar auch bei Merkmalen vorkommen, die nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse als relativ einfach-verursacht zu betrachten sind, so bei dem Melanismus eines Schmetterlings (*Agliatau*), bei welchem außer der Farbe nur die Schuppenform Abänderungen zeigen kann, sowie bei der schwarzen und weißen Farbe der Tauben und bei einigen pflanzlichen Farbenmerkmalen, und daß also offenbar Übergänge verschiedener Art vorhanden sind. Andererseits ist zu sagen, daß, wie schon oben (S. 122) angedeutet wurde, die Austauschvorgänge bei *Drosophila* eine große Ähnlichkeit mit menschlich-pathologischen Befunden zeigen, welchen zum Teil sicher sehr komplexe entwicklungsgeschichtliche Ursachen zugrunde liegen, so daß auch hier alle möglichen Übergänge vorhanden sind. So ist man zurzeit noch nicht imstande, genauere Formulierungen zu geben, es darf aber wohl angenommen werden, daß die weitere phänogenetische Durchdringung des ganzen Arbeitsgebietes auch hier zu Aufklärungen führen wird.

Nachteile und Vorteile der Umstimmungshypothese. Die hier vertretene Auffassung hat natürlich zunächst den Nachteil, daß man, anstatt jetzt schon ein anscheinend geschlossenes, klares Bild der Vorgänge vor sich zu haben, die Lösung vieler Einzelfragen in die Zukunft verschieben muß. Und dieser Nachteil wird von jedem, der in der synthetischen Erfassung der kreuzungsanalytischen und cytologischen Ergebnisse ein Hauptziel aller vererbungsgeschichtlichen Arbeit sieht, besonders schwer empfunden. Aber abgesehen davon, daß zahl-

reiche Schwierigkeiten, namentlich cytologischer Art, mit denen sich die Morgansche Theorie auseinandersetzen muß, bei der neu gewonnenen Betrachtungsweise wegfallen würden, stehen jenem Nachteil doch mancherlei Vorteile gegenüber. Vor allem lassen sich die gemachten Grundannahmen ohne weiteres in Einklang mit gut gesicherten Ergebnissen und Anschauungen cytologischer und allgemein-physiologischer Art bringen, so daß dabei eine der Forderungen erfüllt wird, welche wir ganz allgemein an zusammenfassende Hypothesen stellen müssen, während die Zahl wirklich neuer Annahmen, wie ich glaube, soweit als möglich vermindert wird.

Was zunächst die cytologischen Grundlagen anbelangt, so werden gut begründete Anschauungen über die Aktivität des Kern-Zell-Stoffwechsels der „ruhenden“ Zelle, über die große Bedeutung fermentativer Vorgänge im Kern-Zell-Leben, über die Chromosomendifferenzierung als Folge einer Arbeitsteilung herangezogen. Damit steht im Zusammenhang, daß dasjenige Verhältnis, das von der Mehrzahl der Chromosomenforscher bewußt oder unbewußt in den Vordergrund gestellt wird, nämlich die fast allgemein angenommene Bedeutung der Chromosomen für die Spaltung und Verteilung mendelnder Gene, nunmehr als eine Begleiterscheinung ihrer allgemeinen stoffwechsel- und entwicklungsphysiologischen Funktionen, als eine Nebenwirkung ihrer phyletischen Differenzierung erscheint, wie ja auch neuerdings die Anschauung mehr und mehr durchdringt, daß die einfach-mendelnden Rassenmerkmale nur den einen großen Flügel bilden in der Reihe all der phyletischen Abänderungen und Umwandlungen, deren Entstehung und Vererbung einen Hauptgegenstand biologischer Forschung darstellt.

Alle diese cytologischen Voraussetzungen sind sehr allgemeiner Art und stehen mit anderen zellphysiologischen Anschauungen in gutem Einklang. Auch haben sie den Vorteil, daß sie im ganzen unberührt bleiben, wie auch immer einige vielumstrittene keimzellengeschichtliche Probleme in Zukunft entschieden werden mögen, z. B. die Frage, ob zwischen den elterlichen Chromosomen überhaupt eine Paarung und ob eine Meta- oder Parasyndese (endweise oder parallele Konjugation) stattfindet, ob die Prophasen der ersten Reifungsteilung wirklich in irgendeiner Weise prinzipiell verschieden sind von den Prophasen anderer Teilungen der Keimbahn oder des Somas, ob die erste oder die zweite Teilung als Reduktionsteilung anzusehen ist usw.

Wenn also die Umstimmungshypothese zu ihren Gunsten geltend machen kann, daß sie mit verhältnismäßig einfachen, unseren Gesamtvorstellungen sich gut einfügenden cytologischen Grundannahmen auszukommen vermag, so muß hinzugefügt werden, daß allerdings die Erklärung speziell der losen Koppelungen und der Austauschvorgänge wesentlich erleichtert wird, wenn man noch einige spezielle Annahmen heranzieht, vor allem die Hypothese Morgans, daß die einzelnen Koppelungsgruppen einzelnen Chromosomen bzw. Chromosomenpaaren entsprechen, und ferner die übliche Anschauung, daß die Prozesse der Anlagenspaltung auf einem Auseinanderweichen gepaarter elterlicher Chromosomen beruhen, mag die vorausgegangene Paarung im übrigen meta- oder parasyndetischer Natur sein.

Es sei hier ausdrücklich betont, daß letztere Annahme kein unbedingtes Erfordernis für die Anwendung der Umstimmungshypothese bildet. Wenn es wirklich erlaubt ist, die theoretischen Anschauungen, die bei der cytologischen Untersuchung einer einzelnen Organismengruppe gewonnen worden sind, in vorsichtiger Weise zu verallgemeinern (S. 156), so wird man, worauf ich wiederholt hingewiesen habe, durch die Beobachtungen bei Kopepoden und bei einigen anderen Formen ernstlich vor die Frage gestellt, ob überhaupt das übliche Reduktionsschema Gültigkeit hat oder ob vielleicht die Reifungsteilungen nur in einigen Organismengruppen, etwa bei den wiederholt genannten oligochromosomalen Formen, in den Dienst der Reduktion gestellt worden sind. Dann wird man sich aber weiter fragen müssen, ob nicht auch schon bei klaren monohybriden Kreuzungen in regelmäßiger Weise Umstimmungen vorkommen¹⁾. Es könnte z. B. angenommen werden, daß in jeder Gonocyte (Oo- oder Spermatocyte) das eine elterliche Keimplasma durch das andere umgestimmt wird, so daß von jeder Gonocyte immer nur einerlei Gameten gebildet werden. Wenn dann die umstimmende Kraft der elterlichen Keimplasmen als gleichgroß angesehen werden darf, so werden im Durchschnitt 50 Proz. aller Gonocyten die eine, 50 Proz. die zweite Sorte von Gameten aus sich hervorgehen lassen, so daß auch auf diesem Wege für die Gesamtzahl der Gameten das Verhältnis 1:1 resultieren würde. Entsprechend würden die Verhältnisse bei klaren dihybriden Kreuzungen liegen.

Dieser radikalen Vorstellung gegenüber könnte allerdings gesagt werden, daß die bekannten cytologischen Beobachtungen über die Geschlechtschromosomen und die alte Angabe von Strasburger, daß beim Lebermoose *Sphaerocarpos* die vier Sporen einer Tetrade in der Regel 2 männliche und 2 weibliche Thalli liefern, mit großer Bestimmtheit darauf hinweisen, daß zum mindesten bei einigen Organismen wenigstens die geschlechtliche Determinierung der Keime, also die „Spaltung der Geschlechtsgene“, in irgendeiner Weise mit den Reifungsteilungen zusammenhängt.

1) Vgl. *Genetica* 4, 1922, S. 233.

Aber ich möchte auf die hier berührte Möglichkeit und auf ihr Für und Wider nicht weiter eingehen, da die cytologischen Grundlagen nicht ausreichend sind. Eine endgültige Lösung des Reduktionsproblems liegt ja, wie auch in dieser Schrift betont wurde, bisher nicht vor und ist, wie es fast scheint, mit unseren heutigen technischen Mitteln überhaupt nicht zu erhoffen trotz der Unsumme von Fleiß, technischem Geschick und Kombinationsfähigkeit, die auch jetzt noch auf diesen Gegenstand verwandt wird.

Zu den genannten Voraussetzungen cytologischer Natur kommen noch einige Grundannahmen konstitutionstheoretischer und allgemein-physiologischer Art, die ebenfalls den Vorteil haben, daß die Erscheinungen bei *Drosophila* zu bekannten, vielbesprochenen Vorkommnissen auf anderen Gebieten in Beziehung gesetzt werden können. Zunächst konnte schon durch die Vorstellung, daß zwischen den „großen“ und „kleinen“ Konstitutions- oder Habitusformen, sowie den fakultativen Merkmalsverbindungen des Menschen und den Koppelungsgruppen von *Drosophila* sehr weitgehende Analogien bestehen, eine weitere Vereinheitlichung der Anschauungen angebahnt werden. Sodann haben sich ein paar Grundannahmen allgemein-physiologischer Art in der gleichen Richtung als nützlich erwiesen: die Vermutung, daß die in manchen Fällen experimentell bewiesene Pluripotentialität und Umstimmungsmöglichkeit organischer Gebilde eine Allgemeinerscheinung sei, die nicht nur für Gewebe und Zellen, sondern auch für das Keimplasma und Teile desselben Gültigkeit hat, und zweitens die Anschauung, daß auch bei der gegenseitigen Beeinflussung der elterlichen Keimplasmen, ähnlich wie bei anderen komplizierten physiologischen Reaktionen, der erwartete Endeffekt vielfach nur in einem bestimmten Häufigkeitsverhältnis zutage tritt. Auch die weitere Vorstellung, daß die ein- und gegenseitige Beeinflussung der elterlichen Keimplasmen auf fermentativen Wirkungen beruht, bewegt sich in der Richtung von Anschauungen, die heute zu den Grundpfeilern vieler physiologischer Theorien gehören. Dabei sei bemerkt, daß durch die Annahme, daß fermentative Einflüsse besonderer Art den adäquaten Reiz für die Weckung virtueller Potenzen und damit für die Erzeugung der Mutationen bilden, vielleicht die Tatsache verständlich wird, daß die bisherigen Versuche, auf künstlichem Wege Mutationen zu erzeugen, im ganzen Großen erfolglos geblieben sind (S. 103). Man könnte nämlich sagen, daß durch künstliche Änderung einzelner

Außenfaktoren wohl quantitative, aber nicht ohne weiteres jene qualitativen Veränderungen des Fermentchemismus hervorgerufen werden, die im allgemeinen für die Weckung virtueller Potenzen erforderlich sein dürften.

Wenn in einigen wenigen Fällen, z. B. in den berühmten Vanessa-Versuchen von Standfuß und Fischer, dennoch eine solche Umstimmung schon durch Abänderung eines einzigen Außenfaktors, der Temperatur, gelungen ist, so mag dies mit besonderen Verhältnissen zusammenhängen. So kann man bei diesen Versuchen darauf hinweisen, daß das von den Temperaturreizen betroffene Puppenstadium diejenige Entwicklungsphase im Leben der Insekten darstellt, während welcher die ganze Organisation eine Umwälzung erfährt und Hand in Hand damit wohl auch eine Umstellung des Gesamtstoffwechsels angebahnt wird. Vielleicht bietet dieser Umstand besonders günstige Bedingungen auch für eine Umstimmung des Keimplasmas.

Ich möchte glauben, daß gerade die Möglichkeit, die Grundannahmen der Hypothese mit Anschauungen konstitutionstheoretischer und allgemein-physiologischer Art ohne Schwierigkeit in Einklang zu bringen, sehr erheblich zu ihren Gunsten in die Waagschale fällt, während der Annahme eines Austausches von Chromosomenbruchstücken für den physiologisch orientierten Biologen mancherlei Fremdartiges anhaftet.

Autoren- und Sachregister.

A.

Abänderungen, destruktive 83, 93; funktionelle 83, 93, 101; exoblastogene 88; fluktuierende 146; Übergang zwischen erblichen und nicht-erblichen A. 3.
Abderhalden 141.
Absolutes Gehör 181.
Achondroplasie 107.
Achromatinhypothese 163.
Adametz 107.
Adaptative Merkmale 25, 37 f., 46.
Addison'sche Krankheit 58.
Adiantum 71.
Äquipotentialität, Äquipotenz 12, 18.
Ätherisierung der Eier 160.
Affinität, sexuelle 138.
Aglia tau 144 f., 201.
Akridier 158 ff.
Akroëdrische Merkmale 9.
Akromelanismus 24.
Albinismus, menschlicher 106, 114 f., 123; A. der Maus 178; partieller A. (Scheckung) 7, 178, 183.
Alkaptonurie 9.
Amblystoma tigrinum (Axolotl, Siredon), Pluripotenz 6; Alterskeratose 13, 19; Mißbildungen 51; Pflöpfungen 58; heteroplastische Pflöpfung 59; Korrelation 58, 105; Albinoïdismus 107; unreine Spaltung 142, 145, 200.
Andersson, Irma 71.
Anlagen, rezessive (latente, kryptomere) 3, 73, 76, 78, 89.
Anlagenspaltung 140, 150, 168.
Antirrhinum 125, 151.
Artemia 126, 128 f.
Artbildende Merkmale 23.
Artmerkmale 8.
Artom 127.
Artplasma 2, 50, 133; A.-Umstimmung 49, 90, 141; A. (Keimplasma)-Architektonik (-Gefüge, -Gebäude) 9, 66, 91, 127; Labilität (Gleichgewichtsverschiebung, -erschütterung) 115, 117, 122, 139, 146; progressive Labilität 148; mutative Abänderungen 133.

Assimilation i. w. S. 177, 184.
Augenfarbe des Menschen 193.
Augenmißbildungen 51.
Austausch 151.
Austauschklassen 120, 153.
Austauschwerte 188.
Automerizonten 161, 177.
Autorazemisation 177, 185.
Autostylie 45.
Axolotl s. Amblystoma.

B.

Bänderung der Federn 65.
Bateson 14 f., 52, 71, 74, 77, 169, 200.
Bateson u. Saunders 142.
Batrachier, Linsenbildung 13, 17; Mißbildungen 51; Transplantationen 56; Hormone 61; Geschlechtsdifferenzierung, -umstimmung 62, 67, 77, 94; unsymmetrische Zwitter 68, 72, 77, 174; Digamete 77; Klimarassen 94.
Bauer, Julius 105 f., 112.
Baur, E. 71, 125, 151, 171.
Baur-Fischer-Lenz 107.
Bechstein 33.
Becher 69.
Bemmelen, van 28, 54.
Beneden, van 126.
Beneke 12.
Bernoulli 92.
Bethe 14.
Biddersches Organ 67.
Biedel 61, 64.
Bipotenzerscheinungen, Bipotentialität 61, 65, 132.
Bizzarren 81.
Blakeslee u. Belling 127.
Blaringhem 15, 19.
Blastophthorie 98.
Blaue Federnfarbe 29, 41; biol. Bedeutung 32.
Blauvögel 33.
Blunck u. Speyer 59.
Blutzuckerspiegel 144.
Bombinator, Linse 17.

Bond 64, 67, 78 ff.
 Bonhote u. Smalley 148.
 Bonnevie, Kristine 109 ff.
 Boring u. Pearl 62.
 Born 26 f.
 Boveri 126, 129, 177.
 Brachydaktylie 110 f., 117.
 Brandt, A. 67.
 Braun, H. 128.
 Braus 22.
 Brecher, Leonore 93.
 Bridges 130, 197.
 Buchfink, Zwitter 67.
 Burt 11.

C.

Cabanis 67.
 Carabus (Carabiden) 26, 27 Anm., 39, 103, 124.
 Castle 81, 142 ff., 151, 173.
 Castle u. Hadley 143.
 Chambers 161.
 chemische Vergleiche 4, 135, 169 ff., 184 f., 198.
 chemische Vererbungstheorie 171.
 Chermes 54.
 Chiasmatischelehre 152.
 Chlamydomonas 199.
 Choerodes 29.
 Christow 127.
 Chromchlorid 180.
 Chromosomen, Individualität 12; Differenzierung (qualitative Verschiedenheit) 125 ff.; ihre Bedeutung 129, 175; Chrom. u. Koppelungsgruppen 125, 132; entwicklungsphysiol. Moment 133 f., 175; Zahl beim Menschen 127; Phylogenie 127; Siebenzahl 128.
 Chrysanthemum segetum 20, 148.
 Cohen 185.
 Colaptes 67.
 Coleus 71, 76.
 Correns 77.
 costa decima fluctuans 105 f., 114.
 Cotinga 26.
 Crataegus 24.
 crossovers 120, 151, 153.
 crossing-over - Erscheinungen 150; -Mechanismus 161; -Theorie 146, 150; cytolog. Basis 155; physiol. Erklärung 185; doppeltes cr.-o. 190; Beschränkung auf Oocyten 200.
 Cunningham 52.
 Cychrisation, Cychrus 26, 39 f., 103, 124.
 Cyclops, Chromosomenzahl 128, 130 f.; Symmixis 153; Überkreuzungen 158 f.
 Cytoplasma (Zellplasma) 72, 75, 86, 133, 177.

D.

Dachsbeinigkei 107.
 Datura 127.
 Darwin 71, 75, 82, 93, 113, 146.
 Dauermodifikationen 90, 96.
 Davenport 107.
 Defizienz 195, 197.
 Dehorne 155, 159.
 degressive Mutationen 74.
 Demoll 84.
 Diakinese 157, 160.
 Diaptomus castor 130.
 Diathesen 9.
 digametisches Geschlecht 76 ff.
 dihybride Kreuzungen 203.
 diplotänes Stadium 164.
 Dipteren, Überkreuzungen 159.
 Dissosteira 161.
 Ditmars 59.
 Dixey 54.
 Dollo 34, 48.
 Domestikation 148.
 Doncaster 144.
 Doppelmißbildungen des Rindes 179, 183.
 doppelte Sicherung 69.
 Driesch 12, 17, 18.
 Drosophila melanogaster, künstliche Mutationen 103; Koppelungen 112, 118 ff., 193; Koppelungsgruppen 122, 132 ff., 204; keine Überkreuzungen 157; Augenfarbe 124, 197, 201; gelb-weißäugig-gespalten 188, 196; schwarz-stummelflügelig 119 ff., 135, 151 ff., 171, 185; notch 125, 191; dichaeta 138; Letalfaktoren 138; forked 125; Dr. funebris 125; Dr. willistoni 125; Mangel an phänogen. Unters. 192.
 du Bois-Reymond 83.
 Dürken 13, 17, 49, 52, 86, 89, 93.
 Dürken u. Saalfeld 86.

E.

Ebstein 24.
 Ebstein u. Günther 106.
 Eichengallen 54.
 Eigenschaftsanalyse 192.
 einfach-verursachte Merkmale 123, 178 f., 201.
 Eisentraut 160.
 Eisvogel 32.
 Ekman 13.
 Ektopien 13.
 elektrostatische Erscheinungen 162.
 Elschnig 106.
 Elster 112.
 Elymnias 28.
 Emerson 70 ff.
 Encyrtiden 19, 80.

- endokrines System (Apparat, Gewebe) 60 f., 116).
Engramme 83.
energetische Wirkungen 55, 87, 90, 176, 184.
entwicklungsgeschichtl. Vererbungsregel 178; zellphysiol. Erklärung 179.
entwicklungsphysiol. Moment s. Chromosomen.
Epicanthus 107.
Epithelien, Umdifferenzierung 12, 19.
Erbinheiten s. Gene.
Erbenzyme 173.
erbungleiche Teilungen 71.
euryödrische Eigenschaften 3, 9.
exogene Reizwirkungen 52.
extravagante Sondertypen 149.
Extremitäten-Mißbildungen 109, 114, 117, 123.
Exversion 43.
- F.**
Faktorenaustausch 118 ff., 152, 197.
Faktorenkomplexe 149.
fakultat. Merkmalsverbindungen 108, 116, 204.
fakultativ-identische Teilvererbung (Scheinvererbung) 19, 98, 101, 103.
Faltungstheorie 155.
Fasanhuhn 66.
Federkeim, Wachstum 66.
Federfahne 85.
Federley 145, 199.
Feminierung 62.
fermentative Wirkungen 176.
Ferrichlorid 180.
Feuersalamander 58, 127 f.
Fick, R. 50 f., 85 f., 91.
Finkler 59.
Fische, niedere 34 ff., 42 ff.
Fischel 58.
Fischer, B. 12.
Fischer, E. (Freiburg) 193.
Fischer, E. (Zürich) 52, 95 f., 204.
Flavismus 108.
Flexion 49.
Flughaut 24.
Forel 98.
Fovea centralis 123.
Franz 46.
free-martin 62.
Frey, H. 106.
Fritsch, 123.
frühdiakinetische Stadien 164, 165.
Füllung bei Kompositen 20.
Fundulus 51.
Fußsohle 84, 91.
- G.**
Gallenbildungen 54.
Gates 129, 147, 158, 165.
Geburtenverhältnis 182.
Gemini 155.
Gene, entwicklungsgeschichtl. Wirkung 134 f.; Wandelbarkeit 141; Verwandtschaft 191.
Genebasis 167.
Gennaeus 66.
Genotaraktose 116.
Geno-Umstimmung 50.
Geschlechtsbestimmung 132, 138, 203.
Geschlechtscharaktere 132; Koppelung der prim. u. sek. G. 69, 72, 77, 80.
Geschlechtschromosomen 132, 138; G. des Menschen 156.
Geschlechtsumstimmung 60.
geschlechtsgebundene Merkmale 137.
Getreide, Parallelvariationen 9.
Gewebsumbildungen 55, 184.
Gibbon 24.
Giglio-Tos 75 f., 171.
Gimpel 67, 72.
glande interstitielle 61.
Gleichgewichtskonstante 169.
Glenodinium 5.
Gley 61.
Goebel 19, 21.
Goepfert 44.
Goethe 21 f.
Goldhähnchen, abnorme Färbung 33.
Goldschmidt 15, 40, 69 f., 173 f.
Gonien 176.
Gonocyten 155, 176.
Gonomeren, Wechselwirkung 142, 176, 179.
Goura 34, 42.
Grégoire 156.
Grob-morphologische Veränderungen 39.
Grosser 127.
Grote 110, 111.
Günther, H. 105.
Gürteltiere 19, 80.
Gutherz 127.
Guyénot 103.
Gynandromorphismus 60, 77; G. bipartitus 63, 64.
- H.**
Haarfarbe des Menschen 193.
Haberlandt, G. 21, 55.
Haberlandt, L. 141.
Habicht 34.
Habitus (status) 25 f., 98, 103 f., 118, 139, 191; Haupttypen 39; große Habitusformen 104, 115, 139; kleine Habitusformen 106; H. albinoticus 106, 115 f.
Habsburger Typus 39.
Haeckel 83.

Häufigkeitsverhältnisse, regelmäßige 175, 181, 183, 198, 204.
 hahnenfedrige Hennen 60, 63, 73, 78.
 Haie 35, 44 ff., 48; Chromosomen 156, 162.
 Halbseitenzwitter 67, 72, 78 f., 174.
 Halicore 84.
 Halsring, weißer 23.
 Hanhart 104 f., 108, 115, 182.
 Hansen 21.
 Harms 49, 61 f., 67 ff.
 Harrison 56, 59.
 Hart 51, 116.
 Hautfarbe des Menschen 193.
 Hayes 145, 149.
 Heberer 130, 155.
 hennenfiedrige Hähne 64.
 Hepialiden 27 f.
 Herbst 12 ff., 17, 52, 58, 70.
 Heribert-Nilsson 25, 149.
 Hering 83, 88.
 Hermaphroditismus verus lateralis 67.
 Herrmann 107.
 Hertwig, O. 83, 88.
 Hertwig, Paula 63.
 Heteromorphosen 14, 19.
 heterotypische Teilung 160.
 Heuschrecken 156, 160 f., 163, 165.
 Hildebrand 5.
 Hirnfinne 12.
 His 83.
 homochromosomal 128.
 Holmgren 36, 43.
 Holocephali s. Seekatzen.
 Hormazone 61.
 Hormone 61 ff., 174.
 Horst, van der 36.
 Huhn, Transplantation 15; Kastration 63.
 Hyla, Linse 17.
 Hylobates 24.
 Hyperdaktylie 109.
 Hyperembryonalisierung 160.
 Hyperkeratosen 19.
 hypothetische Aussagen 167.

I.

ichnusoides-Zustand 96.
 Idiokinese 88.
 Idiostatus 115, 122, 124, 134 f., 149, 191; I. secundus 122, 134 f.; I. primus 134, 137, 191.
 Idiostatus-Hypothese 115, 135.
 Iltis 24.
 Implantationen 56.
 inäquale Teilungen 71, 75 ff., 80.
 Insekten, Heteromorphosen 14.
 Intersexe 70.
 Inzucht 148.
 Isabellismus 108.
 isozygot 182.

Haecker, Pluripotenzerscheinungen.

J.

Jackmann 2, 92.
 Jansen 107.
 Janssens 152, 162, 165.
 Johannsen 135, 171, 198.

K.

Kästchenzellen 31, 42.
 Kamelien 71.
 Kammerer 52.
 Kaninchen, Himalaja-K. 52; Black-and-tan \times Himalaja-K. 142, 147 f.; engl. Schecken 143, 151; Japaner 143, 145; Abzeichen 147.
 Karpfen 84.
 Kassowitz 107.
 Kastration beim Mann 52.
 Katze, Zeichnung 27; Taubheit 113.
 Kauffmann, H. 4.
 Kawamura 12.
 Keimverderbung 98.
 Keimplasma - Architektur s. Artplasma - A.; K. - Umstimmung 50; Labilität 115, 117, 122; Wechselwirkung der elterlichen Keimplasmen 142, 179, 184, 186; Zeitpunkt 164, 175, 196, 199.
 Keller, K. 63.
 Keller u. Tandler 63.
 Keuneke 155.
 Kiemenapparat 44.
 Klebs 15 f., 19.
 Kleinschmidt 34.
 Knospensvariationen 70, 73.
 Koehler 64.
 Kolorado-Käfer 52, 96.
 Komai 69.
 Komplexion 192.
 Koniferengallen 55.
 Konnexion, konnektive Zusammenhänge 8, 39, 102.
 konstante Bastarde 145.
 Konstitutionen, große 104, 115, 204; kleine 106, 114, 204.
 konstitutionelle Erschütterungen 98, 103.
 Kontamination 142, 145, 177, 201.
 Kopepoden, Spermatogenese 155, 176, 199.
 Koppányi 59.
 Koppelung 151; lose (fakultative) 112, 146, 203.
 Korrelation, echte (physiol., epigenet.) 8, 39, 102; K. bei Vanessa polychloros 100.
 Korschelt 56.
 Kraatz 14.
 Kraus, F. 90, 105.
 Krebse, Heteromorphosen 14.
 Kreuzungslabilität 146 ff.

Kriechbaumer 14.
 Krieg 12.
 Kröning 179.
 Krossopterygier 35 f., 42 f.
 Kruimel 66.
 Kükenthal 84.
 Küster 54 f., 75 f., 81.
 Kupfervitriol 180.

L.

Labilitätshypothese 115.
 Lachtauben 184.
 Lagrange 92.
 Lamarck 83 f., 86, 88.
 Lang 100.
 Lathyrus 145, 200.
 Leche 84.
 Lehmann 168, 169.
 Lengerken, von 26, 59.
 Lenz 88, 89.
 Leptinotarsa 52, 96.
 Leptonema 164.
 Letalfaktoren 125, 138, 167, 195.
 Leven 182.
 Lewis 13, 17.
 Lewis u. Embleton 111.
 Leydig'sche Zellen 61.
 Lilium 127, 156.
 Lillie, F. R. 63.
 Lillie, R. S. 162.
 lineare Anordnung der Gene 151,
 153 f., 167, 173 f., 187 ff.; Beweise
 196 f.
 Linsenbildung 13, 17.
 Liparis 130.
 Little 184.
 Loeb 14.
 logische Einwände gegen die cross-
 ing-over-Theorie 165.
 Lokalisationstheorie 150, 153.
 Lorenz 67.
 Lubosch 51.
 Lundegård 159.
 Lycäniden 29, 41.
 Lymantria 70.

M.

Mac Bride 52.
 Magnusson 63.
 Mais 71, 145.
 Marek 9.
 Martius 105.
 Maskulierung 62.
 Massenwirkungsgesetz 169.
 Mathias 14.
 Matscheck 130, 153, 158.
 Meerschweinchen 19.
 Megalops 36.
 Meirowsky u. Leven 116.
 Meijere, de 29.
 Mendelsche Regeln 140; M.sche
 Spaltung 168, 202.

Mendelismus 139, 146, 178.
 Menning 110.
 Merkmalskoppelungen, lose 112.
 Metamorphosenlehre Goethes 21.
 Metaplasien 13, 55, 177.
 Metasynthese 155, 158, 202.
 Metz, 125, 159.
 Metz u. Nonidez 155.
 Meyer, G. 29, 32, 41.
 Meyer, P. 161 f.
 Miescher 171.
 Mikrochromosomen 128, 130.
 Mimikry 28.
 Mischfrüchte 81.
 Mneme 88.
 mnemische Neuerwerbe 83.
 Modifikationen 94 f.
 Moebius 21.
 Mohr 37, 166, 191, 197.
 Mohr u. Wriedt 112.
 Molekeln, Vermehrung 75.
 Mongolenfalte 107.
 Mongolismus 107, 115 f.
 monohybride Kreuzungen 203.
 Montgomery 155.
 Mopsköpfigkeit 107.
 Morgan 64, 118 ff., 124 f., 133,
 135 f., 142, 151 ff., 168 ff., 178,
 188 ff., 195 f., 203.
 Morgan-Nachtsheim 37, 103,
 124, 141, 161, 165, 167, 173, 190,
 196.
 Mosaikbastarde 145.
 Mosaikgameten 142 ff.
 Mosaikzwitter 70, 73.
 Mutanten, Mutationen (Mutabilität)
 133, 141, 149; alte u. neue M.
 186 Anm.; künstl. Erzeugung 103,
 204.
 Muttermale 182 f.

N.

Nachtsheim 103, 153.
 Nadelhölzer, Variationen 9.
 Nägeli 51, 83.
 Nebenpankreasbildungen 13, 19, 44.
 Nektarinen 71, 74.
 Nervenimpulse 141.
 Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung
 48.
 non-disjunction 138, 184, 195.
 Nymphaliden 29, 41.

O.

Odontodactylus 69.
 Oenothera, Parallelvariationen 9;
 Chromosomen 128, 158; Kreuzungs-
 labilität 147, 149; Rotnervenfaktor
 151.
 Oertel 27.

Oguma u. Kihara 127.
 Oligochromosomal 129, 203.
 Oogenese 200.
 Ooppel 44 f.
 Organisatoren, Organisationszentren 55.
 Orth 148.
 Oxalis 5.

P

Pachynema 162, 165.
 Painter 127.
 paläontologische Methodik 48.
 Palatoquadratum 45.
 Pap 143.
 Papageien 32 f., 42.
 Papilioniden 28, 41.
 Parallelaktivierung 97.
 Parallelkonjugation (-lagerung) 153 f., 164, 173, 202.
 Parallelinduktion, reine 93; indirekte 94, 101.
 Parallelreduktion 97.
 Parallelvariationen 2, 7; P. höherer Ordnung 46 f.
 Parasyndese 153, 164, 173, 202.
 Paripotenz 2, 7.
 Pearl 63.
 Peebles 15.
 Pelargonien 71.
 Periklinalchemären 72.
 Pernitzsch 59.
 Peromyscus 147.
 Petaloidie 15, 19.
 Peter 176.
 Pézard 60.
 Pézard, Sand u. Caridroit 60, 63 ff.
 Pfeffer 177.
 Pferde, fuchsfarbige 108.
 Pfirsiche 71.
 Pfitzner 110, 117, 122.
 Pflüger 83.
 Pfropfungen 56.
 Phacochoerus 84.
 Phänogenetik 192.
 phänokritischer Vorgang 38.
 phänotypische Modifikation 94.
 Phäno-Umstimmung 50.
 Phrynotettix 163.
 Phycomyces 199.
 physiologische Reaktionen höherer Ordnung 181, 198, 204.
 Pictet 52.
 Pieris 51, 93.
 Plate 8, 83, 110 f.
 Plattfische 46.
 pleiotrop 8, 39, 138.
 pleiotropisch bedingt 105.
 Plough 170.

Pluripotenz 1, 204; keimplasmat., somat. Pl. 2; Pl. u. prospekt. Potenz 17, 20 f.
 poikilochromosomal 128.
 Poll 67, 182.
 Polydaktylie 109 ff., 117, 120, 148.
 polychromosomale Formen 128.
 Polyembryonie 19, 80.
 Polymastie 19.
 Polymerie 139, 143, 146 f., 179, 183.
 polymorphe Stoffe 185.
 Polyommatus 64.
 polyphän 8, 39.
 polyphyletische Entstehung adaptativer Merkmale 37, 47.
 Polypterus s. Krossopterygier.
 Potenzen, virtuelle 2; Unterschied von latenten Anlagen 3, 73, 89; generelle P. 54, 95; P. (Potentialität) höh. Ordnung 25, 46; ubiquitäre Pot. 102.
 Potenzschatz 7.
 Pristiophorus 45.
 Progen 86, 91.
 Prognathismus inferior 39.
 Progonome, Progonoblastome 14.
 prospektive Bedeutung 18.
 prospektive Potenz 17 f.
 Prothetelie 15.
 Przibram 59, 93.
 Pseudohermaphroditismus 60.
 psychische Neuerwerbe 83.
 Pubertätsdrüse 61.
 Punnett 145, 169, 200.
 Punnett und Bailey 64.
 Puppenfärbung 51; -stadium 205.
 Pygaera 144.
 Pyrrhula 67, 72.

Q.

Querbänderung der Federn 65.

R.

Rabl 126.
 Radiation 39.
 Radikale 135, 171, 198.
 Radiolarien 5, 40, 126, 128, 158.
 Rana s. Batrachier.
 Rassenmerkmale 7 f., 23.
 Ratte 112.
 Raynaud 106, 115.
 Reduktionsschema 203.
 Reduktionsteilung 199 f., 202 f.
 Regeneration 55, 90.
 Rehgaissen 60.
 Reizstoffe 55, 61, 81, 90, 93, 141; morph. Reizst. 65.
 Renner 149, 151, 153, 165, 168 ff., 176, 180, 185.
 Reversibilität (Umkehrbarkeit) 8, 48, 92.

reversible Reaktionen 169, 171, 180, 184.
Rhumbler 69, 162.
Riddle 61 f., 65, 79.
Riddle und Honeywell 144.
Rignano 88.
Robertson 158.
Römer 70.
Rosen, Petaloïdie 19; durchgewachsene R. 21; Chromosomen 128, 131; *Rosa stylosa* 25 Anm.
Rothaarigkeit 108.
Rothman 93.
Roux 161, 166, 177.
Rückert 46, 156.

S.

Salamanderlarve, Nieren 176.
Salix 25, 149.
Sand 49, 60 ff.
Saturniden 29, 41.
Schaltstreifen 33.
Schaxel 58.
Scheckzeichnung 7, 178, 183.
Schmetterlinge, Augenflecke 27; Metallglanz 27; Mimikry 28; Schwanzbildungen 28, 41; Zeichnungsmuster 40; Temperaturaberrationen 52, 95 ff.; sek. Geschlechtscharakt. 69; Melanismus 94 f., 108, 201.
Schnakenbeck 13, 58 f.
Schöne 56.
Schulz, W. 52.
Schwalbe, E. 110.
Schwielenbildung 84, 91.
Schwimmlase 44.
Schwimmhaut 24.
Sebrights 64.
Seefelder 123.
Seeigelkeim 12, 17 f.
Seekatzen 35.
Seiler 173.
Seiler und Haniel 130, 172.
Sektorialchimären bei Federn 66.
sektorale Differenzierung 81.
Semon 84, 88.
Sempervivum 15, 19.
Severtzoff 36.
Sexualhormone 62 ff., 141.
Sexualhormongewebe 62.
Seyfarth 106.
Shattock und Bond 64.
Shofield 112.
Siemens 8, 104 f., 111 f., 115, 182 f.
Sinushormone 141.
Smith, Hammond 78.
Smith und Thomas 65.
somatische Induktion 82 ff., 101.
somatische Mutationen 71, 75.

somatogene Spaltungen 71, 74 f., 144.
somatogene Abänderungen 82, 86;
Voraussetzung für Vererbung 87.
Somatogenesis 192.
Soma-Umstimmung 50.
Sommer, G. 2.
Spannhaut 24.
Spencer, H. 91 f.
Spemann 12 f., 17, 55, 101, 174.
Spezialisationskreuzung 35, 36.
Speziesbildende Merkmale 8.
Spaerocarpos 203.
Spina bifida 51.
Spiralklappe 45.
Spontanvariationen 51.
Standfuß 52, 95 f., 99, 130, 144, 204.
Staples-Browne 144, 147.
Status s. Habitus; St. asthenicus 105.
Steinach 61 f., 64.
Stieve 61 f., 89, 126, 157.
Stiller 105.
Stockard 107.
Stomps 9.
Strasburger 81, 203.
Strepsinema 152, 162, 164 f.
Struthers 148.
Sturtevant 165.
Substatus 117, 185, 191.
Suchlandt 5.
Sumner und Huestis 146 f.
Sutton 129.
Sverdrup, Aslaug 111, 117.
Symbionten 177.
Symmixis 153.
Synapsis, synaptische Bilder 155, 164.
Syndaktylie 110, 117, 120.

T.

Tabak 127.
Taekholm 25, 131.
Taube, E. 13, 56 ff.
Tauben, blaue Farbe 34, 42; Geschlechtsumstimmung 61, 79; unreine Spaltung 144, 201; Zunahme von Weiß 147 f.; Lachtaubenkreuzungen 184.
Temperaturaberrationen 6, 37, 52.
Thalliumpikrat 185.
Thienemann 67.
Tischler 71.
Tower 54, 96.
Transplantationen 55 ff.
Transversionen 5, 24.
Triepel 51.
Triton (Wassersalamander), Äquipotenz 12, 17; Transplantationen 13, 56 ff.
Trow 157.
Tschulok 35, 167.

U.

Ubiquität, ubiquitäre Eigenschaften 7, 23.
Ubisch, von 13, 55.
Überkreuzungsfiguren 126, 152, 156 ff., 161 ff.; Ü. in der Spermatogenese 160.
Überschläge 24.
überzählige Organe 14.
Umkehrbarkeit s. Reversibilität.
Umstimmung 49; partielle U. 186; Ursachen der U. 52 ff., 141.
Umstimmungskraft 186 f.
unreine Spaltung 140, 142, 149, 177, 200 f.
Uraniiden 29, 41.
Urapteryx 29, 41.

V.

Valvula cerebelli 25, 36, 42.
Vanessa, Temp.-Aberr. 6, 37, 52, 95 ff., 204; Inkongruenz zw. Elt. u. Nachkommen 99; Variabilität bei V. polychloros 100.
Variationen s. Abänderungen.
Variationsbreite 89.
Vavilov 9.
vegetative Variationen 70.
Vererbung erworbener Eigenschaften 82; V. erworb. Anlagen 83.
Vererbungsregel, entwicklungs-geschichtliche 109.
Vererbungssubstanz 177.
Versluys 44 f., 48.
virtuelle Verschiebungen 92.
Vries, H. de 9, 20, 37, 50 f., 148.

W.

Waaser 21.
Wächter 21.
Walter, H. E. 192.
Wanderfalke 34.

Warzenschwein 84.
Wassersalamander s. Triton.
Weber 67.
Weidenreich 24.
Weismann 21, 28, 49, 82 f., 166 f.
Weiß 15.
Weißdorn 24.
Wenrich 163.
Wettstein, F. von 154.
Whitman 79.
Wiedersheim 44.
Wilder 182.
Wilson, E. A. 65.
Wilson, E. B. 153, 164, 176.
Winiwarter, von 155, 164.
Wirbeltierembryonen 51.
Winge 37, 138 f., 166 f., 186.
Winkler 127.
Witschi 49, 62, 68, 76 f., 80, 94 f.
Wolfram 123.
Wundhormone 55, 143.

X.

Xenien 81.

Z.

Zawadowsky 63.
Zederbauer 8.
Zellkeimchen 93.
Zellteilungsstoffe 55.
Ziehen, Th. 11.
Ziehen, V. 178.
Zietzschmann 63.
Zuckerrassen 9.
Zurückdifferenzierung 52, 95, 97.
Zwicken 62.
Zwillinge, zwei-eiige 62, 183; ein-eiige 80, 182 f.; s. auch Zwicken.
Zwischenstreifen 33.
Zwischenzellen 61.
Zygodaktylie 24.
Zygonema 164 f.
Zystinurie 9.

Valentin Haecker

Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Mit 157 Abbild. im Text. VIII, 260 S. gr. 8° 1899 Rmk 7.—

Ueber das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre. (Abdr. aus „Jenaische Zeitschr. f. Naturw.“ Bd. 37.) Mit 16 Abbild. im Text und 4 Taf. IV, 104 S. gr. 8° 1902 Rmk 4.—

Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Mit 13 Abbildungen im Text und 1 Taf. (Abdr. aus „Festschrift zum 70. Geburtstage von August Weismann“.) 96 S. gr. 8° 1904 Rmk 4.—

Der Gesang der Vögel. Seine anatomischen und biologischen Grundlagen. Mit 13 Abbildungen im Text. VI, 102 S. gr. 8° Rmk 9.—

Tiefsee-Radiolarien. 3 Hefte. Mit 225 Abbild. im Text, 87 Taf. und 2 geogr. Karten. (Wissenschaftl. Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer Valdivia. Bd. 14.) X, 706 S. gr. Fol. (34,5 × 28 cm) 1908 Rmk 255.—

Inhalt: Spezieller Teil: Die Tripyleen. Collodarien und Mikroradiolarien der Tiefsee. — Allgemeiner Teil: Form und Formbildung bei den Radiolarien. (Form und Funktion. Form und Medium. Formbildung. Vererbung. Variation. Fortpflanzung. Der Formenreichtum der Radiolarien.).

Ueber Gedächtnis, Vererbung und Pluripotenz. August Weismann zum achtzigsten Geburtstage gewidmet. Mit 14 Abbildungen im Text. II, 97 S. gr. 8° 1914 Rmk 2.50

Die Zusammenstellung der Gedächtnis- und Vererbungserscheinungen hat namentlich seit dem Erscheinen der Semonschen Arbeiten sowohl in biologischen wie in psychologischen Kreisen lebhaften Eindruck gemacht und vielfachen Widerhall gefunden, und man könnte angesichts dieses weitverbreiteten Interesses erwarten, daß bezüglich der grundsätzlichen Möglichkeit einer solchen Parallelisierung und ihrer eventuellen wissenschaftlichen Tragweite die Ansichten bereits eine größere Klärung erfahren haben. Aber die Vergleichbarkeit der beiden Erscheinungsreihen Glied für Glied einer genauen Prüfung zu unterziehen, diese eigentliche Grundfrage nach der logischen Durchführbarkeit der Parallele ist bisher umgangen worden. In dieser Schrift wird nun vom Standpunkt des Biologen aus dieser Grundfrage und einigen damit im Zusammenhang stehenden Problemen näher getreten.

Die Erbllichkeit im Mannesstamm und der vaterrechtliche Familienbegriff. (Biologische Grenz- u. Tagesfragen, Heft 1.) 32 S. gr. 8° 1917 Rmk 1.—

Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Gemeinsame Aufgaben der Entwicklungsgeschichte, Vererbungs- und Rassenlehre. Mit 161 Abbildungen im Text. X, 344 S. gr. 8° 1918 Rmk 7.50

Inhalt: 1. Aufgaben der Eigenschafts- oder Rassenanalyse. 2. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse der Einzelligen. 3. Größenunterschiede. 4. Asymmetrie. 5. Haare, Federn und ähnliche Ektodermbildungen. 6. Allgemeines über Pigmentierung. Ferment-Chromogen-Hypothese. 7. Die Farbenrassen der Axolotl und Säger. 8. Farbenrassen der Vögel. 9. Farbenrassen der Pflanzen. 10. Albinismus und Albinoidismus. 11. Partieller Albinismus, Scheckung und Abzeichen. 12. Tigerstreifung, Apfelung, Tigerfleckung, Schimmelung. 13. Weißbuntheit bei Vögeln, niederen Wirbeltieren und Pflanzen. 14. Wildzeichnung. 15. Bisherige Ansichten über die Ursachen der Zeichnung. 16. Zeichnung und Hautwachstum. 17. Zeichnung und Hautwachstum beim Axolotl. 18. Anwendung der Hautwachstumshypothese auf besondere Fälle. 19. Zeichnung der Vögel. 20. Anomalien der Extremitäten und des Schwanzes. 21. Kämme, Hörner, Geweihe. 22. Schädelform und Gesichtstypus. 23. Eine entwicklungsgeschichtl. Vererbungsregel. 24. Entwicklungsgeschichtl. Eigenschaftsanalyse, Konstitutionslehre und Völkerkunde. 25. Entwicklungsgeschichtl. Vererbungsregel und Pluripotenz. — Sach- und Autorenregister.

