

## **Universitäts- und Landesbibliothek Tirol**

### **Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik)**

**Haecker, Valentin**

**Jena, 1918**

23. Kapitel. Eine entwicklungsgeschichtliche Vererbungsregel

## 23. Kapitel.

Eine entwicklungsgeschichtliche Vererbungsregel<sup>1)</sup>.

Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der Rassen- und Artunterschiede ist trotz wichtiger Einzelergebnisse, welche jetzt schon bei einer recht großen Zahl von vererbungsgeschichtlich bedeutsamen Merkmalen gewonnen worden sind, erst nach wenigen Richtungen hin soweit gefördert worden, daß es möglich ist, Gruppierungen vorzunehmen und Sätze allgemeiner Art abzuleiten.

Es ist vor allem eine Begriffsscheidung, die jetzt schon ohne weiteres zulässig ist. Man kann Merkmale mit einfach-verursachter und frühzeitig autonomer Entwicklung solchen mit komplex-verursachter und durch mannigfache Korrelationen gebundener Entwicklung gegenüberstellen.

Dabei sind natürlich die Ausdrücke „einfach“ und „komplex“ nur relativ zu nehmen. Denn bei dem heutigen Stande unserer entwicklungsgeschichtlichen Kenntnisse können wir für keine einzige Außeneigenschaft und ihre Varianten die Gesamtheit der entwicklungsgeschichtlichen Mittel vollzählig angeben. Es ist daher nicht immer möglich, beim Vergleich zweier Außeneigenschaften zu sagen: die eine komme durch einfache, die andere durch komplexe Mittel zustande. Es können ja Mittel beteiligt sein, die einem noch ganz unerschlossenen Gebiete der Physiologie angehören, wie z. B. die Wirkung der Hormone auf Wachstum und Formbildung noch vor wenigen Jahren unbekannt war.

Immerhin sind wir in vielen Fällen durchaus imstande und berechtigt, innerhalb einer bestimmten Gruppe von Eigenschaften oder Eigenschaftsvarianten die Entwicklung der einen als einfach-, die der andern als komplex-verursacht zu bezeichnen. So kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Farbe einer gleichmäßig schwarzen Vogelfeder auf einfachere Weise, d. h. durch eine geringere Zahl von entwicklungsgeschichtlichen Mitteln erzeugt wird, als das Schieferblau oder Blaugrau der Felsentaube oder das glänzende Blau vieler tropischer Vögel. Denn hier kommt neben dem Chemismus der Melaninbildung und den Ursachen, durch welche das dunkle Pigment in der Unterfläche der Rami lokalisiert wird, die Entstehung besonderer Strukturverhältnisse in Betracht, welche die Reflexion der blauen Strahlen bedingen. Bei lebhaft grünen Federn ist noch die Entwicklung des gelben Lipochroms zu berücksichtigen und z. B. bei den grünen, schwarz gerandeten Halsfedern des Amherstfasans außerdem eine bestimmte Verteilung des Melanins innerhalb der ganzen Federn. Alle diese Verhältnisse sind durch besondere, mit dem Ei-

<sup>1)</sup> Vgl. Verh. Naturf. Ges. Halle, 4, 1916; Zeitschr. Ind. Abst., 18, 1917.

weißstoffwechsel, mit der Zelldifferenzierung und mit dem Wachstum des Federkeims zusammenhängende Entwicklungsmittel bedingt, so daß hier, im Gegensatz zur schwarzen Feder, ganz sicher von einer hochgradigen Komplexität des Entwicklungsgeschehens gesprochen werden kann.

Im übrigen soll gleich hier bemerkt werden, daß sich der Begriff der „Merkmale mit komplex-verursachter Entwicklung“ nicht oder nur z. T. mit demjenigen der zusammengesetzten Merkmale (compound characters BATESONS) deckt, welch' letztere bei Kreuzungen vielfach als „Nova“ entstehen und zu denen z. B. das Blau der andalusischen Hühner (S. 106, 108) und die bei Verbindung rot- und crème-farbiger Wicken und Levkojen auftretende weiße Blütenfarbe gehört. Auch diese Merkmale beruhen auf dem Zusammenwirken mehrerer entwicklungsgeschichtlicher Faktoren, sie sind aber gegenüber den hier gemeinten Merkmalen mit komplex-verursachter Entwicklung dadurch gekennzeichnet, daß es gelingt, sie auf die Kombination von einfach mendelnden, bei der Keimzellenbildung rein spaltenden Faktoren zurückzuführen. Übergänge zwischen beiden Gruppen von Merkmalen liegen dann vor, wenn bei zusammengesetzten, als Mischtypen erscheinenden Merkmalen die eine Komponente eine einfache, die andere eine komplex-verursachte Natur besitzt. Ein Beispiel hierfür bietet der Walnußkamm der Hühner, der bei Verbindung des verhältnismäßig einfachen Erbsenkamms und des kompliziert verursachten Rosenkamms entsteht.

Auch die nach dem Vorgang von NILSSON-EHLE auf das Zusammentreten mehrerer gleichsinnig wirkender Mendelfaktoren zurückgeführten, von LANG (1911) als polymer bezeichneten Merkmale sind verschieden von den komplex-verursachten, soweit wenigstens an gleichartige Entwicklungsfaktoren gedacht wird, so wie dies NILSSON-EHLE bei der schwarzen Farbe des Hafers und bei der roten des Weizens angenommen hat. Wird dagegen, wie dies vielfach geschieht, auch das angenommene Zusammenwirken ungleichartiger Faktoren als Polymerie bezeichnet, so fallen die Begriffe der komplex-verursachten und der polymeren Eigenschaften z. T. zusammen. Auch ist es wahrscheinlich, daß manche Eigenschaften, welchen zurzeit noch mehrere gleichartige Mendelfaktoren zugrunde gelegt werden, die also als polymer im Sinne NILSSON-EHLES gelten, z. B. der Längenbreitenindex und der Gesichtsindex beim Menschen<sup>1)</sup>, ihre komplizierten Vererbungsverhältnisse in Wirklichkeit der komplex-verursachten Entwicklung verdanken.

In ähnlicher Weise, wie zwischen einfacher und komplexer Entwicklung ist selbstverständlich auch zwischen Autonomie und korre-

<sup>1)</sup> Vgl. E. FISCHER, Die Rehobother Bastards. Jena 1913, S. 170.

lativer Bindung keine scharfe Grenze zu ziehen, obwohl sich auch hier, wie wir sehen werden, die extremen Vorkommnisse deutlich hervorheben.

Mit der hier vorgenommenen Unterscheidung, die sich auf die Zahl und das Zusammenwirken der Ursachen und auf den Grad der Selbständigkeit und Gebundenheit der Eigenschaftsentwicklung bezieht, deckt sich nun offenbar das vererbungsgeschichtliche Verhalten, so das auf Grund einer Zusammenstellung eigener und fremder Untersuchungsergebnisse ein regelmäßiges Verhältnis wenigstens in allgemeinen Umrissen nachgewiesen werden konnte. In kürzester Fassung läßt sich die entwicklungsgeschichtliche Vererbungsregel in folgender Weise ausdrücken:

Merkmale mit einfach-verursachter, frühzeitig autonomer Entwicklung weisen klare Spaltungsverhältnisse auf.

Merkmale mit komplex-verursachter, durch Korrelationen gebundener Entwicklung zeigen häufig die Erscheinung der unregelmäßigen Dominanz und der Kreuzungsvariabilität, sowie ungewöhnliche Zahlenverhältnisse. Bei eigentlichen Anomalien kommt vielfach Gleichzeitigkeit oder Alternanz mit anderen Defekten hinzu.

Bei der Begründung dieser Regel will ich im allgemeinen der Darstellung folgen, die ich in meinen früheren Mitteilungen gegeben habe. Ich war zunächst<sup>1)</sup> zu der Ansicht gelangt, daß bei Rassenverschiedenheiten, die im wesentlichen auf Unterschieden im Chemosismus des ganzen Körpers oder der einzelnen Zellen beruhen und bei denen wachstums- und zellteilungsgeschichtliche oder histogenetische Verhältnisse keine Rolle spielen, die Spaltungserscheinungen in besonders reiner Form hervortreten. Ich habe dabei auf die Farbenrassen der Mäuse und die Blütenfarbenrassen von *Antirrhinum* hingewiesen, welche heute als die Schulbeispiele der Mendelforschung gelten.

Nun läßt sich allerdings, wie unten gezeigt werden soll, dieser Satz nicht in vollem Umfang aufrecht erhalten, aber zweifellos besteht er im wesentlichen für die Farbenunterschiede der Nager zu Recht, soweit diese auf Verschiedenheiten in der Farbe und Dichtigkeit der Pigmentkörner, also auf qualitativen und quantitativen Verhältnissen des Zellenchemismus beruhen (Pigmentfarben-Regel). Tatsächlich zeigen denn auch die Hauptfarben und ihre verdünnten (diluten) Parallelen bei der Bastardierung ein hohes Maß von erblicher Konstanz und gegenseitiger erblicher Unabhängigkeit, und die Fak-

<sup>1)</sup> Zeitschr. ind. Abst.- u. Vererbgs., 14, 1915, S. 277.

torenhypothese feiert hier, was die glatte Deutung und Vorausberechnung der Ergebnisse anbelangt, ihre höchsten Triumphe (s. oben S. 94).

Auch der vollkommene Pigmentmangel, wie er uns im reinen Albinismus der Tiere entgegentritt, darf wohl im ganzen als eine einfach-verursachte Erscheinung angesehen werden, obwohl mancherlei Korrelationen mit anderen Defektbildungen und konstitutionellen Schwächen bekannt sind. Mit verschwindenden Ausnahmen folgt denn auch der reine Albinismus als streng rezessives Merkmal in genauer Weise der Spaltungsregel.

Zwei Vorkommnisse sind zu erwähnen, welche eine Ausnahme von der eben angeführten Pigmentfarben-Regel bilden, nicht aber mit der Hauptregel und mit dem Relativitätssatze im Widerspruch stehen.

Unregelmäßigkeiten in der Farbenübertragung zeigen sich besonders bei solchen Mäusekreuzungen, bei welchen gelbe Tiere im Spiele sind. Nun weist aber die Tatsache, daß die gelbe Haarfarbe mit einer Neigung zur Fettbildung und Sterilität verbunden ist, darauf hin, daß dieser Farbe ein komplizierterer Chemismus zugrunde liegt, als den gewöhnlichen melanistischen Färbungen, so daß also auch hier die Unregelmäßigkeit der Vererbung als eine Funktion der Komplexität erscheint.

Auch bei der Verwendung rotäugiger Rassen mit farbigem Haarkleid sind die Zahlenverhältnisse nicht immer befriedigend. Nun kann aber die Rotäugigkeit farbiger Rassen nur darin ihren Grund haben, daß bei ihnen, im Gegensatz zum sonstigen Verhalten, die allgemeinen Bedingungen für die Pigmentbildung nicht während der ganzen Entwicklung gleichmäßig fortbestehen, sondern daß ein Wechsel stattfindet, derart, daß zur Zeit der ersten Differenzierung der Retina-Elemente diese Bedingungen noch fehlen, während sie bei der nachweislich erst einige Tage später erfolgenden Entwicklung der Haare in ausreichender Weise vorhanden sind. Auch hier können also die Abweichungen mit einem komplexen Chemismus in Zusammenhang gebracht werden.

Bei einer Reihe von Rassen ist die Färbung nicht bloß durch die Farbe und Menge der Pigmentkörner, sondern auch durch ihre besondere Verteilungsart bedingt. Dies gilt vor allem für das Wildgrau, welchem eine zonenweise Anordnung der Pigmente innerhalb der Haare zugrunde liegt. Diese Ringelung muß auf periodisch garteten Prozessen beruhen, mögen die Pigmente ein autochthones Produkt der Epidermis sein oder, wie andere Forscher meinen, schubweise von korialen Pigmentzellen importiert werden. Auf alle Fälle handelt es sich hier um ausgesprochen rhythmische und deshalb verhältnismäßig einfache Wachstums- und Differenzierungsvorgänge, die sich an morphologisch wohl abgegrenzten Epithelbildungen abspielen und daher, abgesehen von Schwankungen im Ernährungszustand des

Gesamtorganismus, einen hohen Grad von Autonomie aufweisen müssen. Im Einklang damit finden wir aber, daß bei Kreuzungen wildgrauer und einfarbiger Rassen sehr regelmäßige Spaltungs- und Zahlenverhältnisse auftreten. Immerhin sind bei Mäusen und Kaninchen einzelne Ausnahmen bekannt geworden.

Die eigentliche Zeichnung der Wirbeltiere hängt, wie ich zunächst für das Axolotl nachweisen konnte, mit der Wachstumsordnung des Integumentes zusammen, insofern Stellen intensiverer Wachstums- und Teilungstätigkeit im allgemeinen eine stärkere Neigung zur Pigmentbildung aufweisen. Es wird also bei der Frage nach der Vielheit und Komplexität der entwicklungsgeschichtlichen Ursachen vor allem in Betracht kommen, ob die betreffende Wachstumsordnung eine verhältnismäßig einfache, etwa streng rhythmische, oder ob sie komplizierterer Natur ist, ob sie ein altes Erbgut der Wirbeltiere darstellt und im Zusammenhang damit bereits in sehr frühen Embryonalphasen festgelegt ist oder ob sie als später erworben und mehr spezifisch zu betrachten ist und demgemäß erst in späteren Entwicklungsstadien zur Herrschaft kommt, und vor allem auch, ob es sich um einen autonomen Vorgang der Epidermis handelt oder ob und in welchem Maße die darunter liegenden mesenchymatischen Gewebe und Organanlagen einen Einfluß haben.

Von allen Zeichnungsformen der Wirbeltiere ist die primäre Längsstreifung am verbreitetsten. Sie ist bei Fischen, Reptilien, jungen Wasservögeln und Huftieren besonders ausgeprägt und hat sich auch bei zahlreichen erwachsenen Vögeln in Form einer oft sehr kontrastreichen Kopfzeichnung und bei vielen Säugern als vollständiges System von Linien (Muriden, Frischlinge) oder Fleckenreihen (Viverren) oder auch nur als Aalstrich erhalten.

Beim Axolotl konnte ich zeigen, daß die nur als Rudiment auftretende, zweifellos aber der primären Zeichnung anderer Wirbeltiere homologe Längsstreifung längsgerichteten Reihen von Embryonalzellen entspricht, von welchen in frühen Embryonalstadien das sekundäre Wachstum der Epidermis ausgeht (S. 204, 211, 219). Diese durch reichliche Zellteilungen ausgezeichneten „Leitlinien“ sind die Mittellinie des Rückens und jederseits drei Seitenlinien, in welchen die Äste des Nervus lateralis zur Ausbildung kommen. Sehr wahrscheinlich besteht bei anderen Wirbeltieren die nämliche Wachstumsordnung wenigstens andeutungsweise fort und bildet auch hier die Wurzel der primären Längsstreifung.

Die wachstumsgeschichtliche Grundlage der Längsstreifung würde danach schon in sehr frühen Phasen der Entwicklung festgelegt sein, ja, beim Axolotl liegen Gründe vor, die Entstehung der Rückenleitlinie mit der ersten Furchung in Zusammenhang zu

bringen. Die Seitenlinien entstehen dann hintereinander auf Grund homologer Differenzierungsprozesse.

Die der Längsstreifung zugrunde liegende Wachstumsordnung ist ferner beim Axolotl ein offenbar autonom-epidermaler Prozeß und sie wird wahrscheinlich auch bei höheren Formen durch die tiefer liegenden mesenchymatischen Gewebe nur wenig beeinflußt, wie aus der Kontinuität und der streng geometrischen Anordnung der dunklen Längslinien, ihrer allgemeinen Unabhängigkeit vom Körperrelief und von den vorragenden Skelettpunkten entnommen werden kann. Auch eine autonome Längsteilung der Leitlinien kann vorkommen, wie die nachträgliche Spaltung der dunklen Längsstreifen beim Wildschweinfrischling zeigt.

Das den Ort der Außeneigenschaft bestimmende Entwicklungsmittel ist also ein verhältnismäßig einfach-rhythmischer, sehr frühzeitiger und in hohem Maße autonomer Vorgang, und diese örtliche Ursache der Zeichnung bleibt auch in zäher Weise bestehen, wenn die ergänzenden Ursachen fehlen und die Zeichnung nicht manifest werden kann: das leichte Wiederauftreten der Frischlingsstreifung bei Verwilderung und Kreuzung und die wasserzeichenartige „Gespensterzeichnung“ bei unpigmentierten Schweinerassen sind Beweise für diese zähe Überlieferung. Soweit aus den bisherigen Kreuzungsversuchen hervorgeht, sind wenigstens bei Hühnern und Schweinen die Spaltungsvorgänge regelmäßig, was mit dem ersten Satze der Hauptregel im Einklang stehen würde.

Ein Gegenstück zu der primären Längsstreifung bildet die Mosaikfärbung oder genauer die metameroide Scheckung vieler Haustierrassen, die bei den Mäusen und anderen gescheckten Säugern dadurch zustande kommt, daß in der Umgebung einer bestimmten Anzahl paariger Hautzentren bei fortschreitender Pigmentbildungsschwäche das Pigment besonders zähe festgehalten wird. Vielfach sind alle Übergänge zu anderen Formen der Scheckung (Schwarzköpfigkeit, Gürtelzeichnung) zu finden und speziell die weißen „Abzeichen“ lassen sich meist als Anfangs-, der Leuzismus als Endstufe der metameroiden Scheckung nachweisen. Auch beim Axolotl sind die breiten Querbinden der schwarzen und die dunklen Rückenflecke der weißen Larven, sowie die Flecken erwachsener Schecken „metameroide“ angeordnet und hier können sie auf Querzonen stärkster Teilungsintensität zurückgeführt werden. Es handelt sich also bei der Scheckung nicht um eine einfache Pigmentbildungsschwäche, welche, wie bei den verdünntfarbigen oder diluten Formen, gleichmäßig sämtliche Zellen betrifft, sondern sie ist hier örtlich abgestuft, d. h. nicht bloß als Wirkung eines besonders gearteten Chemismus, sondern außerdem als die Funktion einer veränderlichen

Größe, des Abstandes der einzelnen Zelle von dem benachbarten Hautzentrum, zu betrachten.

Schon diese doppelte Bedingtheit zeigt, daß die Scheckung eine komplexere Erscheinung ist als jede Form von Einfarbigkeit. Sie ist aber in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht auch weniger einfach, als die primäre Längsstreifung, denn die Lage der Zentren in der Nähe hochdifferenzierter Organe (Auge, Ohr, Schulterblatt, Kreuzbein) weist darauf hin, daß die ortsbestimmende Ursache nicht in autonom-epidermalen, sondern in wesentlich komplizierteren Wachstumsvorgängen gelegen ist. Auch kommen korrelative Beziehungen zu bestimmten Farben und zur linken Körperhälfte, so bei fuchsfarbigem Pferden und bei schwarzen Kaninchenbastarden, in Betracht.

Dieser komplexeren entwicklungsgeschichtlichen Bedingtheit entspricht nicht bloß eine weitgehende individuelle Variabilität schon innerhalb reiner Rassen, sondern es gehen ihr auch zahlreiche vererbungsgeschichtliche Besonderheiten parallel, vor allem eine große Kreuzungsvariabilität schon in  $F_1$ , unklare Zahlenverhältnisse und die augenscheinliche Wirkung der Selektion. Bei keinem andern Rassenmerkmal stößt der Bastardforscher auf so viele Deutungsschwierigkeiten, kein anderes bestätigt in solchem Maße den zweiten Satz der entwicklungsgeschichtlichen Hauptregel!

Der Zeichnung der Vogelfedern liegt offenbar die Wachstumsordnung des Federkeims zugrunde, welcher zweifellos ein bei seiner Entwicklung von den umgebenden Geweben mechanisch wenig beeinflusstes, in hohem Maße autonomes und zwar autonom-epidermales Gebilde darstellt. Immerhin kommen Abhängigkeiten vom Gesamtstoffwechsel und, wie die geschlechtsbestimmte Vererbung bei den Plymouth Rocks und die Erscheinung der Hahnenfedrigkeit beweist, innersekretorische Wirkungen, wenn auch nur als auslösende Faktoren, in Betracht. Auch kann, wie die „Sektorialchimären“ an der Grenze zwischen der Rücken- und Bauchfläche der Fasanen zeigen (S. 231, Fig. 154), die Wachstumsordnung der Epidermis selbst einen gewissen Einfluß auf diejenige des Federkeims haben.

An und für sich kann nun die Wachstumsordnung des Federkeims und damit das Zeichnungsmuster der Einzelfedern sehr verschiedener Natur sein und alle Übergänge von einem einfach-periodischen Rhythmus (bei regelmäßig gebänderten und gesperberten Formen) zu sehr komplizierten Typen zeigen, und entsprechend diesen verschiedenen Abstufungen der Komplexität weisen auch die Erblichkeitsverhältnisse verschiedene Grade der Regelmäßigkeit auf. Die einfache, vom Bankivahuhn übernommene Längsstreifung der Kämpfer stellt ein streng mendelndes, gegenüber der Einfarbigkeit rezessives Merkmal dar (BATESON). Die Sperberzeichnung der Plymouth Rocks, die offenbar gegenüber dem bei Hühnervögeln weitverbreiteten schmalbänderigen,

streng rhythmischen Zeichnungstypus als ein sekundäres Verhältnis zu betrachten ist, erweist sich bekanntlich als ein geschlechtsbegrenztes Merkmal, zeigt aber im übrigen der Erwartung entsprechende Spaltungs- und Zahlenverhältnisse. Dagegen weist der partielle Albinismus der Einzelfedern, der bei den Tauben eine Anfangsstufe der Mosaikscheckung bildet und auf unregelmäßigen Störungen des Wachstumsrhythmus beruhen muß, abnorme Erblichkeitsverhältnisse auf und zeigt, wenn er bei bestimmten Kreuzungen in  $F_1$  auftritt, eine merklich zunehmende Steigerung in  $F_2$  und  $F_3$ , also ähnliche Verhältnisse, wie die Scheckung bei Säugern. In ähnlicher Weise läßt die komplizierte Federnzeichnung der Fasanen bei wiederholten Rückkreuzungen der Bastarde mit einer der Stammformen nicht das Bild einer regelmäßigen Spaltung, sondern eine allmähliche Annäherung an den Typus der letzteren erkennen.

Außer der Zeichnung der Säuger sind noch einige andere Merkmale in ihren örtlichen und allgemeinen Anordnungsverhältnissen durch die Wachstumsordnung der Haut bestimmt. Ihren besonderen Charakter erhalten diese Merkmale aber durch spezielle Differenzierungsprozesse, welche ihrerseits je nach der Form des betreffenden Gebildes und nach der Zahl der beteiligten Gewebe einfach oder komplex und je nach der korrelativen Abhängigkeit von benachbarten Organanlagen in verschiedenem Grade autonom oder gebunden sein können.

Unter anderem gehören die gewöhnlichen Kammformen der Hühner, besonders der „einfache“ Kamm und der aus drei Tuberkelreihen bestehende Erbsenkamm, zu den längs- und parallelgerichteten Hautdifferenzierungen, die in bezug auf die örtlichen und Anordnungsverhältnisse zweifellos auf die nämliche primäre, sehr früh fixierte Wachstumsordnung der Epidermis zurückzuführen sind, welche der reihenförmigen Anordnung der Federn und „Leithaare“ und der Längsstreifung zugrunde liegt. Im übrigen sind speziell die genannten Kammformen Hautwucherungen von verhältnismäßig sehr einfacher Organisation und Entwicklung und zwar sowohl bezüglich der ektodermalen als auch der mesenchymatischen Bestandteile. Beim Rosenkamm, bei welchem die reihenförmige Anordnung der Teile nur noch selten und andeutungsweise hervortritt, ist der Aufbau und daher auch die Entwicklung erheblich komplizierter, und beim V-Kamm der Polen und Houdans treten stärkere Beziehungen zu der Umgebung, insbesondere zur Beschaffenheit von Schnabelgrund und Nasenlöchern hervor.

Entsprechend diesen drei Graden der Komplexität ergeben sich bei Kreuzung: Einfacher Kamm  $\times$  Erbsenkamm und: Einfacher Kamm  $\times$  Rosenkamm zwar nicht immer deutliche Dominanz-, wohl

aber ziemlich reine Zahlenverhältnisse. Bei der Verbindung Erbsenkamm  $\times$  Rosenkamm erscheint in  $F_1$  ein Intermediärtypus von großer Kreuzungsvariabilität, der sogenannte Walnußkamm, aber auch hier können die Zahlenverhältnisse noch ohne besondere Schwierigkeit gedeutet werden<sup>1)</sup>. Anders liegt die Sache beim V-Kamm. Dieser zeigt eine große Eigenvariabilität und bei der Verbindung mit den einfacheren Kammformen tritt in  $F_1$  ein neuer Typus, der Y- oder Spaltkamm, auf. Dabei herrscht in  $F_1$  und  $F_2$  eine große Kreuzungsvariabilität und in  $F_2$  kehrt der reine V-Kamm bei einer zu geringen Zahl von Individuen wieder. Auch bei den Kämmen bewähren sich also die beiden Sätze der Hauptregel.

Von großem Interesse ist der Vergleich mit den entwicklungs- geschichtlichen und Erblichkeitsverhältnissen eines unmittelbar benachbarten Organs, nämlich der Nasenlöcher, die bei Polen und Houdans in Korrelation mit dem V-Kamm eine sehr „hohe Form“ besitzen. Auf den ersten Anblick könnte es scheinen, als ob hier eine einfache, durchaus lokale und autonome Entwicklungshemmung, nämlich die Unterdrückung einer Hautfalte, vorliegt und daß also hier ein wesentlich einfacherer Mechanismus wirksam ist, als bei der Entstehung und verschieden gerichteten Differenzierung der Kämmе.

Aber das Verhältnis ist gerade umgekehrt. Denn es kann gezeigt werden, daß bei der „hohen Form“ der Nasenlöcher die Entwicklungshemmung der Nasenfalten, welche normalerweise die Nasenlöcher bis auf einen horizontalen Schlitz verschließen, durch Entwicklungsstörungen eines ausgedehnteren Komplexes von Skelett- und anderen Mesenchymbildungen und durch deren noch weiter zurückliegende Ursachen bedingt ist. Im Zusammenhang damit dürften aber die große Eigenvariabilität, die bedeutende Variabilität in  $F_1$  und  $F_2$  und die unübersichtlichen Zahlenverhältnisse stehen, welche bei Kreuzungen zutage treten.

Schon die bisherigen Gegenüberstellungen lassen eine weitere Regelmäßigkeit speziellerer Natur hervortreten, welche für solche Merkmale gilt, die im wesentlichen auf Wachstumsvorgängen beruhen. Diese Regel lautet: Merkmale, welchen autonome, und zwar rhythmische oder sonstwie einfachere Wachstumsverhältnisse der Epidermis zugrunde liegen, weisen übersichtliche, Merkmale, bei deren Entstehung mehrere mesenchymatische Formationen eine bestimmende oder stärker komplizierende Rolle spielen, weisen im allgemeinen unklare Dominanz- und Spaltungsverhältnisse auf (Epidermis-Mesenchymregel).

<sup>1)</sup> Daß der Walnußkamm eine Art Zwischenstellung zwischen komplex-verursachten und „zusammengesetzten“ Merkmalen im BATESONSchen Sinne darstellt, wurde schon oben (S. 279) erwähnt.

Hierfür lassen sich zahlreiche Beispiele anführen. So zeigen der Angorismus der Kaninchen und wahrscheinlich der Katzen, ferner die gekräuselte Haarform des Menschen und die eingekrümmte, scheinbar zurückgekämmte Federnform des Strupphuhns — welche beide auf einem abnorm gerichteten Wachstum des epithelialen Keims (die erstere gleichzeitig auf einer exzessiven Entwicklung der Spiraltendenz) beruhen —, die zerschlissene Federnform des Seidenhuhns und endlich der geschichtete Star der Augenlinse, welchem Wachstumsstörungen einzelner Linsenlamellen zugrunde liegen, im ganzen MENDELSche, z. T. sogar besonders klare Erblichkeitsverhältnisse. Nur bei einigen Abweichungen des Haarkleides kommen stärkere Abweichungen im Vererbungsverlauf vor, es läßt sich aber nachweisen, daß ihnen komplexere Ursachen zugrunde liegen. So wurden beim Angorismus der Meerschweinchen, der nach den Erfahrungen der Züchter in hohem Maße von Ernährungszuständen abhängig ist, Unregelmäßigkeiten beobachtet und auf unreine Spaltungen zurückgeführt. Auch die erbliche Haarlosigkeit, bei welcher eine Kombination von Entwicklungshemmungen und Hyperplasien vorliegen dürfte, läßt, wenigstens beim Menschen, klare MENDELSche Verhältnisse vermissen. Die rosettenförmige Haaranordnung der Meerschweinchen endlich, welche in der symmetrischen Anordnung der Wirbel eine ähnliche örtliche Bedingtheit komplexer Art aufweist, wie die Scheckzeichnung, zeigt, ganz wie diese, Unregelmäßigkeiten in der Vererbung, insbesondere auch in manchen Fällen eine zunehmende Abschwächung bei wiederholten Rückkreuzungen.

Den Merkmalen autonom-epithelialen Ursprungs stehen als Ganzes genommen die vorwiegend mesenchymatischen, das Wachstum und die Form des Organismus und seiner Hauptorgane wesentlich mitbestimmenden Bildungen gegenüber. Auch innerhalb dieser Gruppe sind natürlich Abstufungen jeden Grades vorhanden.

Ich will hier nur einige Verhältnisse herausgreifen. Verschiedenheiten in der Körpergröße treten uns bei den Tieren als Ernährungsmodifikationen, als erbliche Geschlechts- oder Rassenmerkmale oder als Anomalien pathologischer Art entgegen. Im allgemeinen sind sämtliche Organe und Gewebe in gleicher Weise an diesem verschiedenen Wachstum beteiligt und dementsprechend zeigen die einzelnen Größenabstufungen im großen ganzen ähnliche Formen und Proportionen.

Was die entwicklungsgeschichtlichen Ursachen der Größenunterschiede der Tiere anbelangt, so beruhen sie, soweit bekannt, im allgemeinen auf ungleicher Vermehrungstätigkeit der Zellen bei konstanter Zell- und Kerngröße. Auch regulierende Faktoren in Gestalt von Hormonen spielen zweifellos eine wichtige Rolle, auf alle Fälle aber sind sehr komplexe Mechanismen und Stoffwechselbeziehungen wirksam.

Hand in Hand damit gehen die verwickelten und unübersichtlichen Erblchkeitsverhältnisse. Speziell beim Menschen lassen nur die extremen Größenstufen eine gewisse Regelmäßigkeit erkennen, insofern eine hochgewachsene, hagere Natur im allgemeinen ein ausgesprochen dominantes Merkmal zu sein scheint. Auf der Minusseite liegende Abweichungen in Form eines extrem niedrigen, wenn auch noch nicht zwerghaften Wuchses kehren ebenfalls in mehreren Generationen wieder, während da, wo Mittelformen in Betracht kommen, ganz ähnlich wie bei Pflanzen (*Pisum*), die Übertragungsverhältnisse unregelmäßig und unübersichtlich werden.

Auch bei den auf einzelne Organe beschränkten Wachstumsunterschieden stößt der Erblchkeitsforscher auf unklare Bilder. So haben CASTLES Untersuchungen über die Ohrlänge der Kaninchen zu Ergebnissen geführt, die als ein Hauptbeweismittel gegen die Allgemeingültigkeit der MENDELSchen Regeln betrachtet werden konnten.

Nur da, wo sich innerhalb des Rahmens der normalen Größenschwankungen Variationen ganz bestimmter Art und vermutlich ganz bestimmter Herkunft herausheben, wo also offenbar die Größenunterschiede durch Abänderungen eines ganz speziellen Entwicklungsmittels bedingt sind, zeigt sich in der Übertragungsweise eine größere Klarheit. So beruht z. B. die Kurzgliedrigkeit, Achondroplasia oder Mikromelie des Menschen darauf, daß in den Epiphysen der langen Röhrenknochen der Arme und Beine die charakteristischen, säulenförmig angeordneten Knorpelzellen fehlen, so daß der kleinzellige, allseitig wachsende Knorpel am Epiphysenende unmittelbar an die Spongiosa stößt (S. 34, Fig. 19). Die als Entwicklungshemmung sich darstellende Anomalie erstreckt sich also ausschließlich auf die endochondrale Ossifikation, während die perichondrale Knochenbildung normal verläuft. Auch werden nur ganz bestimmte Teile des Skeletts betroffen, in erster Linie die langen Röhrenknochen der Arme und Beine, vielfach auch die vierten Metakarpen und Metatarsen, die knorpelig präformierte Schädelbasis und die Wirbelbögen (nicht aber die Wirbelkörper)<sup>1</sup>).

Es handelt sich hier also um eine spezielle, auf ein ganz bestimmtes Bildungsgewebe lokalisierte Entwicklungsstörung, die vermutlich auf einen enger begrenzten Ursachenkomplex und zwar wahrscheinlich auf Unregelmäßigkeiten innersekretorischer Art zurückzuführen ist, sei es, daß eine Minderwertigkeit der Hypophyse oder daß Hypergenitalismus die unmittelbare Ursache ist. Wohl werden gleichzeitig auch andere Anomalien beobachtet, so Mißbildungen der Extremitäten und Entwicklungshemmungen verschiedener Art (z. B.

<sup>1</sup>) Vgl. hierzu JUL. BAUER (s. oben S. 9), S. 235ff., wo auch die vollständige Literatur betreffend hereditäres Vorkommen zusammengestellt ist (S. 241f.).

Wolfsrachen, offener Ductus Botalli, Uterus bicornis u. a.), aber es scheint sich hier weniger um wirkliche Korrelationen regelmäßiger Natur zu handeln, als darum, daß die als Achondroplasie sich äußernde Keimesvariation besonders leicht auf dem Boden eines allgemeinen Status degenerativus zur Entfaltung kommt.

Mit diesem spezialisierten Entwicklungsgeschehen und der relativen Selbständigkeit und Abgegrenztheit des Erscheinungskomplexes<sup>1)</sup> dürfte es nun, wie ich glaube, zusammenhängen, daß sich diese Anomalie wenigstens in einigen Familien als eine ausgesprochen mendelnde, dominante Eigenschaft verhält.

Ähnlich wie für die Größe, läßt sich auch für die Formverhältnisse der Organe zeigen, daß die vorwiegende Beteiligung mesenchymatischer Gewebsformationen und die damit verbundene Komplexität der Entwicklungsmittel und korrelativen Beziehungen Hand in Hand zu gehen pflegt mit unübersichtlichen Erblichkeitserscheinungen, daß aber dann, wenn anomale Wirkungen spezieller Art durch ganz bestimmte Mittel hervorgerufen werden, der Vererbungsgang mehr den MENDELSchen Erwartungen entspricht.

Die Größe und besonders die Form der menschlichen Nase ist z. B. eine außerordentlich komplexe Eigenschaft, denn es wirken bei der Entwicklung dieses Organs die besondern Wachstumsverhältnisse der Stirn-, Nasen- und Jochbeine, der Stirnfortsätze der Oberkiefer und des knorpeligen Stützgerüsts zusammen, auch können wechselnde Fettauflagerungen auf Nasenwurzel und Nasenrücken dazu kommen. Dementsprechend finden wir hier sehr unregelmäßige Erblichkeitsverhältnisse, so daß in Familien, in welchen gleichzeitig mit der langen Gesichtsform eine langgestreckte, schmale Nase vererbt wird, u. a. der Nasenrücken und die Nasenspitze sehr variabel sein können.

Außer diesen mehr normalen Schwankungen und neben ihnen kommt nun aber eine exzessive Nasenform besonderer Art als erbliche Anomalie vor. Sie bildet zusammen mit Dicklippigkeit und übermäßiger Kinnentwicklung (Prognathismus inferior) den bekannten Habsburger Familientypus, dessen Hauptzüge vermutlich durch eine Abänderung der Hypophysenfunktion bedingt sind. Dieser Familientypus stellt aber ein dominantes mendelndes Merkmal mit sehr regelmäßiger Übertragungsweise dar.

<sup>1)</sup> Nach einigen Angaben scheint die Mikromelie auf den ersten Anblick doch nicht so scharf gegen andere Anomalien abgegrenzt zu sein, wie es aus den meisten Darstellungen hervorgeht. So werden (vgl. S. 33, Anm. 5) Übergänge zur physiologischen auf hypergenitaler Körperverfassung, allgemeiner Frühreife und frühzeitiger Synostosierung beruhenden Kurzgliedrigkeit speziell der Südländer und vieler Frauen angegeben und als Chondrohypoplasie beschrieben (F. RAVENNA, Nouvelle Iconographie de la Salpêtrière, 26, 1913). Doch ist es keineswegs sicher, daß alle diese verschiedenen Formen der Kurzgliedrigkeit ätiologisch tatsächlich zusammengehören (vgl. J. BAUER, S. 243).

Auch die außerordentlich stark entwickelte, schon auf altassyrischen Denkmälern dargestellte „Hettiternase“, die heute noch bei Armeniern, Syrern und Israeliten weit verbreitet ist und in ähnlicher Form auch bei Afghanen und Belutschen vorkommt<sup>1)</sup>, scheint, worauf die Unabhängigkeit von der Gesichtsform hinweist<sup>2)</sup>, eine in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht verhältnismäßig autonome Bildung zu sein, die möglicherweise unter ganz bestimmten innersekretorischen Einflüssen steht. Ihre durch Jahrtausende hindurch trotz vielfacher Rassenmischung bewährte Vererbungskraft dürfte damit zusammenhängen.

Fast noch deutlicher treten alle diese Beziehungen, besonders der Gegensatz zwischen korrelativ gebundener und autonomer, durch spezielle Ursachen bedingter Entwicklung, bei den erblichen Anomalien der Extremitäten hervor. Über die Ursachen dieser Mißbildungen ist, wie wir sahen, speziell auf menschlich-pathologischem Gebiet wenig bekannt. Die Annahme eines amniogenen Ursprungs stößt auf große Schwierigkeiten, und man wird wohl eher sagen können, daß bei der Polydaktylie das bei niederen Tieren weitverbreitete vegetative Zweiteilungsvermögen vielzelliger Gebilde nachklingt, daß bei der Hyperphalangie des Daumens spezielle atavistische Verhältnisse und bei der Syndaktylie (Verbindung der Finger und Zehen durch Hautfalten) ein ungleichmäßiges, nicht-abgestimmtes Wachstum des skelettogenen und des nichtskelettogenen Gewebes in Betracht kommen. Auf alle Fälle spricht schon das gleichzeitige Auftreten mit anderen Anomalien gegen eine einseitige Bestimmtheit, und auch die beträchtliche Variabilität der Polydaktylie und Syndaktylie der Hühner und Tauben ist wohl in der gleichen Weise zu deuten. Durchweg finden wir denn auch unregelmäßige, sehr schwer zu erklärende Erblichkeitsverhältnisse, wie dies aus menschlichen Stammbäumen hervorgeht und von DAVENPORT auch für Hühner beschrieben worden ist.

Einen auffallenden Gegensatz bildet die Brachydaktylie oder Hypophalangie des Menschen, bei welcher die Finger und Zehen II—V statt drei nur zwei Glieder besitzen. Hier handelt es sich um eine Entwicklungshemmung, welche die in einer streng geregelten Wachstumsordnung fortschreitende Gliederung der sogenannten Vorknorpelplatte des Extremitätenskelettes betrifft und in eine ganz bestimmte Phase der Wachstums- und Differenzierungsfolge eingreift. Wir haben hier also den Fall vor uns, daß eine normalerweise genau fixierte, zweifellos in hohem Grade autonome Wachstumsordnung nicht einer epidermalen Anlage, sondern eines mesenchymatischen Bildungsgewebes alteriert ist und zwar offenbar auf Grund einer bestimmten, in ihr selbst gelegenen Ursache, worauf auch der Umstand hinweist, daß Korrelationen mit anderen Anomalien nicht oder jedenfalls nicht regelmäßig vorkommen. Andererseits kann aber für die Brachy-

<sup>1)</sup> Vgl. H. H. RISLEY, Gen. Rep. Census of India (1901). Lond. 1904.

<sup>2)</sup> Vgl. v. LUSCHANS Photographie eines kurzgesichtigen Armeniers in „Kriegsgefangene. Berl. (Reimer) 1916“, S. 23, Fig. 51.

daktylie gezeigt werden, daß sie gegenüber dem normalen Zustand ein ausgesprochen mendelndes und zwar dominierendes Merkmal darstellt, welches sich in sehr konstanter Form (meist auf beiden Seiten und bei sämtlichen Fingern und Zehen) überträgt und sehr genaue Zahlenverhältnisse liefert, also in dieser Hinsicht in starkem Gegensatz zu den anderen Anomalien der Extremitäten steht.

Unser Teilgebiet ist erst seit kurzem und von wenigen Seiten her in systematischer Weise in Angriff genommen worden, und so kann es nicht wundernehmen, daß gegenüber dem Regelmäßigen, das bereits in schärferen Umrissen hervorzutreten beginnt, eine Reihe von Beobachtungen aufgezählt werden kann, die beim jetzigen Stande unserer Kenntnisse mit unserer Hauptregel nicht in Einklang gebracht werden können. Auf zwei Gruppen von Ergebnissen möchte ich hier noch eingehen.

Da die echten Pigmentfarben der Tiere, die Blütenfarben der Pflanzen und ebenso — bis auf eine von CORRENS mitgeteilte Ausnahme — der Stärke- und Zuckergehalt des Maises in besonders genauer Weise den MENDELSchen Regeln folgen, so erhebt sich die Frage, ob auch andere vorwiegend im Chemismus des Körpers begründete Eigenschaften, insbesondere solche, die in sämtlichen Einzelzellen ihren Sitz haben, dieses hohe Maß von Regelmäßigkeit zeigen. Würde dies tatsächlich zutreffen und würde es andererseits erlaubt sein, solche Eigenschaften im Gegensatz zu anderen, besonders morphologischen Eigenschaften als „verhältnismäßig einfach-verursacht“ anzusehen, so würde unsere Hauptregel eine besonders schöne Bestätigung erhalten.

Nun gibt es aber speziell auf botanischem Gebiete eine ganze Reihe von Eigenschaften rein chemischer Natur, die je nach den benutzten Spezies oder Rassen bald klare Erbliehkeitsverhältnisse, bald Abweichungen verschiedener Art zeigen.

So ist der Chlorophyllmangel (Albinismus) pflanzlicher Keimlinge wohl sicher als eine rein chemische Eigenschaft zu betrachten, auch liefert er in der Tat, wenigstens bei Gerste und Roggen, reine Dominanz- und Zahlenverhältnisse (NILSSON-EHLE<sup>1)</sup>. Dasselbe trifft beim Mais bei einigen Kreuzungen zu, bei anderen jedoch wurden Unregelmäßigkeiten beobachtet (EMERSON<sup>2)</sup>.

Eine rein chemische Eigenschaft ist ferner nach KIRCHNER<sup>3)</sup> die Immunität gegen Brand und Rost, und zwar beruht vermutlich der Unterschied zwischen stark anfälligen und resistenten Rassen darauf, daß erstere mehr Zucker und andere pilzanlockende Sub-

<sup>1)</sup> Zeitschr. Ind. Abst., 9, 1913.

<sup>2)</sup> 25. Ann. Rep. Nebr. Exp. Stat. 1912.

<sup>3)</sup> Frühlings Ldw. Zeit., 65, 1916.

stanzen, letztere eine verhältnismäßig größere Menge von Säuren bilden. Auch hier sind bald reine Spaltungen (BIFFEN)<sup>1)</sup>, bald verwickelte, auf polymere Anlagen zurückführbare Verhältnisse beobachtet worden (NILSSON-EHLE)<sup>2)</sup>.

Vermutlich ist auch die Kältefestigkeit eine chemische Plasma-Eigenschaft. Hier wiederholt sich der gleiche Widerspruch, indem bei *Mirabilis* reine Spaltungen (CORRENS)<sup>3)</sup>, beim Weizen eine hochgradige Kreuzungsvariabilität, die z. T. sogar über die Grenzen der Eltern hinausgeht, gefunden wurde (NILSSON-EHLE)<sup>4)</sup>.

Es muß vorläufig dahingestellt bleiben, ob hier wirkliche Ausnahmen von unserer Hauptregel vorliegen, und zwar ist um so mehr eine Zurückhaltung nötig, als uns bei chemisch-physiologischen Vorgängen noch mehr als bei morphogenetischen zurzeit noch ein wirklicher Maßstab für die Beurteilung des Grades der Einfachheit oder Komplexität fehlt und manche „einfach“ erscheinende Eigenschaften einen sehr verwickelten Chemismus zur Voraussetzung haben mögen.

Noch eine zweite Gruppe von Beobachtungen soll hier besprochen werden.

Durch „einfache“ Mittel und — sehr frühzeitig — in endgültiger Weise bestimmt scheinen besonders gewisse Fälle von Asymmetrie zu sein. In der Tat stellt speziell die Asymmetrie der Schnecken (*Crepidula*) einen der wenigen Fälle dar, in welchen bisher eine äußere Eigenschaft eines höheren Organismus auf das Verhalten der Eizelle selbst und zwar auf eine schon bei der ersten Furchung sich äußernde Asymmetrie zurückgeführt werden kann. Die Erblichkeitsverhältnisse der beiden Windungsformen der Schneckenschale, der Rechts- und Linkswindung, sind aber zurzeit noch völlig unübersichtlich, wenn auch das gehäufte Vorkommen linksgewundener Exemplare von *Helix aspera*, *nemoralis* u. a. es wahrscheinlich macht, daß die Linkswindung tatsächlich einen erblichen Charakter darstellt. Im ganzen liegen hier jedenfalls Beobachtungen vor, die bisher mit unserer Hauptregel nicht in Einklang gebracht werden können.

Trotz solcher Ausnahmen scheint mir die Meinung berechtigt zu sein, daß die in unseren zwei Hauptsätzen zusammengefaßten Beziehungen zwischen Entwicklungs- und Vererbungsgeschichte wirklich als Regelmäßigkeiten aufzufassen sind, und daß es eine sehr dankbare Aufgabe sein wird, die entwicklungsgeschichtlichen Methoden nach dieser Richtung hin weiter anzuwenden und auszubauen.

<sup>1)</sup> J. agric. sci., II, 1907.

<sup>2)</sup> Kreuzungsunters. II. Lund 1911.

<sup>3)</sup> Zeitschr. Ind. Abst., 10, 1913.

<sup>4)</sup> Fruwirths Ztschr. Pflanzenzücht., 1, 1912.

Welcher Art im übrigen die Zusammenhänge zwischen der Zahl, Komplexität und Selbständigkeit der entwicklungsgeschichtlichen Ursachen einerseits und den Spaltungsercheinungen andererseits sind, ist eine andere Frage, auf die ich noch mit wenigen Worten eingehen möchte. Man kann vor allem zwei Erklärungshypothesen aufstellen.

1. Wenn wir uns die Entstehung einer Außeneigenschaft durch alle Zwischeneigenschaften und Zwischenprozesse hindurch oder, morphologisch ausgedrückt, längs bestimmter Zelllinien zurückverfolgt denken bis auf eine Eigenschaft der befruchteten oder unbefruchteten Eizelle, so wird auch dann, wenn jene Eigenschaft in ihren wesentlichen Zügen als Funktion einer ganz bestimmten „Seite“ der Keimesbeschaffenheit dargestellt werden könnte<sup>1)</sup> und ihre Entwicklung der Hauptsache nach als autonom zu betrachten ist, dennoch fast immer eine stärkere oder geringere Interferenz benachbarter Zelllinien und der in ihnen wirksamen Entwicklungsmittel anzunehmen sein. Die Entwicklung der betreffenden Eigenschaft wird also in der Regel außer durch die wesentlichen Ursachen, die Konditionalfaktoren PLATES, auch durch Entwicklungsursachen und Entwicklungsvorgänge beeinflusst sein, die im Sinne einiger Forscher als „innere Bedingungen“ wirksam sind und z. T. sich mit den Qualitätsfaktoren oder Transmutatoren PLATES und mit den Modifikationsfaktoren JOHANNSENS decken.

Erbliche Abänderungen dieser interferierenden Faktoren können, wenn sie stark genug sind, sichtbare Abänderungen der ins Auge gefaßten Eigenschaft hervorrufen, und, wenn diese Faktoren ihrerseits der Spaltungs- und Unabhängigkeitsregel folgen, so werden bei den Bastarden, so sehr auch die Spaltungsercheinungen des wesentlichen Faktors das Gesamtbild beherrschen mögen, mehr oder weniger deutlich die Anzeichen eines versteckten Polyhybridismus, also Variabilität und komplizierte Zahlenverhältnisse, hervortreten.

Diese Auffassung würde sich im allgemeinen mit derjenigen JOHANNSENS decken, insofern dieser sagt<sup>2)</sup>: „Seitdem es klar geworden ist, daß ‚Merkmale‘ nicht je einem einzelnen Faktor entsprechen, sondern Reaktionen des gesamten Genotypus oder eines ganzen Genenkomplexes sind, ist es selbstverständlich, daß nur in besonders einfachen günstigen ‚Schulbeispielen‘ eine einfache Spaltung idealer Art erfolgt.“ An anderer Stelle<sup>3)</sup>, wo er von den „Eigenschaften“ als komplizierten Erscheinungen spricht, hebt JOHANNSEN noch ausdrücklich hervor, daß diese Komplizität — bei welcher in gegebenen Konstitutionen aller-

<sup>1)</sup> Z. B. der Albinismus als Wirkung eines bestimmt gearteten Plasmastoffwechsels, die Körperasymmetrie als Wirkung einer bei der ersten Eiteilung zutage tretenden asymmetrischen Struktur der Plasmamoleküle.

<sup>2)</sup> Elemente, 2. Aufl., S. 613.

<sup>3)</sup> Ebenda, S. 564.

dings von mehr oder weniger „wesentlichen“ Faktoren gesprochen werden könne — offenbar eine Reihe von Erscheinungen bedinge, die als Perturbationen der einfachen schematischen Dominanzverhältnisse und dergl. auftreten. Setzt man in diesen Ausführungen JOHANNSENS statt der unsichtbaren „Faktoren“ oder „Gene“ die den Außeneigenschaften nächststehenden, deskriptiv und experimentell analysierbaren entwicklungsgeschichtlichen Ursachen ein, so würden sie sich inhaltlich mit unserer ersten Erklärungshypothese decken.

In der Tat können die Kreuzungsvariabilität und manche Zahlenverhältnisse in dieser Weise als unmittelbare Folge der Komplexität der Eigenschaften aufgefaßt werden, indessen ist ein wirklicher Beweis dafür, daß direkt Zusammenhänge dieser Art bestehen, bisher nur in den wenigsten Fällen erbracht worden und beim jetzigen Stand unserer Kenntnisse auch schwer zu erbringen.

2. Eine andere Möglichkeit, die in den beiden Hauptregeln ausgedrückten Zusammenhänge zwischen Entwicklung und Vererbung zu erklären, gewährt die Hypothese, daß infolge gegenseitiger „Befleckung“ der in den Zygoten und embryonalen Keimzellen miteinander verbundenen elterlichen Keimplasmen die Gameten sich unrein spalten und daß auf diese Weise die Erscheinungen der Kreuzungsvariabilität und die unregelmäßigen Zahlenverhältnisse zustande kommen. Nun ist es aber klar, daß bei einer Außeneigenschaft eine unreine Spaltung um so eher vorkommen wird, je zahlreicher die Eigenschaften oder „Seiten“ des Keimplasmas sind, die bei der Entwicklung jener Außeneigenschaft in Betracht kommen, d. h. je komplexer deren Ursachen sind. Denn wie man sich auch die „Spaltung“ der Anlagen morphologisch-physiologisch auszudenken versucht, ob man dabei die Chromosomenreduktion oder einen anderen Vorgang<sup>1)</sup> im Auge hat, auf keinen Fall wird man die grobe Auffassung vertreten dürfen, daß die beiden in der Zygote verbundenen elterlichen Keimplasmen bei diesem Vorgang glatt und in allen Teilen unverändert voneinander abgehoben werden, wie zwei aufeinanderliegende verschiedenfarbige Glasplatten. Wenigstens einige „Seiten“ der beiden Keimplasmen, und seien es auch nur solche, die bei der Entwicklung der betreffenden Eigenschaft eine weniger wichtige Rolle spielen, werden sich gegenseitig beeinflusst oder „befleckt“ haben. Je größer aber die Zahl der die Entwicklung einer Eigenschaft bestimmenden Plasmaqualitäten überhaupt ist und je mehr von ihnen bei der Spaltung verunreinigt werden, um so deutlicher wird dies in Unregelmäßigkeiten der Vererbung hervortreten, d. h. also, je komplexer die entwicklungsgeschichtlichen Ursachen sind, um so unübersichtlicher sind die Erblichkeitsverhältnisse.

<sup>1)</sup> Allg. Vererbungsl., 33. Kap.

Ich weiß nun wohl, daß sich zahlreiche, besonders botanische Forscher gegenüber der Annahme einer Unreinheit der Gameten durchaus ablehnend verhalten. BAUR sagt: „Eine unreine Spaltung kennen wir also nicht“, und JOHANNSEN nennt die Frage nach der reinen und unreinen Abspaltung eine Kinderkrankheit des Mendelismus. An anderer Stelle<sup>1)</sup> gibt JOHANNSEN allerdings selbst zu, daß das unveränderte Auftreten der Gene bei den Spaltungen und Rekombinationen der Genotypen das normale Verhalten darstellt, daß es aber nicht undenkbar sei, daß die Gene gelegentlich, ähnlich wie chemische Gebilde, diskontinuierlich modifiziert werden können (z. B. „Teile“ verlieren oder neue anknüpfen oder vielleicht etwa isomer geändert werden). In dem Zusammenhang, in welchem dieser zweite Satz steht, kann es wohl kaum zweifelhaft sein, daß JOHANNSEN an die Möglichkeit denkt, daß gerade auch bei Spaltungen derartige Dinge sich zutragen.

Der Zoologe, dem die Umstimmungen der Zellen bei Regenerationsprozessen, die feinen Reaktionen der Organe, Gewebe und Zellen bei Stoffwechselschwankungen und nervösen Einwirkungen und vor allem das verwickelte System von innersekretorischen Beziehungen geläufig ist, wird sich auf diesem Gebiete schwer zu apodiktischen Urteilen entschließen können. Und wenn, wie TOWERS und andere Versuche lehren, die Keimzellen selbst durch äußere Faktoren unter Vermittlung des Stoffwechsels erblich beeinflusst werden können und demnach ihre Abgeschlossenheit gegenüber dem Soma sicher nicht so groß ist, wie es von WEISMANN in seinen ersten Arbeiten angenommen worden ist, so ist nicht einzusehen, warum nicht auch zwei nebeneinander in der Keimzelle eingeschlossene Gonomeren sich direkt oder indirekt durch Vermittlung des Kernzellplasma-Stoffwechsels beeinflussen können. Eine theoretische Schwierigkeit besteht hier um so weniger, wofern die Pluripotenzhypothese (Kap. 25) richtig ist und also derjenige Zustand, der von einem Gonomer dem anderen übermittelt wird, in letzterem wirklich schon immer als Potenz enthalten sein wird.

Im ganzen glaube ich daher, daß die innere Wahrscheinlichkeit der beiden Hypothesen, nämlich der stark erweiterten Annahme eines Polymerismus und Polyhybridismus und der Annahme einer unreinen Spaltung, zurzeit mindestens gleich groß ist. Da aber die heutigen Methoden der Experimentalforschung, wie sich immer deutlicher herausstellt, bezüglich der Heraushebung und Isolierung der Faktoren sehr nahe an die Grenzen ihrer Leistungsfähigkeit gelangt sind, so müssen andere Wege eingeschlagen werden, um in allen diesen Verhältnissen größere Klarheit zu erlangen.

<sup>1)</sup> A. a. O., S. 607.

Ich denke aber, daß gerade der systematische Ausbau der entwicklungsgeschichtlichen Eigenschaftsanalyse und die zunehmende Kenntnis der relativen Komplexität der einzelnen Rassenmerkmale uns nicht bloß die Mittel an die Hand gibt, die Regelmäßigkeiten in den Beziehungen zwischen Entwicklungsursachen und Vererbungsweise eingehender zu verfolgen, sondern auch die Entscheidung darüber ermöglichen wird, welche der beiden Ergänzungshypothesen des Mendelismus an und für sich besser begründet ist und welche von ihnen die speziellen Beziehungen zwischen Entwicklung und Vererbung besser erklärt.

## 24. Kapitel.

### Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse, Konstitutionslehre und Völkerkunde.

Im Anschluß an diese vererbungstheoretisch-entwicklungsgeschichtlichen Betrachtungen soll hier nochmals auf die schon im einleitenden Kapitel erwähnten Beziehungen zwischen entwicklungsgeschichtlicher Eigenschaftsanalyse und Konstitutionslehre<sup>1)</sup> eingegangen werden, insbesondere auf die Frage, ob nicht nur bei angeborenen und erblichen Anomalien, sondern auch bei durchweg oder teilweise konstitutionell bedingten Krankheiten durch die entwicklungsgeschichtliche Analyse neue Gesichtspunkte gewonnen werden können und ob für solche Krankheiten ebenfalls die entwicklungsgeschichtliche Vererbungsregel gilt.

Diese Fragen liegen besonders nahe, wenn man die Krankheit als eine ihrem Charakter nach durch die Konstitution bestimmte Reaktion auffaßt<sup>2)</sup> und sich dabei erinnert, daß von vielen Biologen die erblichen Eigenschaften ebenfalls als Reaktionen (E. BAUR, JOHANNSEN) oder Reaktionsnormen (WOLTERECK) bezeichnet werden, eine Ausdrucksweise, die freilich nur innerhalb gewisser Grenzen wirklich bequem und nutzbringend ist.

Im Hinblick auf unsere beiden Fragen ist es vor allem wichtig, daß bei der Entstehung der Krankheiten in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle eine Multiplizität der ätiologischen Faktoren im Spiele ist<sup>3)</sup>. Unter diesen sind einerseits unerläßliche, obligate, andererseits entbehrliche, substituierbare zu unterscheiden. So<sup>4)</sup>

<sup>1)</sup> Vgl. besonders F. MARTIUS, Konstitution und Vererbung. B. 1914. JUL. BAUER, Die konstitutionelle Disposition zu inneren Krankheiten. B. 1917.

<sup>2)</sup> MARTIUS, S. 37, 56.

<sup>3)</sup> J. BAUER, S. 1.

<sup>4)</sup> Die Beispiele sind dem BAUERSchen Buche entnommen.