universität innsbruck
Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik)

Haecker, Valentin

Jena, 1918

4. Kapitel. Asymmetrie

urn:nbn:at:at-ubi:2-5670

Literatur zu Kapitel 3.

Anton, G., Vier Vorträge über Entwicklungsstörungen beim Kinde. B. 1908
Bauer, Jul., Die konstit. Disposition zu inn. Krankheiten. B. 1917.
Biedl, A., Innere Sekretion. 2. Aufl. 1. u. 2. Teil. B. u. W. 1912—13.
Boveri, Th., Erg. über die Konstit. der chromat. Substanz des Zellkerns. Jena 1904.
Castle, W. E., Size inheritance and the pure line theory. Zeitschr. Ind. Abst., 12, 1914.
Chambers, R., A discussion of Cyclops viridis. Biol. Bull., 22, 1912.
Conklin, E. G., Body size and cell size. J. Morph., 23, 1912.
—, The size of organisms etc. Pop. Sci. Monthly 1913.
Driesch, H., Resultate und Probl. d. Entwicklungsphysiologie d. Tiere. Erg. An. u. Entw., 8, 1898.
Falta, W., Erkrankungen der Drüsen mit inneren Sekreten. Hdb. inn. Med., Bd. 4, B. 1912.
Gates, R. R., The Stature and Chromosomes of Oenothera gigas. Arch. Zellf., 3, 1909.
Gregory, R. P., Note on the Histol. of the Giant ..... Forms of Primula sinensis. Proc. Cambr. Phil. Soc., 15, 1909.
Hansemann, D. v., Echte Nanosomie. Berl. Klin. Woch. 1902.
Kassowitz, M., Infantiles Myxödem, Mongolism. u. Mikromelie. Wien. med. Woch. 1902.
Keeble, F., Gigantism in Primula sinensis. J. Gen., 2, 1912.
Martin, R., Lehrb. d. Anthropologie. Jena 1914.
Paltauf, A., Über den Zwergwuchs in anatom. u. gerichtsärztl. Bez. W. 1891.
Pearl, R. u. Surface, F. M., Growth and variation in maize. Zeitschr. Ind. Abst., 14, 1915.
Plattner, E., Studien über die „Brachymelie" bei Haustieren und ihre Ursachen. In.-Diss. Bern 1911.
Rischbieth, H. u. Barrington, E., Dwarfism. Treasury of hum. inheritance. Parts VII and VIII, Sect. XV a (Engenics Labor. Mem. XV). London 1912.
Vries, H. de, Die Mutationen in der Erblichkeitslehre. B. 1912.
Weygandt, W., Idiotie und Inbezillität. Hdb. Psychiatrie, Spez. T., 2. Abt., 2. Hälfte, L. u. W. 1915.
Winkler, H., Über die exp. Erzeugung v. Pflanzen mit abweich. Chromosomenzahlen. Zeitschr. Bot., 8, 1916.

4. Kapitel.

Asymmetrie.

Mehr noch als die Körpergröße dürfte ein anderes morphologisches Verhältnis einen dankbaren Gegenstand der entwicklungsgeschichtlichen Rassenanalyse bilden: die in vielen bilateral gebauten Tiergruppen verbreitete Asymmetrie des ganzen Körpers oder einzelner seiner Teile. Besonders günstig ist hier für die Untersuchung, daß, im Gegensatz zur Größe mit ihrer weitgehenden Variabilität und Modifikabilität, im allgemeinen nur ein einziges, alternierendes Paar von Erscheinungsformen in Betracht kommt, so daß die Entwicklung in der Regel an irgendeinem Punkte vor ein eindeutiges Entweder—Oder gestellt sein wird. Dadurch wird mindestens eine Voraufgabe der Analyse erleichtert, nämlich die Feststellung des Zeitpunktes der scheinbaren Gabelung.

Die Form, in welcher die Asymmetrie bei Tieren auftritt, ist eine sehr wechselnde, und eine einigermaßen erschöpfende morphologische und physiologische Behandlung müßte, auch wenn sie nur die Haupttypen berücksichtigen wollte, eine sehr große Anzahl von Beispielen heranziehen. Hier sollen nur diejenigen Erscheinungen besprochen werden, welche ein vererbungs- und rassentheoretisches Interesse haben, und namentlich solche, die bereits Gegenstand einer entwicklungsgeschichtlichen Eigenschaftsanalyse gewesen sind. Es sind dies die Schalen- und Eingeweide-Asymmetrie der Schnecken, die Gliedmaßen-Asymmetrie der Krebse, die Haut- und Augen-Asymmetrie der Plattfische und die Rechts- und Linkshändigkeit des Menschen.

Die Asymmetrie der Schnecken, die bekanntlich einen Lieblingsgegenstand der älteren Morphologie gebildet hat, erstreckt sich auf einen beträchtlichen Teil der inneren Organe, vor allem auf den Eingeweidesack, während sie äußerlich besonders auffällig in der Windungsrichtung der Schale zum Ausdruck kommt. Als primär ist wohl die Asymmetrie des Geschlechtsapparates anzusehen.[1])

Rechtsgewunden heißt eine Schale, wenn man von der Spitze nach der Mündung in einer rechtsläufigen Spirale (die Schalenachse zur Rechten) gelangt, oder wenn man, bei Betrachtung der Schale in Augenhöhe, die Mündung rechts von einer die Spitze und Schalenbasis verbindenden Achse sieht. Rechtsgewundene Schalen werden auch dexiotrop oder, von anderen Autoren auf Grund einer leider bestehenden doppelten Terminologie, läotrop (leiotrop) genannt, letzteres, weil durch die an der Mündung sich ansetzenden Wachstumsstreifen die Schale stetig weiter nach links geschoben wird. Den Gegensatz bilden linksgewunden und läotrop bzw. dexiotrop.

Ausnahmen von der Regel, daß die innere Organisation in der Schalenwindung zutage tritt, bilden die an das Felsenleben in der Gezeitenzone angepaßten Napfschnecken (Patella) mit symmetrischer Schale, sowie die falsch rechts- und falsch linksgewundenen (hyperstrophen) Gehäuse bei Schnecken mit links- bzw. rechtsgewundener Organisation. Ein Beispiel für die falsch linksgewundenen Formen bilden einzelne Ampullarien der Untergattung Lanistes.

Bei der Mehrzahl der Schnecken besteht Rechtswindung. Linkswindung kommt als konstanter Faktor sowohl bei ganzen Gattungen, als bei einzelnen Arten innerhalb sonst rechtsgewundener Gattungen, und außerdem als Variante bei rechtsgewundenen Arten vor. Beispiele sind die Gattungen Physa und Planorbis[2]) unter den Limnäiden, die Gattung Clausilia unter den Heliciden, ferner Buliminus quadridens[3]) und Pupa pusilla, sowie die aberratio sinistrorsa (sinistra) der Wein-

[1]) Vgl. Simroth, S. 21.

[2]) In der Gattung Planorbis ist bei jungen Tieren die Schale deutlich linksgewunden, bei erwachsenen scheinbar rechtsgewunden. Atemloch, After und die getrennten Geschlechtsöffnungen liegen links.

[3]) Diese Art ist außer durch die Linkswindung konstant durch die mit 4 Zähnen ausgestattete Mündung von dem sonst mit ihr übereinstimmenden B. tridens unterschieden, ein bemerkenswertes Beispiel von Korrelation zwischen Linkswindung und einem anderen, anscheinend vollkommen heterogenen Charakter.

bergschnecke (Helix pomatia)[1]). Bei letzterer wird die Linkswindung als ein nicht-erblicher Charakter betrachtet. Wenigstens wurden bei Paarung linksgedrehter Weinbergschnecken bei den bisherigen Versuchen stets rechtsgedrehte Nachkommen erzielt[2]). Da jedoch fast ausschließlich geschlechtsreife Tiere zu den Versuchen benutzt wurden, die schon im Jahre zuvor mit einer Rechtsschnecke kopuliert haben konnten, so sind die Ergebnisse nicht als eindeutig anzusehen. Die gelegentliche örtliche Häufung linksgewundener Exemplare (von Helix aspersa, H. nemoralis, Limnaeus stagnalis)[3]) macht es eher wahrscheinlich, daß doch eine Mendelsche Vererbung stattfindet und daß die Linkswindung einen regressiven Charakter darstellt.

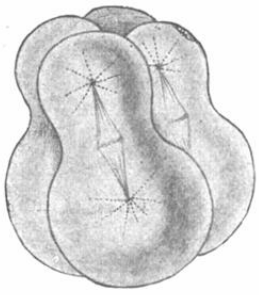


Fig. 20. Spiraltypus der Furchung. Übergang von Stadium 4 zum Stadium 8. Nach Korschelt und Heider.

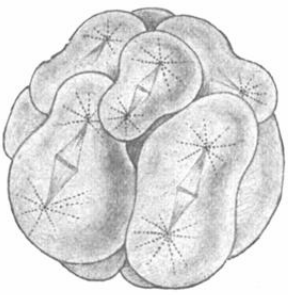


Fig. 21. Spiraltypus der Furchung. Übergang vom Stadium 8 zum Stadium 16. Nach Korschelt und Heider.

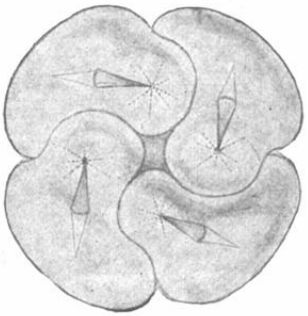


Fig. 22. Dieselbe Phase vom animalen Pole aus. Nach Korschelt und Heider.

Die entwicklungsgeschichtliche Erklärung der beiden Windungsformen knüpft an die Entdeckung von Crampton an, wonach bei der linksgewundenen Schnecke Physa heterostropha auch der Furchungstypus invers ist, so daß also die schräg-gerichteten, sog. dexiotropen und läotropen Teilungen, welche beim normalen „Spiraltypus" der Furchung alternierend auftreten, jeweils durch entgegengesetzte ersetzt sind[4]).

Beim Spiraltypus der Furchung treten bekanntlich an Stelle der bei senkrecht gedachter Eiachse vertikal und horizontal liegenden Teilungsfiguren, wie man sie bei den gewöhnlichen Furchungstypen findet, vom 4-Zellenstadium an schräggerichtete Mitosen auf (Fig. 20—22). Man spricht von einer dexiotropen Tei-

[1]) Eine vollständige Zusammenstellung aller teratologisch links- und rechtsgewundenen Schnecken von normal rechts- und linksgewundenen Formen hat P. Dautzenberg, Bull. Soc. Zool. France, 39. Bd., 1914, geliefert.

[2]) Vgl. Künkel 1903. Ähnliche Ergebnisse teilt Dewitz, Zool. Anz., 48, 1916 mit.

[3]) P. Hesse, Nachrichtenbl. d. Deutsch. malak. Ges., 46. Bd. (vgl. Naturw. Woch., 14, 1915, S. 173) und Dewitz 1916.

[4]) Schon in Rabls (Morph. Jahrb., Bd. 5, 1895), auf die Entwicklung der linksgewundenen Planorbis bezüglichen Figuren ist eine gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten umgekehrte Furchungsrichtung zu erkennen.

lung, wenn die obere, dem animalen Pol genäherte Tochterzelle im Sinne des Uhrzeigers, also nach rechts (Fig. 22), von einer läotropen, wenn sie nach links verschoben ist[1]).

Die Beobachtung Cramptons ist auch für andere linksgewundene Formen bestätigt worden. Der Zusammenhang zwischen der Richtung der Schalenwindung und der besonderen Form des spiraligen Furchungstypus ist indessen nicht so ganz einfach, wie es auf den ersten Anblick vielleicht scheinen möchte.

Vor allem hat man sich darüber klar zu sein, daß die in der fertigen Schnecke hervortretende asymmetrische und spiralige Organisation nicht eine notwendige Folge des spiraligen Furchungstypus ist. Finden wir doch, daß der Spiraltypus, dessen Blastomeren-Verschiebungen und -Verkeilungen mit der Ökonomie des Raumes zusammenhängen dürften[2]), auch bei den streng-symmetrischen Anneliden vorkommt.

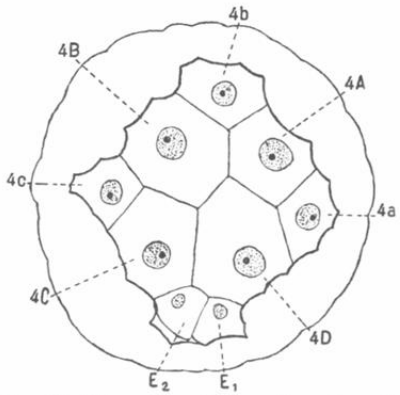


Fig. 23. Ei von Crepidula mit noch weit offenem Blastoporus. Dessen Rand ist durch eine dicke Linie angegeben, die Grenzen der Ektodermzellen sind nicht gezeichnet. Nach Conklin.

Es handelt sich vielmehr zunächst um die Frage, in welchem Stadium der Entwicklung die endgültige Asymmetrie des fertigen und zwar des normalen rechtsgewundenen Tieres erstmals in Erscheinung tritt, und ob die spezielle Asymmetrie dieses entscheidenden Stadiums mit den Verhältnissen während der Furchung, etwa mit der besonderen Richtung der vorhergehenden Teilungen in Verbindung gebracht werden kann? Hier hat Conklin durch seine Untersuchungen über Crepidula tatsächlich die Brücke zwischen Körperasymmetrie und Spiraltypus hergestellt. Auch hat er versucht, die Ursachen der speziellen Asymmetrie der rechts- und linksgewundenen Schnecken Schritt für Schritt durch die Entwicklung bis zum unsymmetrischen Ei zurückzuführen.

Die ersten Anfänge der Asymmetrie der erwachsenen, rechtsgewundenen Schnecke sind, gleichzeitig mit den ersten Spuren der antero-posterioren Verlängerung, zu erkennen, wenn die 4 am vegetativen Pol gelegenen, durch den noch weiten Blastoporus sichtbaren Makromeren 4A—4D[3]) zur Bildung des fünften sogenannten „Mi-

[1]) Vgl. Korschelt u. Heider, S. 52.
[2]) Nach einer zuerst von Wilson geäußerten Ansicht.
[3]) Nach der von Korschelt und Heider angenommenen Bezeichnungsweise. Bei Conklin: A—D.

kromeren-Quartettes“ [1]) schreiten (Fig. 23). Während sich der Blastoporusrand immer enger zusammenzieht, teilen sich zunächst 4A und 4B, und zwar unter Verwischung des bisherigen spiraligen Charakters der Quartettbildung, nahezu symmetrisch zur Medianebene. So entstehen die neuen Makromeren 5A und 5B und die an ihrer Ventralseite gelegenen, in die Ventralwand der Mitteldarmanlage eingehenden Zellen 5a und 5b (Fig. 24). Sodann teilt sich zunächst 4C in 5C und 5c und später erst 4D in 5D und 5d, und zwar zeigen diese Teilungen noch deutlich einen spiraligen Charakter. Da nun aber 5c früher entsteht und größer ist als 5d, und da ferner 5c mehr nach hinten und oben, dagegen 5d mehr gegen die Mittellinie der Ventralseite abgegeben und verschoben wird, so wird die rechte Seite der Gastrula (in der Figur die linke!) länger als die linke, und dadurch wird eine dauernde Asymmetrie und Drehung des hinteren Endes bewirkt.

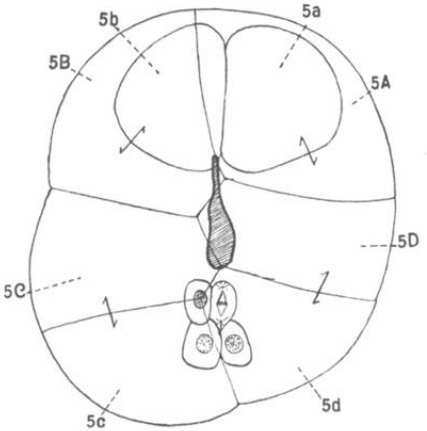


Fig. 24. Ei von Crepidula. Asymmetrische Teilung der Makromeren. Die Ektoderm- und Mesodermzellen, sowie die Abkömmlinge von 4 a—c sind weggelassen. Frei nach Conklin.

Man kann also die Asymmetrie des erwachsenen Tieres zunächst auf bestimmte Vorgänge während der Gastrulation zurückführen, die ihrerseits noch deutlich mit dem spiraligen Charakter der Furchung zusammenhängen und bei einer Umkehrung des Spiraltypus ebenfalls in ihr Spiegelbild umschlagen müssen.

Nun ist weiter zu beachten, daß bei der normalen Furchung der rechtsgewundenen Crepidula ein regelmäßiger Wechsel des Spiralcharakters stattfindet, derart, daß die Teilungsrichtungen in den aufeinanderfolgenden Furchungsschritten abwechselnd dexiotrop und läotrop sind (Fig. 20 und 21). Speziell bei der ersten Teilung des Eies ist die Richtung dexiotrop, d. h. die Polstrahlungen und Kerne, sowie die sie umgebenden protoplasmatischen Felder verschieben sich am Ende des ersten Furchungsschrittes regelmäßig eine Strecke im Sinne des Uhrzeigers, eine Bewegung, die ihren letzten Ursprung in den nämlichen Kräften haben muß, durch welche bei den folgenden Teilungsschritten die ausgeprägt läotrope oder dexiotrope Stellung der Teilungsspindeln hervorgerufen wird. Jedenfalls hat also schon die

[1]) Die Bezeichnung Mikromeren wird für sämtliche Zellen-Quartette angewandt, welche bei den sukzessiven, inäqualen Teilungen der Makromeren gebildet werden, obwohl sie nicht immer die kleineren Schwesterzellen sind.

erste Furchung einen gewissen dexiotropen Charakter, der in der Struktur des Eies selbst begründet sein muß, da die Bewegung der Kerne usw. bei sämtlichen Eiern von Crepidula konstant in der nämlichen Richtung erfolgt.

Bisher war von den Verhältnissen bei der rechtsgewundenen Crepidula die Rede. Was nun die linksgewundenen Schnecken anbelangt, so kann nach den Befunden von CRAMPTON u. a. gesagt werden, daß zweifellos die Linkswindung ursächlich mit einer inversen Furchung im Zusammenhang steht. Auch wird man diesen Zusammenhang unbedenklich darauf zurückführen dürfen, daß infolge des inversen Furchungstypus auch die oben geschilderten Vorgänge bei der Bildung des fünften Quartettes, welche den Ausgangspunkt der Körperasymmetrie bilden, einen inversen Verlauf nehmen, und ferner, daß wahrscheinlich die inverse Furchung ihrerseits damit beginnt, daß bei der ersten Teilung (Fig. 25) die Bewegung der Kerne statt nach rechts nach links erfolgt. Es fragt sich also schließlich, worauf der in diesen verschieden gerichteten Kernbewegungen sich äußernde Unterschied der Eier bei rechts- und bei linksgewundenen Formen gelegen sein mag.[1])

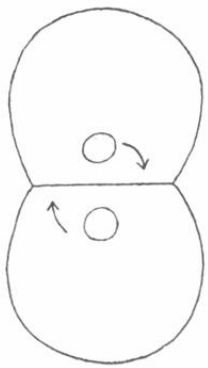


Fig. 25. Ei von Crepidula im Zweizellenstadium von oben. Nach CONKLIN.

Nach CONKLIN ist nun die letzte Ursache der Inversion in einer Umkehrung der Polarität der Eier zu suchen. Solange das unreife

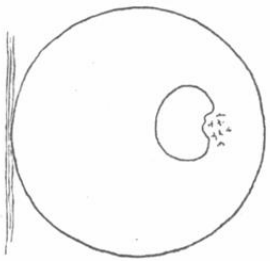


Fig. 26. Crepidula-Ei angeheftet. Nach CONKLIN.

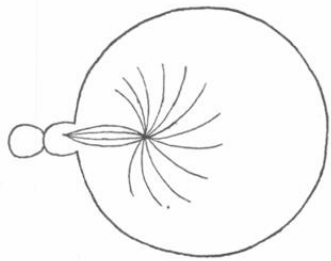


Fig. 27. Umkehrung der Polarität: Die Richtungsspindel am Anheftungspol. Nach CONKLIN.

Ei noch im Ovarium festsitzt, ist seine Polarität bei allen Gastropoden die nämliche: der Kern liegt etwas näher dem freien, als dem angehefteten Pole (Fig. 26), einerlei ob es sich um eine dexiotrope oder

[1]) RABL (Homologie und Eigenart, Verh. d. D. Path. Ges., Bd. 2, 1900; zitiert nach CONKLIN 1903) hat darauf aufmerksam gemacht, daß bei dem rechtsgewundenen Limax nach MARK die Polstrahlungen im Ei einer rechtsgewundenen, bei der linksgewundenen Physa nach den Abbildungen von KOSTANECKI und WIERZEJSKI einer linksgewundenen Spirale folgen. Dieses Verhalten scheint aber, wie CONKLIN zeigt, keineswegs konstant zu sein und es mag dahingestellt bleiben, ob man hier tatsächlich einen Ausdruck der Strukturunterschiede der Eier sehen darf.

läotrope Form handelt. Eine Umkehrung der Polarität könnte also erst nach der Loslösung der Eier stattfinden und zwar kann man sich eine solche am einfachsten in der Weise denken, daß unter Beibehaltung der an und für sich regelmäßig dexiotropen Strukturverhältnisse des Eiplasmas der Kern vor der Richtungskörperbildung durch irgendeine Ursache an den anderen Pol geführt wird (Fig. 27). Bei normalerweise linksgewundenen Gastropoden hält Conklin „eine Schwäche der protoplasmatischen Eihaut in der Gegend des Anheftungspoles“ für die mögliche Ursache der Kernverschiebung, d. h. er denkt sich wohl, daß infolge lokaler Verschiedenheiten in der Oberflächenspannung bei der Loslösung des Eies Protoplasmaströmungen entstehen, durch welche der Kern nach der ursprünglichen Anheftungsstelle geführt wird.[1])

So einleuchtend die Zurückführung der Asymmetrie des Gastropodenkörpers bis auf die Stellung der ersten Furchungsspindel erscheint, so wenig befriedigen die zuletzt erwähnten Versuche, die Umkehrung der Polarität im ungefurchten Ei zu erklären. Abgesehen davon, daß die angenommene Wanderung bisher nicht beobachtet worden ist, bleibt hier die Hauptfrage offen, worin überhaupt die asymmetrische Eistruktur besteht, die im Falle der rechtsgewundenen Schnecken in der dexiotropen Bewegung der beiden ersten Furchungskerne und in der schrägen Lagerung der späteren Furchungsspindel zum Ausdruck kommt.

Hier wird man unmittelbar vor das Problem der Architektonik des Plasmas und der Plasma-Moleküle und speziell vor die Frage geführt, ob etwa solche äußeren Asymmetrien, wie Rechts- und Linkswindung, durch irgendwelche Asymmetrien in der Molekularstruktur bedingt sein können. Die Chemie ist zurzeit noch nicht in der Lage, uns der Beantwortung dieser Frage näherzuführen, und so kann es sich zunächst nur darum handeln, sich einen Überblick über diejenigen Tatsachen zu verschaffen, die aller Wahrscheinlichkeit nach Parallelen zu den Befunden bei Crepidula darstellen und die nämliche promorphologische Erklärung erfordern.

Namentlich auf dem Gebiete der Entwicklungsphysiologie der Protozoen ist wiederholt auf offenbar verwandte Erscheinungen aufmerksam gemacht und ihre promorphologische Tragweite betont worden.

Bei den spiraligen Gehäusen vieler Foraminiferen[2]) läßt sich die Entstehung und Ordnung der Kammern unter Berücksichtigung der für andere Foraminiferen gültigen Wachstumsregeln als eine not-

[1]) Vgl. die bekannten Ansichten über die Pseudopodienbildung der Amöben unter der Wirkung von Reizen, welche die Oberflächenspannung einseitig herabsetzen.

[2]) Rhumbler 1909, S. 72.

wendige Folge der spiraligen Anordnung der Erstlingskammer verstehen. Die Erstlingskammer aber, bzw. die ihr zunächst sich anschließende „Ankammer" bringt ihre Eigentümlichkeiten aus dem Muttertiere mit, wo sie nach Rhumbler als eine unmittelbare Wirkung der „spezifischen Anomogenität der kammerbildenden Sarkode" zustande kommen.

Spiralige Schalen kommen auch bei den tripyleen Radiolarien vor, in besonders ausgeprägter Weise bei der zu den Challengeriden gehörigen Protocystis Harstoni[1]) (Fig. 28) und bei einigen Exemplaren von P. Macleari (Fig. 29). Bei ersterer überragt die „dorsale" Schalenwand dachfensterartig die „ventrale", so daß „die Schale ein spiraliges Aussehen bekommt und an den bekannten Lias-Ammoniten Amaltheus margaritatus mit seinem Rückenfortsatz erinnert." Auch bei den Tuscaroriden finden sich Ansätze zur Spiralform.[2])



Fig. 28. Protocystis Harstoni.

Während man in diesen Fällen, ähnlich wie bei den Foraminiferen, zunächst nur an eine Asymmetrie oder Anomogenität des Sarkodekörpers im ganzen zu denken hat, weist eine andere, bei den Radiolarien gefundene Form der Asymmetrie mit Bestimmtheit darauf hin, daß auch schon innerhalb kleinerer Teile des Zellplasmas Asymmetrien bestehen können. Bei einigen Exemplaren von Auloceros arborescens trigeminus, einer Aulacanthide, deren Radialstacheln normalerweise drei dichotomisch verzweigte Terminaläste tragen (Fig. 30), waren bei sämtlichen Radialstacheln nur zwei Äste zur Ausbildung gelangt (Fig. 31). Diese liegen aber nicht, wie dies sonst bei zweizinkigen Stacheln der Fall zu sein pflegt, in einer Ebene mit dem Stachelschaft, so daß sie zusammen mit diesem eine Gabel bilden, vielmehr sind sie bei sämtlichen Stacheln windschief abgebogen. Alle Einzelheiten, besonders auch der Umstand, daß die Abnormität bei mehreren Individuen derselben Unterart und nur bei dieser gefunden wurde, sprechen gegen die Annahme, daß die Stacheln während der Entwicklung durch einen von außen kommenden Stoß einseitig verbogen wurden. Vielmehr handelt es sich hier um eine konstitutionelle Asymmetrie, welche in „Anomogenitäten" kleinerer Teile des Sarkodekörpers, speziell der häutigen Stachelanlage (S. 20) und in

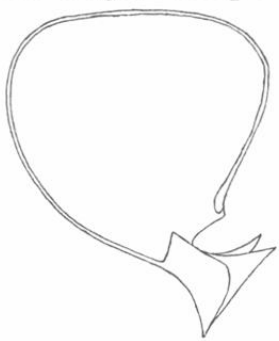


Fig. 29. Protocystis Macleari, Variante.

[1]) Tiefsee-Rad., S. 270.
[2]) Tiefsee-Rad., Taf. 28, Fig. 214 (Tuscaridium galeatum) u. a.

letzter Linie wohl in einer abgeänderten (? asymmetrischen) Architektonik des Artplasmamoleküls ihren Grund haben muß.[1])

Vielleicht hat man also auch bei den Schnecken mit ihrem spiraligen Furchungstypus die eigentliche Ursache des letzteren in Asymmetrien der Molekularstruktur des Eies zu suchen. Dann bliebe allerdings noch die Frage offen, warum bei den Schnecken die äußerlich sichtbaren Wirkungen dieser Asymmetrie die Furchungsperiode und das Gastrulastadium überdauern, während sie z. B. bei den Anneliden im Laufe der Entwicklung vollkommen verstreichen.

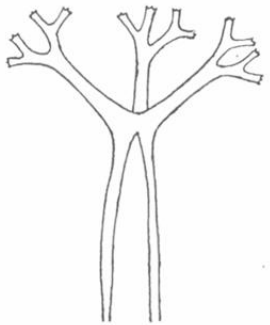


Fig. 30. Terminaläste eines Radialstachels von Auloceros.

Die Asymmetrie der Schnecken stellt neben dem Gigantismus von Oenothera und den sexuellen Größenunterschieden den einzigen Fall dar, in welchem bisher eine äußere Eigenschaft eines höheren Organismus bis auf das Ei zurückgeführt und damit eine der ersten Aufgaben der entwicklungsgeschichtlichen Eigenschaftsanalyse, wenigstens prinzipiell, gelöst werden konnte.

Viel weniger weit ist die Eigenschaftsanalyse in den anderen Fällen von Asymmetrie vorgeschritten, so namentlich bezüglich der im wesentlichen[2]) auf Augen und Haut beschränkten Asymmetrie der Plattfische oder Pleuronektiden. Abgesehen von den älteren deskriptiv-entwicklungsgeschichtlichen Angaben von Steenstrup (1876), Agassiz (1878) und Ehrenbaum (1896) liegen nur insofern Ansätze einer entwicklungsgeschichtlichen Ursachenforschung vor, als es Cunningham[3]) gelungen ist, bei jungen Plattfischen durch Belichtung auf der normalerweise hellen Unterseite Pigmentierung hervorzurufen. Bemerkenswert ist ferner in diesem Zusammenhange, daß gelegentlich auch in der Natur beiderseits gefärbte Aberrationen[4]) und ebenso Individuen mit ausgebliebener Augenwanderung vorkommen.[5])

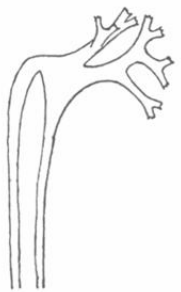


Fig. 31. Asymmetrischer Radialstachel von Auloceros.

Eine Asymmetrie der Körperanhänge ist be-

[1]) Vgl. Tiefsee-Rad., S. 588, 597, 653. Über die im Übergang von der dichotomen zur trichotomen Gablung sich äußernden Asymmetrien vgl. l. c., S. 367 u. 406.

[2]) Nach St. R. Williams (Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll., V. 40, 1902/03) ist z. B. das Gehirn bis auf den stärker entwickelten Nervus und Lobus olefactorius der Augenseite symmetrisch gebaut.

[3]) Zool. Anz., 14. Bd., 1891; vgl. auch Nat. Sci., V. 1, 1892, und V. 6, 1895.

[4]) Cuénot, Trav. Lab. Soc. Sc. Arcachon, Ann. 8, 1905, und C. R. Soc. Biol. Paris, T. 58 (Solea).

[5]) Ninni, Atti Soc. It. Sc. nat. Mus. civ. Milano 1906 (Pleuronectes italicus, Solea vulgaris).

sonders von Krebstieren, und zwar von einer Abteilung der Kopepoden (Gymnoplea heterarthrandria) und von den Dekapoden bekannt. Bei ersteren tritt sie nur im männlichen Geschlecht auf, wo sie mit einer einseitigen Ausbildung des Geschlechtsapparates verbunden ist. Asymmetrisch sind vor allem die ersten Antennen, von denen gewöhnlich die rechte die Funktion eines Greiforgans hat, und ferner die Brustfüße oder Thorakopodien des sechsten Paares (früher 5. Fußpaar genannt), welche ebenfalls einen Kopulationsapparat darstellen. Seltener sind andere Körperanhänge beteiligt. So trägt z. B. Calocalanus plumulosus auf der linken Seite der Furka eine gefiederte Borste von außerordentlicher Größe, welche mit einer Länge von 5,8 mm die Körpergröße um beinahe das sechsfache übertrifft[1])

Sehr verbreitet ist bei den dekapoden Krebsen ein asymmetrischer Bau (Heterochelie) der Scheeren des vierten Thorakopodienpaares (ersten Brustfußpaares), seltener derjenigen des fünften Paares[2]). Am ersteren ist dann eine derbere Knoten- oder Knackschere (K-Schere) und eine schmächtigere Zähnchen- oder Zwickschere (Z-Schere) zu unterscheiden, und zwar kann die derbe Schere bei den einzelnen Individuen bald auf der rechten, bald auf der linken Seite stehen (Poterochirie), so beim Hummer und bei der Gattung Alpheus, oder sie nimmt normalerweise nur die rechte (Dexiochirie), seltener nur die linke Seite ein (Aristerochirie). Beim Hummer kommt die Asymmetrie bei beiden Geschlechtern vor, bei Palaemonetes-Arten und bei Gelasimus nur bei den Männchen.

Während über die Entwicklung der Asymmetrie der Kopepoden nur so viel gesagt werden kann, daß die Entfaltung der sekundären Geschlechtscharaktere gleichzeitig mit der Differenzierung der Gonaden und Geschlechtswege erfolgt[3]), ist bei den Dekapoden durch wichtige Regenerationsversuche die entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse wenigstens nach einer Seite hin angebahnt worden[4]). Beim poterochiren Alpheus, bei ganz jungen Hummern, sowie bei dexiochiren Krabben (Carcinus, Portunus) bewirkt die Entfernung der K-Schere eine Scherenumkehr, d. h. im Laufe der Häutungen bildet sich die nicht-operierte Z-Schere der Gegenseite zu einer K-Schere um, während an Stelle der operierten K-Schere eine Z-Schere tritt. Bei älteren Hummern, beim Scampo (Nephrops norwegicus) und bei Einsiedlerkrebsen regeneriert die K-Schere direkt, d. h. sie wird wieder durch eine K-Schere ersetzt. Auch bei Entfernung beider Scheren tritt meist direkte Regeneration ein, wobei jedoch die regenerierte K-Schere ein auch in der normalen Entwicklung auftre-

[1]) Vgl. Giesbrechts Neapler Monographie, Taf. 3, Fig. 5.
[2]) Vgl. besonders die Arbeiten von Przibram 1902—1907.
[3]) Haecker, Ber. Nat. Ges. Freiburg, Bd. 12, 1901.
[4]) Vgl. Przibram 1902—1907.

tendes, dem Z-Typus ähnliches indifferentes Stadium rekapituliert. Hummern mit zwei K- oder zwei Z-Scheren, wie sie in der Natur gelegentlich gefunden werden[1]), haben wohl gleichfalls einen Regenerationsprozeß durchlaufen.

Die Regenerationserscheinungen bei den dekapoden Krebsen sind wohl so zu erklären, daß die beim Regenerationsprozeß beteiligten Gewebe eine — bei verschiedenen Arten und auf verschiedenen Altersstufen verschieden balancierte — doppelte Entwicklungspotenz besitzen, ähnlich wie bei weiblichen Vögeln sexuell dimorpher Arten die Federnkeime auch die Anlage der männlichen Charaktere enthalten und zur Ausbildung bringen können. Auf keinen Fall aber kann das Auftreten einer Z-Schere an Stelle der operierten K-Schere als Atavismus im üblichen Sinne des Wortes bezeichnet werden, denn die Z-Schere entspricht nicht dem indifferenten Entwicklungsstadium selbst, sondern stellt ihm gegenüber ebenfalls einen differenzierten Zustand dar und bei der Regeneration weist die vikarierende Z-Schere nicht nur die Artcharaktere der kleinen Schere der betreffenden Spezies, sondern sogar auch die Individualcharaktere der kleinen Schere des verwendeten Individuums dar. Welcher Art allerdings die unmittelbaren Ursachen sind, die bei der Regeneration und beim normalen Geschehen formbestimmend wirken, ist noch völlig unbekannt.

Mit der Heterochelie der dekapoden, speziell der poterochiren Krebse zeigt die Rechts- und Linkshändigkeit des Menschen eine gewisse Ähnlichkeit, wenn auch allerdings die Asymmetrie hier weniger die morphologische Beschaffenheit als die Funktion der Extremitäten betrifft. Sie gibt sich in der Weise zu erkennen, daß die meisten Menschen nicht mit beiden Händen gleich geschickt, doppelhändig, ambidextrisch, sondern ausgesprochen einhändig und zwar meist rechts-, seltener linkshändig sind. Oder genauer gesagt, unter Rechts- und Linkshändigkeit ist die Veranlagung zu leichterer, besserer und schnellerer Erlernung, Ausführung und Wiederholung feinster koordinierter Bewegungen der rechten bzw. linken Hand zu verstehen[2]) Diese einseitige Veranlagung hat aber, worauf klinische Beobachtungen an Hirnkranken hinweisen, ihre Ursachen in einer funktionellen Differenzierung der beiden Hirnhälften: beim Rechtshänder ist das linkshirnige, beim Linkshänder das rechtshirnige Armzentrum als funktionell überwiegend zu betrachten.

Bekanntlich stellt beim Kulturmenschen die Rechtshändigkeit die normale Erscheinung, die Linkshändigkeit eine Anomalie dar. Da infolge der Erziehung, Selbsterziehung und traditionellen Be-

[1]) Herrick, The American Lobster. Bull. U. S. Fish. Comm. V. 8, 1895.
[2]) Vgl. Stier, S. 4.

schaffenheit mancher Instrumente (Geige, Kaffeemühle u. a.) die angeborene Veranlagung zur Linkshändigkeit beim Kulturmenschen in weitem Umfang unterdrückt und eine Umgewöhnung herbeigeführt wird, so ist die Linkshändigkeit in vielen Fällen nicht auf Grund der tatsächlich größeren Häufigkeit der Benutzung der linken Hand zu erkennen, sondern nur durch die Beobachtung solcher koordinierter Bewegungen, welche nicht oder wenig unter dem Einfluß der genannten drei Faktoren stehen (Steinwerfen, Peitschenknallen, Schuhputzen, Einfädeln, Kartenmischen u. a.) oder im Interesse der größeren persönlichen Sicherheit mit der geschickten Hand ausgeführt werden (Brotschneiden, Einschlagen von Nägeln)[1]). Die von diesen Gesichtspunkten aus angestellten Untersuchungen Stiers haben beim preußischen Gardekorps 4,6, in der ganzen deutschen Armee 3,87% Linkshänder ergeben.

Von ursächlichen Momenten kommt in erster Linie die Erblichkeit in Frage. Rechts- und Linkshändigkeit sind zweifellos erbliche Eigenschaften und zwar wird die Linkshändigkeit durch beide Geschlechter übertragen, sie wird aber häufiger im männlichen, als im weiblichen Geschlecht manifest.[2]) Es liegen also ähnliche Verhältnisse vor, wie bei der Bluterkrankheit, jedoch bleibt das weibliche Geschlecht nicht, wie bei dieser Anomalie, nahezu ganz verschont, sondern es ist nur in geringerem Maße beteiligt.

Mit der Erblichkeit hängt zusammen, daß offenbar auch Rassenunterschiede bezüglich der Verbreitung der Linkshändigkeit eine Rolle spielen. So ist sie in Süd- und Südwestdeutschland häufiger als in Nord-, besonders Nordostdeutschland festzustellen.[3]) In der österreichischen Armee zeigen die Soldaten Bosniens und der Herzegowina einen besonders hohen Prozentsatz (7%)[4]).

Bei Naturvölkern scheint Linkshändigkeit vielfach häufiger, als bei Kulturmenschen zu sein. Wirklich zuverlässig ist aber nur die Angabe der Brüder Sarasin, wonach die Einwohner von Gorontalo auf Celebes Linkser sind und selbst beim Holzschlagen das Messer mit der linken Hand führen. Ferner ist aus der Form paläo- und und neolithischer Steingeräte ein häufigeres Vorkommen der Linkshändigkeit beim prähistorischen Menschen erschlossen worden, ebenso aus der Beobachtung, daß bei den paläolithischen Zeichnungen die Köpfe der Pferde und Renntiere nur in zwei Dritteln der Fälle nach

---

[1]) Vgl. Stier, S. 13 ff., Anh. S. 12.

[2]) Matriarchal-maskuliner Vererbungstypus nach Higier, Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk., Bd. 38, 1910.

[3]) Der Aushebungsbezirk des 1. ostpreußischen Armeekorns zählt 2,32, der des 13. württembergischen 6,5, die Bezirke der drei bayrischen Korps durchschnittlich 4,71% Linkshänder. Im Gardekorps finden sich besonders unter den Elsaß-Lothringern viele Linkshänder.

[4]) Mattauschek, Jahrb. Psych., Bd. 29, 1908.

links gerichtet, also offenbar mit der rechten Hand gezeichnet, dagegen in einem Drittel nach rechts gerichtet und demnach wahrscheinlich links gemalt sind.[1])

Über Papageien und Säuger liegen widersprechende Angaben vor. Bei anthropoiden Affen haben Messungen der langen Gliedmaßenknochen Asymmetrien teils regelmäßiger, teils unregelmäßiger Art ergeben[2]), aber im ganzen dürften die Affen ihrer Veranlagung nach ambidextrisch sein. Selbst die komplizierte Tätigkeit beim Absuchen des Ungeziefers wird bald links, bald rechts ausgeübt.[3])

Da nun auch beim Kinde die Einhändigkeit erst im Anfang des zweiten Lebensjahres deutlich erkennbar wird, so besteht Grund zu der Annahme[4]), daß im Menschengeschlecht Doppelhändigkeit den anfänglichen Zustand darstellte und daß sich dann auf Grund einer Arbeitsteilung Einhändigkeit entwickelt hat, wobei zunächst Rechts- und Linkshändigkeit gleich häufig auftraten — ähnlich wie z. B. beim poterochiren Hummer die beiden Scherenformen noch keine regelmäßige Verteilung auf die Körperhälften zeigen —. Allmählich überwog dann die Rechtshändigkeit, während die Linkshändigkeit zurückgedrängt wurde.[5])

Neben der Erblichkeit kommt in ätiologischer Hinsicht hauptsächlich die Frage in Betracht, ob die Rechts- und Linkshändigkeit mit anderen Asymmetrien zunächst funktioneller Art in korrelativem Zusammenhang stehe und inwieweit alle derartigen Asymmetrien auf eine gemeinsame Ursache, etwa auf das funktionelle Überwiegen der ganzen linken oder der ganzen rechten Hirnhälfte zurückzuführen sind. Die Beobachtung scheint nun in der Tat dafür zu sprechen, daß der größeren Geschicklichkeit der einen Hand auch eine größere Geschicklichkeit des gleichseitigen Beines, bzw. Fußes entspricht. So pflegen beim Ballstoßen Rechtshänder fast immer das rechte, Linkshänder überwiegend das linke Bein zu bevorzugen.[6]) Andererseits wird angegeben, daß die bekannten unwillkürlichen Kreisbewegungen oder Ringwanderungen, auf deren biologische Bedeutung als Schutzmittel gegen Irrelaufen besonders Guldberg hingewiesen hat, speziell beim Menschen, also auch bei Rechtshändern, immer nach rechts erfolgen. Dies scheint eher auf ein wenigstens funktionelles

[1]) Nach Brinton, Evans, Mortillet. Vgl. besonders Weber und Stier (S. 83). Literaturangaben auch bei v. Bardeleben.

[2]) Vgl. Mollison, Korr.-Bl. Dtsch. Ges. Anthr., Jahrg. 39, 1908, und v. Bardeleben, S. 48.

[3]) Vgl. Stier, S. 87 ff.

[4]) Vgl. Stier, S. 142 ff.

[5]) Hierbei könnten nach Pye-Smith, Weber u. Stier Ausleseprozesse eine Rolle gespielt haben: denn offenbar war der Rechtser im Kampfe Mann gegen Mann im Vorteil, da er den weniger tüchtigen Arm zum Schutze des Herzens mittelst des Schildes, den aktiveren aber für die Führung der Waffe benützen konnte.

[6]) Stier, S. 172.

Uberwiegen des linken Beines hinzuweisen, wofern nicht Asymmetrien des Kopfes, besonders des Gesichtes, verantwortlich zu machen sind.[1]) Im übrigen bestehen auf diesem Gebiet noch verschiedene Unklarheiten und Widersprüche.

Eine engere Korrelation mit den vorderen Extremitäten ist auf dem Gebiet des Facialis zu beobachten, indem sowohl bei unwillkürlichen Ausdrucksbewegungen, z. B. beim schmerzhaften Verziehen des Gesichtes, als auch bei komplizierteren willkürlichen Bewegungen, wie bei einseitigem Lidschluß oder einseitiger Ohrenbewegung, die auf der Seite der geschickteren Hand liegenden Facialäste eine bessere psychomotorische Veranlagung zeigen.

Da auf Grund von pathologischen Befunden und Reizversuchen auch auf dem Gebiete des Facialis (in besonders ausgeprägter Weise auf dem des Mundfacialis) die Innervierung als eine kontralaterale zu betrachten ist, so darf wohl gesagt werden, daß beim Rechtshänder die linken, beim Linkshänder die rechten Facialiszentren funktionell überwiegen.[2])

Eine weitere, der asymmetrischen Entwicklung der Armzentren entsprechende funktionelle Differenzierung der Hirnhälften kommt in der Lokalisation der Sprache zum Ausdruck, da bekanntlich beim Erwachsenen das eigentlich wirksame Sprachzentrum[3]) im Fall der Rechtshändigkeit im linken, bei Linkshändern im rechten Hirn ausgebildet ist. Doch kann, in individuell verschiedenem Maße, eine Mitbeteiligung, bzw. ein vikarierendes Eintreten des weniger tüchtigen Zentrums der Gegenseite nachgewiesen werden, auch ist bei Kindern die Differenzierung viel weniger ausgesprochen als bei Erwachsenen.

Ähnliches, wie für das Sprachzentrum, gilt für diejenigen höheren motorischen Hirnzentren, welche eine kompliziertere Handlung, wie z. B. das Schreiben, in ihrer Gesamtheit entwerfen und ihre Ausführung überwachen.[4])

Die nächste für die entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse wichtige Frage ist, ob den miteinander korrelativ verbundenen Asymmetrien funktioneller Art, wie sie hauptsächlich in der Rechts- und Linkshändigkeit zutage treten, auch morphologische Verschiedenheiten der beiden Körperhälften entsprechen. Für die Arme steht in der Tat fest, daß bei weitaus den meisten Menschen auf der rechten Seite die Knochen länger und die Muskeln stärker ausgebildet sind, was freilich nicht auf einer besonderen Anlage zu be-

[1]) v. Bardeleben, S. 19. Auch an Ungleichheiten der Zentren der Nervi vestibulares kann gedacht werden (Stier, S. 290).

[2]) Näheres bei Stier, S. 179 ff.

[3]) Genauer: Das motorische Brocasche und das akustische Wernikesche Zentrum. Sie sind am Fuß der dritten Stirn- und ersten Schläfenwindung gelegen.

[4]) Stier, S. 253.

ruhen braucht, sondern eine funktionelle Abänderung sein kann. Noch nicht entschieden ist, ob ähnliches für die Beine gilt.[1]) Dagegen ist bei den meisten Menschen die linke Schädelhälfte in der Stirngegend um $^1/_2$—1 cm breiter als die rechte und ebenso scheinen entsprechende Asymmetrien des Gesichtes die Regel zu sein.[2])

Inwieweit morphologische Verschiedenheiten der Hirnhälften bestehen, ist noch fraglich. Wägungen sind wertlos, schon wegen technischer Schwierigkeiten (Unmöglichkeit einer genauen Halbierung usw.)[3]). Bezüglich des Furchenverlaufes und der Windungsbreite aber kann nur so viel gesagt werden, daß Verschiedenheiten der Hirnhälften, zum Teil sogar erblicher Natur, vorkommen[4]), jedoch ohne daß sich bisher Regelmäßigkeiten nachweisen lassen. Auch die mikroskopische Untersuchung ist bisher negativ ausgefallen, so daß also die Untersuchung des Gehirns bisher keine sicheren Anknüpfungspunkte für die entwicklungsgeschichtliche Analyse geliefert hat.[5])

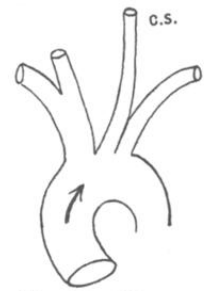


Fig. 32. Ursprung der Kopf- und Armarterien.

In der Tat haben denn auch alle bisherigen Versuche einer kausalen Erklärung der funktionellen Asymmetrien an anderer Stelle eingesetzt. So hat man z. B. das Überwiegen der Rechtshändigkeit auf den stammesgeschichtlich begründeten ungleichen Ursprung der Kopf- und Armarterien zurückführen wollen (Fig. 32). Durch die linke Carotis (c. s.) soll infolge ihres direkten Abgangs von der Aorta und, weil ihr Anfangsstück in der Richtung des Blutstroms der letzteren liegt, ein stärkerer Blutstrom gehen, weshalb die linke Hirnhälfte besser ernährt und der rechte Arm besser innerviert wird[6]). Indessen läßt sich diese Annahme bisher durch keine eindeutige physiologische Beobachtung stützen, auch ist zu beachten, daß eine bessere Blutversorgung der einen Hirnhälfte möglicherweise nicht die Ursache, sondern die Folge der stärkeren Betätigung des gegenseitigen Armes ist[7]).

Neben der Arterientheorie hat ein anderer Erklärungsversuch mehrfach Anhänger gewonnen. Schon K. E. von Baer (1829) hat auf das stärkere Wachstum der rechten Seite des Hühnerembryos hingewiesen und damit die Erscheinung in Zusammenhang gebracht,

[1]) v. Bardeleben, S. 7, 23; Gaupp, S. 39; Stier, S. 177.
[2]) Vgl. Hasse 1887; Liebreich 1908; v. Bardeleben, S. 9; Gaupp, S. 10.
[3]) v. Bardeleben, S. 37; Stier, S. 126.
[4]) Nach v. Hansemann (Über die Gehirne von Mommsen, Bunsen, Menzel. Stuttgart 1907) war bei dem Linkshänder Menzel die ganze linke Hirnhälfte einfacher gebildet. Über erbliche Verschiedenheiten vgl. Karplus, Arb. Neurol. Inst. Wien, 12. Bd. (zitiert nach Stier, S. 128).
[5]) Vgl. zu dieser Frage auch L. Stieda, Zeitschr. Morph.u. Anthr., 11. Bd., 1907.
[6]) Näheres über die Arterientheorie und einige besondere damit zusammenhängende Annahmen findet sich bei Gaupp, v. Bardeleben, Stier (S. 130 ff.).
[7]) v. Bardeleben, S. 28.

daß bei vielen Wirbeltieren die rechte Seite kräftiger als die linke ist. Nach A. von Brandt[1]) liegen die Verhältnisse verwickelter. Danach erstreckt sich bei den Embryonen der amnioten Wirbeltiere das stärkere Wachstum zunächst auf den Rücken und zugleich auf die ganze rechte Seite samt deren Extremitäten, wobei der Embryo mit der linken, konkaven Seite auf den Dotter zu liegen kommt (Fig. 33, 1). Sekundär drehen sich Kopf und Schwanz infolge des nun einsetzenden stärkeren Wachstums ihrer linken Seite nach der entgegengesetzten Richtung und speziell bei Eidechsen und Schlangen rollt sich der Schwanz zu einer rechtsgelegenen Spirale auf. Nun liegen aber die Extremitäten gerade an den Wendepunkten der jetzt schraubenförmig gekrümmten Embryonen (Fig. 33, 2) und geringe Wachstumsvariationen könnten daher bewirken, daß z. B. die vorderen Gliedmaßenanlagen abnormerweise in das Gebiet der sekundären Rechtsschwenkung des Kopfes verschoben werden und daß also statt der rechten die linke Extremität eine stärkere Ausbildung erfährt. In entsprechender Weise würde auch Linksbeinigkeit und gekreuzte Asymmetrie zu erklären sein.

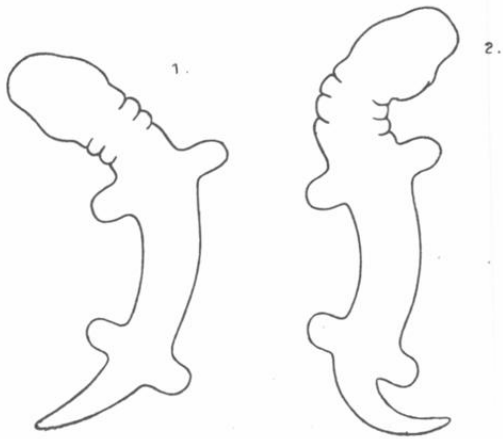


Fig. 33. Krümmungen des Wirbeltierembryos. Nach A. v. Brandt.

Die Hypothese Brandts führt also die Asymmetrien des Amniotenkörpers auf eine ungleiche Wachstumsordnung der beiden Körperhälften zurück, also auf die nämlichen Ursachen, welche nach Conklins Festellungen von der Zeit der Gastrulation an der Asymmetrie der Schnecken zugrunde liegen. Man kann sich nun fragen, ob dieser ungleiche Wachstumsrhythmus der späteren Entwicklungsperioden durch Momente, die außerhalb des Embryos gelegen sind, bedingt ist oder, ähnlich wie bei den Schnecken, auf Vorgänge zurückgeführt werden kann, die sich in weiter zurückliegenden Entwicklungsphasen innerhalb des Keimes selbst abspielen. Eine Art von vermittelnder Hypothese hat hier Dareste[2]) aufgestellt. Darnach wäre das ungleiche Wachstum des Keimes so zu erklären, daß der Druck der Dotterhaut oder des Amnions auf die dem Dotter aufliegende linke

[1]) Biol. Zentr.-Bl., 33. Bd., 1913 und Naturw. Wochenschr., N. F., 12. Bd., 1913, S. 710.

[2]) Bull. Soc. Anthr. Paris 1885.

Seite des Embryos eine wachstumhemmende Wirkung ausübt, während die rechte Seite stärker wächst. Daß sich aber der Embryo in der Regel auf die linke Seite legt, würde mit der normalen Rechtsbiegung der Herzschlinge zusammenhängen, also doch in letzter Linie auf intraembryonale Vorgänge zurückzuführen sein. Die Linkshändigkeit des Menschen würde dieser Hypothese zufolge bei einer Verkehrtlage des Herzens eintreten. Es ist aber klar, daß eine solche nicht die einzige Ursache des ersteren sein kann, da bekanntlich Linkshändigkeit viel häufiger ist als die Verkehrtstellung des Herzens. So lassen sich also über die entwicklungsgeschichtlichen Ursachen der Rechts- und Linkshändigkeit noch keine bestimmten Angaben machen, wenn auch allerdings ein Zusammenhang zwischen der Asymmetrie des erwachsenen Körpers und dem bei der Entwicklung der Amnioten weitverbreiteten ungleichseitigen Wachstum nicht von der Hand zu weisen ist[1]).

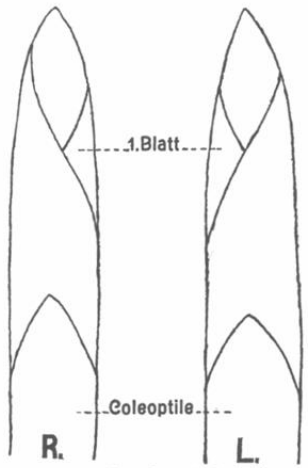


Fig. 34. Sämlinge der Gerste mit rechts- und linksgefaltetem ersten Blatt. Nach Compton. R. rechtshändige, L. linkshändige Faltung (rechter, bzw. linker Rand außen).

Auf zoologischem Gebiete sei zum Schluß noch auf die Vererbungsversuche hingewiesen, welche Przibram[2]) über asymmetrische Augenfarben bei Angorakatzen angestellt hat, da hierbei korrelative Beziehungen nicht bloß zwischen der Farbe der beiden Augen, sondern auch zwischen Augenfarbe und Taubheit, also Kausalverhältnisse ursprünglich entwicklungsgeschichtlicher Natur in Betracht kommen.

Es ist von Interesse, daß auch bei Pflanzen vielfach die Asymmetrieverhältnisse des ausgewachsenen Organismus auf diejenigen der Jugendform zurückgeführt werden können, wenn auch freilich bisher nur von Korrelationen zwischen aufeinanderfolgenden Zuständen und nicht von kausal verständlichen Zusammenhängen gesprochen werden kann. So hängt bei der zweireihigen Gerste[3]) die Symmetrie und Morphologie der ganzen Pflanze davon ab, ob beim Sämling das erste Blatt oberhalb der Coleoptile (Kotyledonen- oder Keimblattscheide) rechts- oder linksgewunden ist (Fig. 34). Von einer Erblichkeit der Rechts- und Linksasymmetrie kann hier nicht gesprochen werden, vielmehr ist bei den Nachkommen rechts- und linkshändiger Ge-

[1]) Über die durch Dotterverquellung hervorgerufenen Körperasymmetrien bei Fischen (Tornier) vgl. Kap. 21.

[2]) Arch. Entw. Mech. 15, 1908.

[3]) Vgl. J. C. Schoute, Verh. Ak. Wiss. Amsterdam (2), 15, 1910, und R. H. Compton, Journ. Gen., V. 2, 1912.

schwisterpflanzen das Verhältnis der rechts- und linksgewundenen Sämlinge das nämliche (41,64 : 58,36).

Korrelationen anderer Art bestehen auch beim Mais[1]). Bekanntermaßen können dessen Fruchtstände morphologisch als Ringverbänderungen (Ringfasziationen) angesehen werden, die durch Verschmelzung von mehreren (2—11) Paaren von Fruchtreihen zu einem Trichter oder Zylinder entstanden sind. (Man kann sich ein Bild davon machen, wenn man sich eine zwei- oder dreigabelige Roggenähre, wie sie bisweilen zwischen den normalen gefunden wird und gewissermaßen die Vorstufe einer typischen Verbänderung darstellt[2]), zu einem Trichter oder Zylinder zusammengebogen und verschmolzen denkt. Mit einem solchen Zylinder kann der Maiskolben mit seinen paarweise zusammengehörigen Fruchtreihen verglichen werden). An jedem Reihenpaare des Maiskolbens kann man dann eine linke und rechte Reihe unterscheiden (Fig. 35). Wenn man nun die Körner jeder einzelnen Reihe für sich aussäet, so ergibt sich, daß aus den Körnern der linken Reihen eine größere Zahl von Sämlingen mit rechts gefaltetem, aus denen der rechten Reihen überwiegend Individuen mit links gefaltetem erstem Blatt hervorgehen. Hier scheint also eine Beziehung zwischen der Asymmetrie des Sämlings und der Lage des Samens im Fruchtstand zu bestehen. Es dürften aber auch in diesem Fall die Rechts- und Linkssymmetrie keine erblichen Charaktere darstellen, vielmehr kommen nach Compton vermutlich die verschiedenen Druckwirkungen in Betracht, denen die Embryonen der rechten und linken Reihen von seiten ihrer unmittelbaren Nachbarn ausgesetzt sind. Es würden demnach Rechts- und Linksfaltung Modifikationen darstellen.

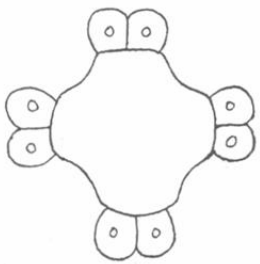


Fig. 35. Schematischer Querschnitt eines jungen Maiskolbens. Nach Compton.

Zum Schluß sei auf den Versuch von Harris[3]) hingewiesen, bei der Gartenbohne Beziehungen zwischen der in einer ungeraden Zahl von Eiern sich ausdrückenden Asymmetrie der Schoten und ihrer Fruchtbarkeit, d. h. der Fähigkeit, die Eier zu Samen ausreifen zu lassen, aufzudecken. Es ergab sich eine sehr schwache Korrelation zwischen Asymmetrie und Ertragsreichtum.

Literatur zu Kapitel 4.

Bardeleben, K. von, Über bilaterale Asymmetrie beim Menschen und bei höheren Tieren. Verh. An. Ges. (Gießen) 1909.

Brandt, A. von, Zum Problem der Rechtshändigkeit. Naturw. Woch. N. F., 12. Bd., 1913, und Biol. Zentralbl. Bd. 33, 1913.

[1]) Compton, l. c.

[2]) Vgl. de Vries, Mutationsth., II, S. 542, Fig. 103.

[3]) Arch. Entw. Mech., 35, 1912.

Conklin, E. G., The embryology of Crepidula. J. Morph., 13, 1897.
—, The cause of inverse symmetry. Anat. Anz., 23, 1903.
Crampton, H. E., Reversal cleavage in a sinistral gastropod. Ann. N.-Y. Ac. Sc., 8, 1894.
Dewitz, J., Über die Erblichkeit der Inversion der Molluskenschale. Zool. Anz., 48, 1916.
Gaupp, E., Die normalen Asymmetrien des menschlichen Körpers. Jena 1909.
Guldberg, F. O., Über die Zirkularbewegung als tierische Grundbewegung. Biol. Zentralbl., Bd. 16, 1896, und Zeitschr. f. Biol., Bd. 35, 1897.
Haecker, V., Tiefsee-Radiolarien. Erg. Dtsch. Tiefsee-Exp., 14, 1908.
Hasse, C., Über Gesichtsasymmetrien. Arch. An. u. Phys. (An.), 1887.
Hescheler, K., Mollusken. A. Langs Lehrb. vergl. An., 2. Aufl., Jena 1900.
Liebreich, R., Die Asymmetrie des Gesichtes und ihre Entstehung. Wiesb. 1908.
Künkel, R., Zuchtversuche mit linksgewundenen Weinbergschnecken. Zool. Anz., 26, 1903.
Merkel, Fr., Die Rechts- und Linkshändigkeit. Ergebn. An. u. Entw., Bd. 13, 1903. Wiesb. 1904.
Rhumbler, L., Foraminiferen. Erg. d. Pl.-Exp. d. Humboldt-Stiftung. Bd. III. L. c. Kiel u. Leipzig.
Przibram, H., Experimentalzoologie. 2. Regeneration. Lpz. u. W. 1909.
—, Exp. Stud. über Regeneration; 2. Mitt. Arch. Entw. Mech., Bd. 13, 1902.
—, Die „Heterochelie" bei decapoden Crustaceen. Ebenda, Bd. 19, 1905.
—, Die „Scherenumkehr" bei decapoden Cr. Ebenda, Bd. 25, 1907.
Simroth, H., Mollusca. Brons Klassen u. O., 3, II. Abt., Lpz. 1896—1907.
Stier, E., Untersuchungen über Linkshändigkeit und die funktionellen Differenzen der Hirnhälften. Jena 1911.
Van Biervliet, J. J., L'asymmétrie sensorielle. Bull. Ac. Roy. Belg., 1897 u. 1901.
—, L'homme droit et l'homme gauche. Rev. Philos. France et Etr. V. 47, 1899.
Weber, Ernst, Ursachen und Folgen der Rechtshändigkeit. Halle a. S., 1905.
Werner, F., Asymmetrie im Tierreich. Naturw. Woch., 14, No. 51, 1915.

5. Kapitel.

Haare, Federn und ähnliche Ektodermbildungen.

Haare und Federn spielen in der Rassen- und Vererbungslehre vor allem als Hauptträger der Farben eine wichtige Rolle. Aber auch viele andere Eigenschaften dieser Ektodermgebilde sind aus naheliegenden, in ihrer Augenfälligkeit und Zugänglichkeit gelegenen Gründen ein Lieblingsobjekt der experimentellen Erblichkeitsforschung gewesen und auch die entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse hat hier bereits an verschiedenen Stellen einige Angriffspunkte gewonnen.

Was zunächst die Haare der Säuger und des Menschen anbelangt, so kommen, abgesehen von der später zu behandelnden Pigmentierung, hauptsächlich die Länge und allgemeine Form, sowie die quantitativen und Anordnungsverhältnisse in Frage.

Bei einer Reihe von Haustieren kommt Lang- oder Seidenhaarigkeit (Angorismus) als ein erbliches Rassenmerkmal vor und zwar verhält sich diese Eigenschaft speziell bei Kaninchen, und wahrscheinlich auch bei Katzen, gegenüber der normalen Kurzhaarigkeit