Neuvererbung oder Vererbung erworbener Eigenschaften

Paul Kammerer

KAMMERER

NEUVERERBUNG

ODER VERERBUNG ERWORBENER EIGENSCHAFTEN

PAUL KAMMERER

NEUVERERBUNG

ODER VERERBUNG ERWORBENER EIGENSCHAFTEN

ERBLICHE BELASTUNG UND ERBLICHE ENTLASTUNG

Mit 44 Abbildungen

STUTTGART-HEILBRONN
WALTER SEIFERT VERLAG
(1925)

Seinem lieben Freunde
Dr. Wilhelm Gutmann
in herzlichster Dankbarkeit
gewidmet.

INHALT

... und die nächsten 10 Seiten ...
... and the next 10 pages ...

die Larven- oder Wasserform der weitaus häufigere Zustand, seine Neotenie demzufolge der eigentliche „Normalzustand". Man war insoferne nicht einmal so sehr im Unrecht, als man den Axolotl, bevor man seine Landform kannte, den Kiemenmolchen beirechnete, zu denen auch der Grottenolm *Proteus* gehört, und „*Siredon pisciforme*" benannte. Ist aber die Verwandlung der Larven- in die Landform erst in Gang gesetzt, was anfänglich unsägliche Mühe kostet, so wird die Neigung zur vollständigen Entwicklung auf die Nachkommen der umgewandelten Exemplare vererbt.

Der Axolotl wird seit den Tagen, da *M. v. Chauvin* mit ihm ihre grundlegenden Versuche ausführte, regelmäßig in Europa weitergezüchtet, aber stets in der Larvenform. Wer es heute unternehmen wollte, die Experimente *M. v. Chauvin's* zu wiederholen, würde auf schier unüberwindliche Schwierigkeiten stoßen. Denn durch die ständige Fortzucht geschlechtsreifer Larven ist der Verwandlungstrieb fast gänzlich in Verlust geraten. Jetzt ist es das Beibehalten der Jugendform (die Neotenie), die sicherblich beinahe bis zur Unabänderlichkeit fixiert hat.

Das gilt wenigstens gegenüber den äußeren Einflüssen, die *M. v. Chauvin* zur Anwendung brachte: wenig Wasser und Luftarmut dieses wenigen Wassers. Namentlich durch Forschungen von *C. O. Jensen* lernten wir jedoch seither ein anderes Mittel kennen, durch dessen Anwendung wir die hartnäckigsten Axolotl-Larven, noch dazu in jedem beliebigen Stadium veranlassen können, sich zu verwandeln: und dieses wirksame Mittel besteht in der Verfütterung oder sonstigen Einverleibung von Schilddrüsen. Die hiezu dienenden Schilddrüsenstücke dürfen beliebigen Tieren, also auch Haussäugetieren, von denen sie in Schlächtereien erhältlich sind, entnommen werden; denn die innersekretorischen Substanzen sind keineswegs artspezifisch.

Der gelungene Versuch, ein Tier von so geringer Verwandlungsbereitschaft, wie es der mexikanische Axolotl ist, durch Überfluß an Schilddrüsensubstanz verwandlungsreif zu machen,

findet wertvolle Ergänzung in Versuchen mit anderen Amphibienlarven. Bei den gewöhnlichen Triton-, Salamander- und Froschlarven ist der Verwandlungstrieb normalerweise so stark, daß sie selbst in tiefem Wasser und selbst, wenn man sie hindert, an die Oberfläche zu kommen, nicht davon abgehalten werden können, ihre Kiemen, ihren Flossensaum einzuschmelzen, ihre Lungen auszubilden und was sonst noch zur Umbildung in die Landform gehört. Sie ertrinken, falls sie nicht rechtzeitig an Land gerettet werden. Dieser unwiderstehliche Verwandlungstrieb erlischt aber sofort, wenn man den Frosch- und Molchlarven die eigenen Schilddrüsen entfernt. Umgekehrt werden dieselben Larven, wenn mit Schilddrüsen gefüttert, dazu veranlaßt, sich auf ganz abnorm verfrühten Stadien in winzig kleine Frösche und Molche zu verwandeln.

Somit ist die Schilddrüse jedenfalls eines von den innersekretorischen Organen, welche die Verwandlung der Amphibien beherrschen: die Menge verfügbarer Schilddrüsenhormone steht im geraden Verhältnis zur Stärke der Verwandlungsbereitschaft, im verkehrten Verhältnis zur Zeitdauer, die zur Verwandlung beansprucht wird. Doch ist die Schilddrüse keineswegs das einzige derartige Organ, das die Umwandlung einleitet und durchführt, befördert oder auch hemmt.

Füttert man Kaulquappen mit Thymusdrüsen, so wird deren Verwandlung verzögert oder verhindert. Entfernung der Thymusdrüse regt umgekehrt die Schilddrüse zu vermehrter Tätigkeit an und läßt als unmittelbare Folge die Geschlechtsorgane ungewöhnlich groß werden. Entfernung der Hirnanhangsdrüse (Hypophysis) erzeugt Riesenlarven, die sich überhaupt nicht verwandeln; letzteres jedenfalls mittelbar durch die gleichzeitige Verkümmerung der Schilddrüse. Entfernung der Zirbeldrüse (Epiphysis) läßt die Quappen schneller wachsen und zeitig in die Verwandlung eintreten, die trotzdem unvollendet bleibt. Derartige Versuche über die innersekretorische Bedingtheit der Verwandlung sind nunmehr bereits von einer großen Zahl von Forschern durchgeführt: es

seien nur *Adler, Babák, Gudernatsch, C. O. Jensen, Hanko, M. A. van Herverden, L. Kaufman, Laufberger, Novikoff, Romeis, Swingle* und *Uhlenhuth* genannt. Sehr wichtige, neue Erkenntnisse sah ich bei meinem Besuche in *Crew's* Department for animal breeding der Universität Edinburgh (Schottland) durch *Hogben*, sowie in *Harrisons's* Zoologischem Laboratorium der Yale-Universität zu New Haven angebahnt.

Die erwähnten Gesetzmäßigkeiten stehen also außer Zweifel; und wären sie allein bekannt, so müßte man schließen, daß die Verwandlung und demzufolge der Entwicklungszustand im Alter der Geschlechtsreife, daher auch das Aussehen der ganzen Gattung (ob Larvenform, ob höher entwickelte Form) von inneren Kräften verursacht wird. Denn der Blutdrüsen-Mechanismus gehört ja durchaus der Innen- und Eigenwelt des Organismus an.

Wie konnte dann aber *M. v. Chauvin* durch äußere Kräfte über ihre der Verwandlung Widerstand leistenden Axolotl Macht gewinnen und deren neu erwachten Verwandlungstrieb sogar erblich werden lassen? Desgleichen fand *Powers* in außergewöhnlich mannigfaltigen Versuchen, daß äußere Umstände, die er alle auf Ernährung zurückführt, bei der Verwandlung des Axolotl maßgebend sind.

Und von diesem Experiment unterscheidet sich eine andere, zufällige Erfahrung nur dadurch, daß es sich hier nicht darum handelte, bei einem Tiere, das sich gewöhnlich nicht verwandelt, die Verwandlung überhaupt zu erzielen; sondern nur darum, eine regelmäßig eintretende Verwandlung auffallend zu beschleunigen. Der Ochsenfrosch *(Rana catesbyana = mugiens)* braucht in Nordamerika 2—3 Jahre, um sich aus der Kaulquappe in den fertigen Frosch zu entwickeln. Da man seine muskulösen Schenkel als wohlschmeckende Speise schätzte, wurde der Ochsenfrosch in Japan akklimatisiert; allein es stellte sich heraus, daß seine Quappen in den dortigen Zuchtteichen nur 4 Monate benötigen, um sich zu verwandeln, daher keinen einzigen Winter im Larvenzustande verbringen.

Hiezu kommt nun noch ein eigenes Experiment mit der Geburtshelferkröte *(Alytes obstetricans)*, das die um-

gekehrte Richtung verfolgt: nicht Erzwingung oder Beschleunigung, sondern Verzögerung oder womöglich Verhinderung der Verwandlung. Ich lernte allmählich Dunkelheit, Kälte und Luftreichtum des Wassers, Mästung nach vorausgegangener knapper Ernährung und vorzeitige Entnahme des Embryos aus dem Ei als Faktoren kennen, welche den Termin der Verwandlung in die Kröte hinausschieben. Mit jedem einzelnen dieser äußeren Mittel erzielte ich Larven, die sich zwar nicht rechtzeitig verwandelten und bereits im Larvenzustande stattliche Größe erlangten, schließlich aber doch noch, und zwar — das ist das Wichtige — vor Eintritt ihrer ersten Fortpflanzungsperiode zu fertigen Kröten wurden. Die Nachkommenschaft, welche von solch verspätet umgewandelten Kröten erzeugt wurde, verwandelte sich stets zur normalen Zeit, hatte also den abweichenden Entwicklungsgang nicht ererbt.

Es bedurfte der Kombination aller zuvor genannten verwandlungshemmenden Faktoren, um eine geschlechtsreife Krötenlarve zu erlangen: ihre Nachkommen, obwohl aus künstlicher Besamung der einzigen (weiblichen) Larve durch ein gewöhnliches, vollentwickeltes Männchen gewonnen, kamen jahrelang nicht über das Stadium mit Hinterbeinen hinaus und offenbarten gar keinen Verwandlungstrieb.

Widersprechen nun all diese Versuche, welche äußere Einflüsse (Temperatur, Beleuchtung, Ernährung, Luftgehalt und Menge des Wassers), inbezug auf die Verwandlung wirksam zeigen, jener anderen Reihe von Versuchen, welche die große Rolle der inneren, und zwar innersekretorischen Einflüsse bewiesen? Häufig geschieht es ja, daß solche Schlüsse gezogen werden: daß insbesondere der Entdecker einer inneren Wirksamkeit die Unwirksamkeit äußerer Bedingungen damit eo ipso schon für erwiesen hält; und umgekehrt. Im Falle der Verwandlung sind nun aber beiderlei Wirksamkeiten (äußere und innere) reich belegt. Meiner Meinung nach liegt denn auch keinerlei Schwierigkeit vor, die beiden Versuchsgruppen in schönsten Einklang zu bringen.

Die äußeren Kräfte wirken zunächst auf die

Blutdrüsen, veranlassen sie zu quantitativ und qualitativ geänderter Sekretionstätigkeit. Nun erst reagiert der übrige Körper; wo die Hand des Experimentators unmittelbar in das Triebwerk der Drüsen eingreift, sind andere „äußere" Kräfte entbehrlich geworden. Was hier für das Verwandlungsproblem mit Sicherheit ermittelt ist, gilt vermutlich für das gesamte Variationsproblem; und bei der Variation jener Lebewesen, die keine Spezialorgane für innere Sekretion besitzen, erfüllt die allgemeine innere Sekretion der Gewebe die gleiche Aufgabe.

Da wir endlich die mehr mittelbaren äußeren wie die unmittelbaren inneren Wirkungen erbliche Resultate gewinnen sahen, so folgt, daß auch die Vererbung erworbener Eigenschaften mit innersekretorischen Vorgängen zusammenhängt. Wir nannten die innersekretorischen Organe „Vollstrecker der Vererbung"; sie sind es nicht nur, indem sie dem Anlagenmaterial ermöglichen, an die richtige Stelle zu gelangen und sich zur fertigen Eigenschaft zu entfalten; sondern sie sind es auch, weil sie zwischen Körper und Keim, zwischen Außenwelt und Innenwelt vermitteln.

Lassen wir uns die so glücklich durchgeführte Analyse der Amphibienverwandlung zur Warnung dienen! Niemals sollen wir einseitig zugunsten der äußeren oder inneren Faktoren entscheiden! Unausweichlich wirken stets beide zusammen, um Veränderungen und deren Vererbung zu bewerkstelligen! Die Wirkung der äußeren Faktoren auf den lebenden Stoff setzt dessen Fähigkeit zur Rückwirkung voraus: die Verkennung dieser Selbstverständlichkeit hat zu zahllosen Mißverständnissen geführt und dadurch der Wissenschaft vom Artenwandel unberechenbaren Schaden zugefügt!

Es gibt an Säugetieren ermittelte Fälle — also näher zum Menschen — wo derselbe Zusammenhang wenn möglich noch deutlicher vor Augen tritt. *Steinach* und ich beobachteten, daß das Zwischengewebe der Keimdrüse an Umfang gewinnt, wenn Ratten in erhöhter Temperatur gehalten werden. Geschieht dies mit mehreren, aufeinander folgenden Generationen, so steigert sich die übermäßige Entwicklung der Zwi-

schendrüse von einer Generation zur anderen. Auch hier hat die Veränderung des genannten, innersekretorischen Gewebes mancherlei Veränderungen im Aeußeren des Tieres und in seinem Benehmen zur Folge; Veränderungen, die gleichfalls von Generation zu Generation in der Hitze gesteigert werden.

Der schönste Fall wird neuerdings von *Voronoff* gemeldet: er nimmt einen *Widder* europäischer Rasse, dessen Wolle fünf Zentimeter lang ist; er pflanzt ihm eine überzählige Keimdrüse ein, und in wenig Monaten erreicht die Wolle des Widders eine Länge von dreißig Zentimetern, d. h. vier bis fünf Zentimeter mehr als die beste australische Wolle. *Voronoff* behauptet, nach vier bis fünf Generationen sei die Einpflanzung überzähliger Keimdrüsen, deren innere Sekretion das Wachstum der Wolle so sehr begünstigt, gar nicht mehr nötig: die eigenen Keimdrüsen seien mittlerweile innersekretorisch um so vieles leistungsfähiger, das erhöhte Wachstum zum erblichen Rassenmerkmal geworden, so daß Europa nach 10—12 Jahren eine Schafrasse besitzen wird, deren Wollertrag den der australischen Schafe übertrifft. Und nochmals sehen wir den Zusammenhang von Außen- und Innenfaktor: Wenn das aus Europa eingeführte australische Schaf seinen Wollertrag so sehr gesteigert hat, so verdankt der Züchter diesen Umstand jedenfalls dem Klima Australiens, das unmittelbar die Keimdrüsen der Schafe zu vermehrter Sekretionsfähigkeit anregt. Es ist gar nicht unmöglich, daß wir denselben klimatischen Einfluß dafür verantwortlich machen dürfen, der sich in *Steinachs* und meinen Rattenzuchten als wirksam erwies.

Gegenwärtig sind Therapie und Hygiene der Blutdrüsen in mächtigem Aufschwunge begriffen. Auch rassenhygienische Verwertung bleibt diesem Grenzgebiete zwischen Biologie und Medizin nicht mehr versagt. Die Verbesserung der Säftemischung durch die moderne Hormon- und Organotherapie wird vermutlich auch für die Nachkommen der in ihrem Gesamtzustande günstig beeinflußten Personen nicht ohne gute Folgen bleiben, — selbstverständlich bei Eingriffen, die nicht Unfruchtbarkeit zur Folge haben. Die durch Röntgentherapie — Reizbestrahlung innersekretorischer Drüsen — erreichte Verbesse-

rung der Stillfähigkeit mag sehr wohl auf die Töchter nachwirken, gleichwie umgekehrt die Ammenwirtschaft ersichtlich eine erbliche Verschlechterung der Säugefähigkeit in manchen Gegenden (Südmähren, Spreewald) zur Folge hatte. Wieder einmal stehen wir an der Schwelle ungeahnter Möglichkeiten.

*

Pfropfbastarde

Noch vor wenig Jahren durfte man es als eine Regel aussprechen, daß aufeinander gepfropfte Körperteile sich in ihren spezifischen Eigenschaften nicht beeinflussen. Seit uralten Zeiten machen die Gärtner hiervon Gebrauch, indem sie Obst- und Blumensorten „veredeln". Die Veredlung gelingt, weil das Pfropfstück (Edelreis) in seinen vorzüglichen Eigenschaften von einem minderwertigen Stamm (Wildling) nicht beeinträchtigt wird.

Das unabhängige Verhalten von Stammstück *(Substrat)* und Pfropfstück *(Transplantat)* wurde als Wahrscheinlichkeitsbeweis gegen die Vererbung erworbener Eigenschaften benützt. Auf den ersten Blick vermißt hier vielleicht der Leser jeden Zusammenhang; er ist aber dennoch in folgender Form gegeben:

Sollen wir Vererbung erworbener Eigenschaften annehmen dürfen, so muß der Körper fähig sein, die Eigenschaften seiner Teile ins Keimplasma überzuleiten („Somatische Induktion" — vgl. S. 10). Die Körperteile müssen also überhaupt die Fähigkeit besitzen, aufeinander einzuwirken und organische Eigenschaften weiterzugeben. Statt dessen sehen wir im Pflanzen- wie im Tierreich, daß dies in der Regel nicht zutrifft.

Kaulquappen verschiedener Froscharten *(Born, Harrison)*, Puppen verschiedener Schmetterlingsarten *(Crampton)*, verschiedene Arten von Regenwürmern *(Joest)*, verschiedenfarbige Exemplare des Haarsternes *(Antedon rosaceus — Przibram)* und andere bewahren, wenn künstlich zur Verwachsung gebracht, ihre eigenen Merkmale. Noch an dem aus künst-

lich zusammengesetzten Larven verwandelten Tier erkennt man daher scharf die Grenze, wo z. B. ein von *Harrison* verwendeter Vorderleib des Sumpffrosches *(Rana palustris)* aufhört und der ihm angegliederte Hinterkörper eines Leopardfrosches *(Rana pipiens = virescenz)* anfängt.

Die Unfähigkeit gepfropfter Stücke, Eigenschaften auszutauschen, gestattet den Rückschluß, daß auch zwischen Körper und Keim eine derartige Wechselwirkung nicht besteht. Das Keimplasma erscheint als Transplantat im übrigen Körper oder — mit *Weismann* zu sprechen — als dessen Parasit. Gleich einem Schmarotzer ernährt sich zwar der Keim von der Unterlage, in der er „zufällig gerade liegt", bezieht aber dessen charakteristische Eigenschaften ebensowenig, wie etwa ein Bandwurm menschliche Eigenschaften annimmt, weil er im menschlichen Darme lebt.

Die Unabhängigkeit des Pfropfstückes von seiner Unterlage, verglichen der Unabhängigkeit des Keimplasmas von seinem Körper wird besonders anschaulich, wenn eine Keimdrüse (also das Keimplasma selbst) als Pfropfstück gedient hatte. Die Unabhängigkeit dieses Pfropfstückes bewährt sich sogar noch an den aus der gepfropften Keimdrüse entstandenen Nachkommen: sie erben ihre Eigenschaften von ihren wirklichen Eltern und nicht von demjenigen Individuum, in das die betreffende Keimdrüse künstlich übersiedelt worden war.

Von dem auf S. 54 vorgeführten Fall muß hierbei abgesehen werden; hier schafft sich eine experimentell gezüchtete Streifenzeichnung der „Tragamme" im Eierstock eines gefleckten Weibchens Geltung. Wir versuchten, gerade diesen Fall und den von *Finkler* bei der Vertauschung von Insektenköpfen ermittelten — die einzigen, wo die Unabhängigkeitsregel der Transplantation mit Bezug auf erworbene Eigenschaften geprüft wurde — zu erklären und zu zeigen, wie an ihnen alle zu ungunsten der Vererbung erworbener Eigenschaften auf Transplantation gebauten Schlusse scheitern.

Wo immer jedoch sonst sauber operiert, d. h. wo die ganze erbgesessene Keimdrüse restlos herausgenommen und eine fremdrassige an ihre Stelle gesetzt wurde, entsprechen die

Merkmale der Nachkommen ihrer ursprünglichen Herkunft und nicht dem Nährboden, auf dem sie ihre Entwicklung absolvierten.

Zwar auch dabei gibt es kleine Unstimmigkeiten. In einem schon auf S. 93 erwähnten Versuche von *Guthrie*, die Eierstöcke schwarzer und weißer Leghorn-Hennen zu vertauschen, schien ein Prozentsatz weißer, schwarz gesprenkelter Küchlein vom Gefieder der Tragamme beeinflußt zu sein. Indes machte *Davenport* wahrscheinlich, daß die gefleckten Küchlein aus nicht entfernten Resten des alten Eierstockes stammten und ganz einfach Bastarde zwischen weißen Hennen und schwarzen Hähnen (oder umgekehrt) waren. Nicht so wahrscheinlich läßt sich dieselbe Auslegung bei einem gleichlautenden Ergebnis von *Magnus* an schwarzen und weißen Kaninchen, deren Eierstöcke er vertauschte, anwenden.

Wir sind einigermaßen berechtigt, diesen Schluß zu ziehen, mit Rücksicht auf die Mehrheit anderer Fälle, wo sich die eingepflanzte Keimdrüse ihre Unabhängigkeit von der Unterlage bewahrte. Hierher gehört der auf S. 34 besprochene Salamanderfall, wenn die Streifung der Tragamme nicht künstlich gezüchtet, sondern naturgegeben war. Hierher gehören ferner folgende Versuche.

Bei der uns von S. 69 wohlbekannten Seescheide *(Ciona intestinalis)* — einem Zwitter — können die Eier eines Individuums nur vom Samen eines anderen Individuums befruchtet werden, während sie gegen das eigene Sperma ohne Anwendung künstlicher Reizmittel (z. B. Äther laut *Morgan)* immun sind. *Morgan* (1910) transplantierte Ciona-Eier in ein fremdes Exemplar und fand, daß sie dadurch weder die Immunität gegen das Sperma des Körpers einbüßten, worin sie ursprünglich gewachsen waren, noch Immunität gegen das Sperma des Wirtskörpers erwarben.

Heape (1898) verpflanzte von weißen Angorakaninchen befruchtete, in Entwicklung begriffene Eier des weißen Angorakaninchens in graue belgische Kaninchen. Die Tragamme brachte trotzdem echte Angorakaninchen zur Welt. Bei diesem Versuch wäre zu bedenken, daß es bereits junge Em-

bryonalstadien waren, die verpflanzt wurden, kein undifferenziertes Keimplasma; infolgedessen war eine Beeinflussung durch die Tragamme hier vielleicht am wenigsten zu erwarten.

Castle und *Phillips* (1909, 1911) verpflanzten den Eierstock eines schwarzen Meerschweinchens in ein weißes und kreuzte es mit einem ebenfalls weißen Männchen: es wurden zwei Junge geboren, welche trotzdem rein schwarz waren; schwarz sind aber auch alle Jungen aus einer Kreuzung von schwarzem und weißem Meerschweinchen (Abb. 21). Der „schwarze" Eierstock ist also durch seinen Aufenthalt im weißen Weibchen keineswegs „aufgehellt" worden.

Genau denselben Versuch, mit demselben Ergebnis, aber an reichlicherem Material führte *B. Wiesner* (1923) mit Eierstöcken schwarzer Ratten aus, die er in weiße Weibchen verpflanzte. *Wiesner* bediente sich einer neuen Transplantationstechnik (der selbsthaltenden oder „autophoren" Transplantation *Przibrams)* und setzte den fremden Eierstock in die Tube der Tragamme, weil er dort ohne Anwendung von Nähten einheilt, den geringsten Degenerationserscheinungen unterliegt und außerdem die sicherste Gewähr bietet, daß die Eier von den befruchtenden Samenzellen erreicht werden, also Nachkommenschaft erzielt wird.

Soferne dieser Versuch zur Lösung des Vererbungsproblemes beitragen soll, begegnet er jedoch dem Einwand, daß sich die Beeinflussung vom Körper her vielleicht nicht geltend machen kann, wenn der Eierstock nicht an seiner zuständigen Stelle sitzt. Für seine Befruchtungsfähigkeit und für die innere Sekretion (Ausbildung der weiblichen Geschlechtsmerkmale) ist dies erwiesenermaßen nicht nötig; für diese Funktionen kommen keinerlei nervöse Reizleitungsvorgänge in Frage. Doch muß erst mit Sicherheit festgestellt werden, ob es nicht für das richtige Funktionieren des Vererbungsmechanismus nötig ist, daß die Keimdrüse in die ihr zukommenden Nervenbahnen eingeschaltet bleibt.

Noch einem anderen, vielleicht wichtigeren Einwand begegnet das zuletzt besprochene Pfropfexperiment: wir wissen durch Kreuzungsversuche, die der *Mendel*'schen Regel ge-