

**Vererbungen und Entwicklung : biologische Darlegungen über die Träger und Gesetze der Vererbung und Stammesgeschichte der Organismen unter besonderer Berücksichtigung des Menschen / von Hermann Muckermann.**

**Contributors**

Muckermann, Hermann, 1877-1962.

**Publication/Creation**

Berlin : Ferd. Dümmler, 1937.

**Persistent URL**

<https://wellcomecollection.org/works/wmu7c6zz>

**License and attribution**

You have permission to make copies of this work under a Creative Commons, Attribution, Non-commercial license.

Non-commercial use includes private study, academic research, teaching, and other activities that are not primarily intended for, or directed towards, commercial advantage or private monetary compensation. See the Legal Code for further information.

Image source should be attributed as specified in the full catalogue record. If no source is given the image should be attributed to Wellcome Collection.

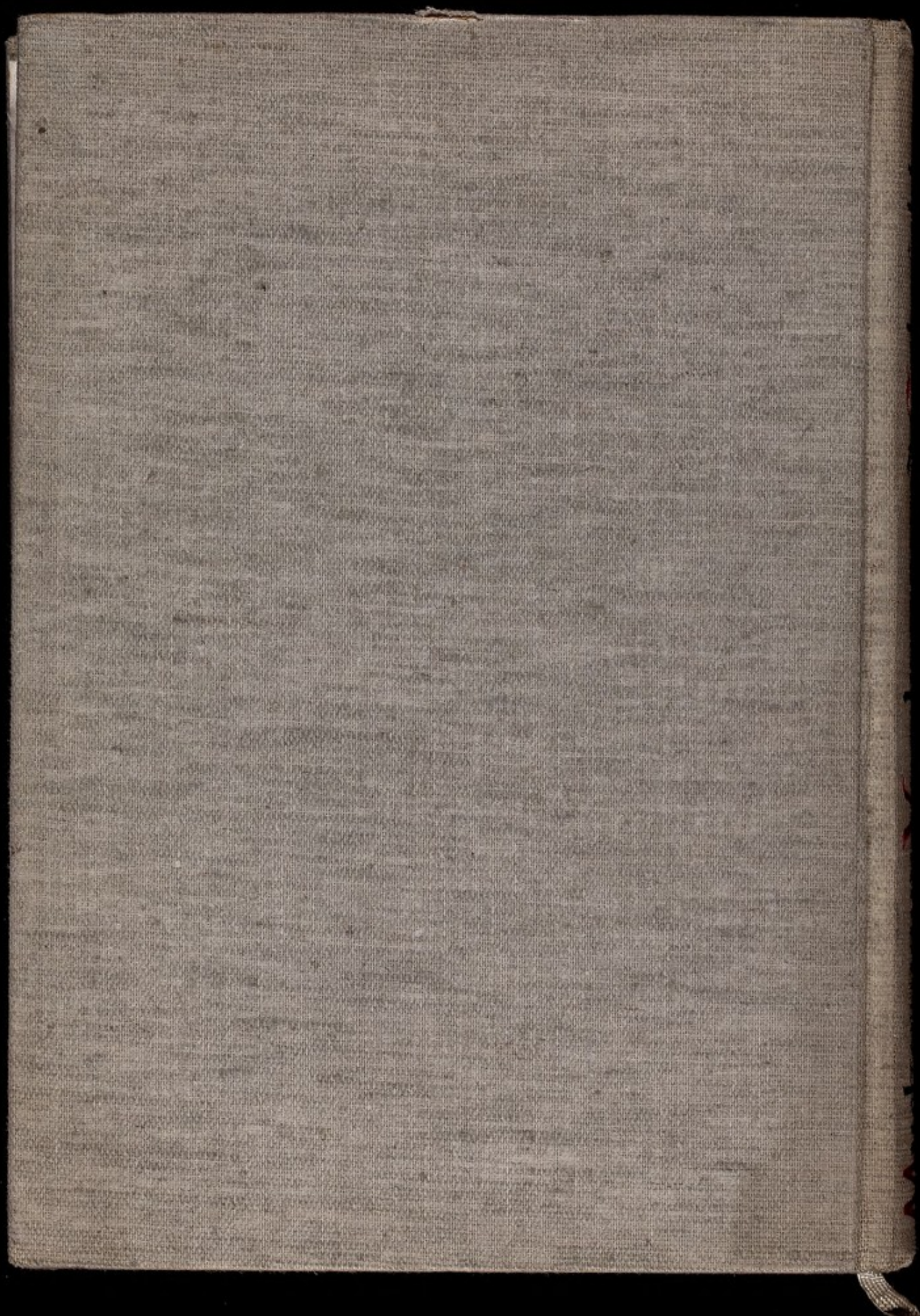


Wellcome Collection  
183 Euston Road  
London NW1 2BE UK  
T +44 (0)20 7611 8722  
E [library@wellcomecollection.org](mailto:library@wellcomecollection.org)  
<https://wellcomecollection.org>



Vererbung und  
Entwicklung









22102307035



Herliche Grine

Dr. Hermann Muckermann

7/III 1937



Melville House

110 Nassau Street

NY



*M. Muckermann*  
*1871*

HERMANN MUCKERMANN / VERERBUNG UND ENTWICKLUNG

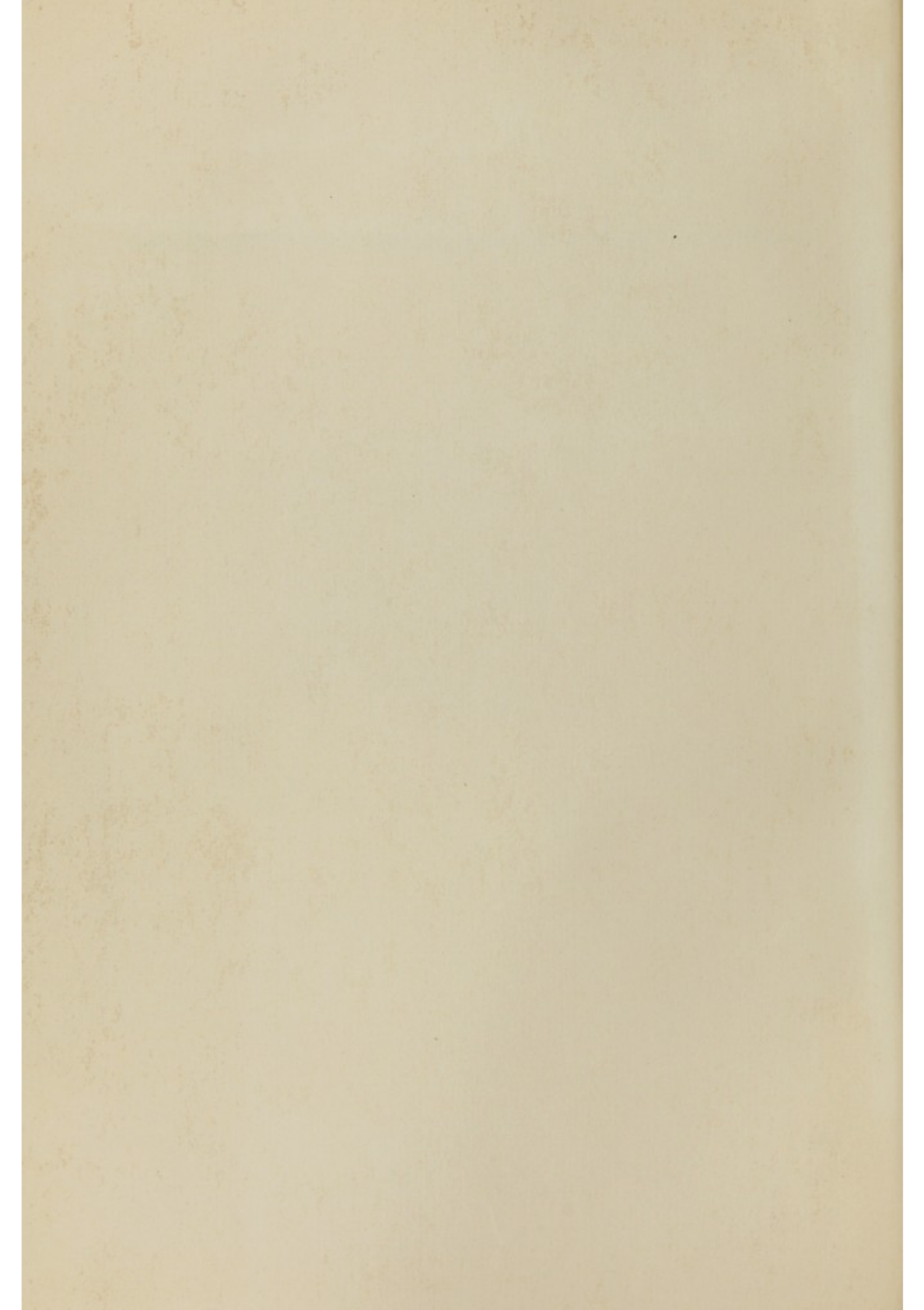






Abb. 1. Theodor Schwann (nach einem Gemälde von Schaurin).





# VERERBUNG UND ENTWICKLUNG

Biologische Darlegungen über die Träger und Gesetze  
der Vererbung und Stammesgeschichte der Organismen  
unter besonderer Berücksichtigung des Menschen

von

Hermann Muckermann

Mit 94 Abbildungen auf Tafeln und im Text



---

FERD. DÜMMLERS VERLAG · BERLIN UND BONN · 1937

Alle Rechte vorbehalten.

U754618

WELLCOME INSTITUTE LIBRARY	
Coll.	weIMOmec
Call	
No.	GH

Die gesamte Herstellung dieses Buches besorgte die  
Paulinus-Druckerei GmbH., Trier. Einbandgestaltung:  
Rudolf Wirth, München.  
Copyright 1937 by Ferdinand Dümmlers Verlag, Berlin.



## VORWORT

Es ist ein altes Wort, daß die Zeiten sich ändern und wir uns mit ihnen. Aber etwas bleibt unveränderlich und sollte zuletzt die Wandelbarkeit bestimmen: es sind die ehernen Gesetze der Natur.

Die Gegenwart hat mit stärkster Betonung auf die Natur hingewiesen, im besonderen auf die Ergebnisse biologischer Forschung, die grundlegend auch das Schicksal von Familie und Volk bestimmen.

Die beiden Gedanken „Vererbung und Entwicklung“, die der Titel dieses neuen Buches verbindet, sind in der Tat von unabsehbarer Tragweite. Warum gleichen die Organismen der Gegenwart ihren Vorfahren? Warum sind sie von ihnen verschieden? Auch die Zukunft der Organismen läßt sich nur im Licht der Beantwortung dieser Fragen deuten. Dies gilt auch vom Menschen, der dank seiner Freiheit hemmend oder fördernd in die Naturordnung eingreifen kann. Die Gesetze vom biologischen Werden der Vergangenheit und Gegenwart muß man erforschen, wenn man zukünftige Gestaltungen und zukünftiges Leben vorausschauen oder gar beeinflussen will.

Das vorliegende Buch soll eine zuverlässige Einführung sein, in der das Wesentliche, was die Forschung erarbeitet hat, zusammengefaßt wird. Nach einer geschichtlichen Einleitung, die den Leser mit den hervorragendsten Forschern und ihrem Werk vertraut macht, wird die Lehre von den biologischen Trägern der Vererbung und Entwicklung auseinandergelagt. Die staunenswerten Fortschritte der Keimzellforschung werden in ihren Grundzügen festgehalten. Man gewinnt einen Einblick in Geschehnisse, die bei aller Einfachheit der Naturgesetze darüber bestimmen, wie und warum die kommenden Geschlechter den vergangenen gleichen oder von ihnen verschieden sind. Dann werden die entscheidenden Gesetze der Vererbung und Entwicklung selbst, die die ganze Organismenwelt in ihrer Vielgestaltigkeit beherrschen, festgehalten und an der Hand der Meister der Forschung gedeutet. Der dritte Abschnitt wendet die gewonnenen Erkenntnisse auf den Menschen und auf die biologische Geschichte der Menschheit an. Die Ergebnisse menschlicher Erbforschung werden zusammengefaßt:



alles, was blühendes Leben offenbart, aber auch alles, was vom Erbe her Siechtum und Untergang für Familie und Volk herbeiführt. Anschließend wird die Frage der stammesgeschichtlichen Entwicklung, so wie sie sich in der Forschung der Gegenwart darstellt, aufgeworfen und innerhalb der möglichen Grenzen tatsächlicher Einsichten beantwortet: wie das Leben der Menschheit begann, wie sich die Rassen bildeten und wie aus ihnen Völker werden, die in die Zukunft wachsen.

Wer diese schlichten Ausführungen, die überall dort, wo es zum Verständnis erforderlich erscheint, durch Abbildungen unterstützt werden, verfolgt, wird leichter imstande sein, die großen Zusammenhänge in der Natur und ihre Begründung zu sehen. Zugleich wird er auch jene praktischen Entschließungen werten und in ihren Grenzen abstecken, die auf diesem Gebiet die Welt- und Lebensanschauung der Gegenwart kennzeichnen. Er wird begreifen und mit Begeisterung dafür eintreten, daß jene Wissenschaft, die bereits 1883 den schönen Namen Eugenik erhielt, einen tragfähigen Untergrund besitzt, aus dem jener Aufbau emporwächst, der dadurch seine Eigenart empfängt, daß die Menschen in ihrer rassenmäßigen Zusammensetzung des Volkes das wesentlich Heimrassige und in der Frage der Erblinien das von Natur aus Wohl- und Gesundausgestattete auf jede Art zu fördern suchen.

So dienen das Wissen und die Anregung, die dieses Buch vermitteln soll, zuletzt dem Volke der Zukunft.

Einen besonderen Dank möchte ich auch an dieser Stelle meiner Assistentin Frau Dr. *Ida Frischeisen-Köhler* aussprechen, die — selbst in der Erbforschung tätig — mir auch nach meinem Ausscheiden aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Anthropologie, menschliche Erblehre und Eugenik hilft, meine Lebensaufgabe nach bester Möglichkeit zu erfüllen. Es hat das klassische Wort einen tiefen Sinn: *Labore non lauro laetor* — An der Arbeit habe ich meine Freude, nicht am Lorbeer.

Berlin - Schlachtensee, Anfang 1937.

Hermann Muckermann



## INHALT

<b>Vorwort</b> . . . . .	V
<b>Abbildungen</b> . . . . .	IX
<b>Geschichtliche Einführung</b> . . . . .	1
Entdeckung der Zelle — Theodor Schwann und die Zellentheorie.	
Die Frage der stammesgeschichtlichen Entwicklung — Jean-Baptiste de Lamarck und seine Entwicklungslehre — Charles Darwin und „Der Ursprung der Arten“.	
Die Lehre von der Vererbung — Gregor Mendel und „Versuche über Pflanzenhybriden“ — Die Zeit nach Mendel.	
<b>I. Von den biologischen Trägern der Vererbung und Entwicklung</b>	
1. Vom Bau der Zelle . . . . .	17
Forschungsmethoden — Das Protoplasma als Träger des Lebens — Die Chromosomen als wichtigste Vererbungsträger — Zelle und Kristall.	
2. Die Funktion der Kern- und Zellteilung . . . . .	28
Ordentliche Kernteilung bei Pflanzen und Tieren — Außerordentliche Kernteilung in der Entwicklung der Keimzellen — Zwei Arten von Keimzellen — Befruchtung — Scheidung zwischen Keimzellen und Körperzellen — Trennung von ganzen Chromosomen zur Durchführung des Grundgesetzes der Vererbung — Kreislauf der Keimzellen.	
3. Fortpflanzung und Entwicklung . . . . .	51
Die ersten Abschnitte der Neuentwicklung eines Organismus — Gestaltende Ursachen der Entwicklung der befruchteten Eizelle — Äußere Einflüsse auf die Entwicklung — Innere Ursachen der Entwicklung — Mechanismus und Vitalismus.	
<b>II. Aus der allgemeinen Erb- und Entwicklungslehre</b>	
1. Mendels Gesetz von der Autonomie der Erbanlagen . . . . .	81
2. Die Gesetzmäßigkeit des höheren Mendelismus, vor allem Koppelung von Erbanlagen, Austausch von Erbanlagen und geschlechtsgebundene Vererbung . . . . .	93
Morgans Rückkreuzungsversuche zum Nachweis der Koppelung von Erbanlagen — Versuche zum Nachweis des Faktorenaustausches — Lokalisierung der Erbanlagen in den Chromosomen.	
Der lebendige Mechanismus der Geschlechtsvererbung.	
Vollständige Übereinstimmung der Vererbungsvorgänge mit den Veränderungen in den stofflichen Trägern der Vererbung.	



## VIII

### 3. Erbänderung und Stammesentwicklung . . . . . 121

Die Ursachenfrage und die Macht der Auslese — Die Mutationen und ihre Bedeutung für die Entwicklung — Die Frage gerichteter Mutationen.

Die Stammesgeschichte der Organismen — Methodisches — Ursprung der Pflanzenwelt — Bedecktsamige Blütenpflanzen — Nachkambrische Geschichte der wirbellosen Tiere — Ursprung der Wirbeltierklassen — Ungelöste Fragen und Beweise für stammesgeschichtliche Verknüpfungen.

## III. Vererbung und Entwicklung beim Menschen

### 1. Ergebnisse der Erbforschung . . . . . 142

Methodisches — Familienforschung — Geschwister- und Probandenmethode — Die Methode der Zwillingsforschung.

Überblick über die Ergebnisse der menschlichen Erbforschung.

Skelett des Menschen — Normale Eigenschaften und erbliche Abweichungen. Körpergröße und Körperform — Kretschmers Körperbautypen — Besondere Organbildungen — Körperfarbe, Haarfarbe und Augenfarbe — Haarwuchs — Erbliche Abweichungen in Größe, Form und Farbe.

Erbbedingtheit innerer Organe, die mit dem Blutkreislauf und Assimilationsvorgängen zusammenhängen — Blutgruppen — Tuberkulose — Weitere Erkrankungen.

Erbbedingtheit des Zentralnervensystems und der Sinnesorgane — Tastsinn und Papillarleisten — Augenkrankheiten und Erkrankungen des Ohres.

Vergleichende Studien über seelische Leistungen — Die Familiengeschichte Galtons — Untersuchungen über Schulzeugnisse und über das persönliche Tempo — Eineiige Zwillingspaare unter dauernd verschiedenen Lebensbedingungen.

Die wichtigsten Geisteskrankheiten — Vererbung und Verbrechen.

### 2. Ergebnisse der Stammesforschung . . . . . 181

Überblick über die Menschenrassen — Der mongolide Formenkreis — Der negride Formenkreis — Der europide Formenkreis.

Aus der Stammesgeschichte des Menschen — Eiszeit und vorgeschichtliche Kultur — *Pithecanthropus erectus* und *Sinanthropus* — Der Formenkreis des Neandertalmenschen — Die Formenkreise von Aurignac und Crô-Magnon — Ursachen der Entwicklung.

### Aus dem Schrifttum . . . . . 204

### Personen- und Sachregister . . . . . 208



# ABBILDUNGEN

(T = Tafel. Die Erklärung der Abbildungen findet sich im Text.)

1. <i>Theodor Schwann</i> (nach einem Gemälde von <i>Schaurin</i> ) T . . . . .	Titelbild
2. <i>Charles Darwin</i> (nach einer Radierung von <i>Collier</i> ) T . . . . .	8/9
3. <i>Gregor Mendel</i> (aus einem Gruppenbild) T . . . . .	14/15
4. Der Gedenkstein im Versuchsgarten <i>Mendels</i> zu Alt-Brünn T . . . . .	14/15
5. Das Denkmal <i>Mendels</i> vor dem Königinnenkloster zu Alt-Brünn T . . . . .	14/15
6. Froschhautzellen mit Zellkernen T . . . . .	18/19
7. Blutkörperchen mit Zellkernen T . . . . .	18/19
8. Mit Protoplasma gefüllte Pflanzenzellen T . . . . .	18/19
9. Glockentierchen <i>Vorticella</i> mit gewundenem Kern T . . . . .	18/19
10. Schema eines Chromosoms (nach <i>Heitz</i> ) . . . . .	25
11. Kern- und Zellteilungen bei Pflanzen aus dem Längsschnitt einer wachsenden Wurzelspitze T . . . . .	28/29
12. Schema einer Kern- und Zellteilung aus dem embryonalen Gewebe einer höheren Pflanze (nach <i>Strasburger</i> ) . . . . .	30
13. Kern- und Zellteilung aus einer tierischen Eizelle T . . . . .	28/29
14. Chromosomen von tierischen Zellen im Anfang der Kernteilung T . . . . .	28/29
15. Chromosomen von tierischen Zellen in der Auswirkung der Kernteilung T . . . . .	28/29
16. Zellkern im ersten Stadium der Kernteilung . . . . .	32
17. Anfang der Chromosomenisolierung . . . . .	32
18. Längsspaltung von Chromosomen in der Vorbereitung zur Kernteilung . . . . .	33
19. Auseinanderweichen von Chromosomen auf der Höhe der Kernteilung . . . . .	34
20. Chromosomen auf dem Wege zum Pol, am Äquator noch mit den Enden verschlungen . . . . .	34
21. 24 Chromosomen (16 große, 8 kleine) auf der Höhe der Kernteilung, aus dem Keimgefüge tierischer Zellen . . . . .	35
22. Die Chromosomen nach vollendeter Kernteilung . . . . .	35
23. Übergang der Chromosomen zur Netzstruktur am Ende der Kernteilung . . . . .	36
24. Eizelle mit dem Kernplasma, von Nährzellen und schützenden Geweben eingehüllt T . . . . .	38/39
25. Männliche Keimzellen mitten in einem Querschnitt des Keimgefüges T . . . . .	38/39
26. Samenzelle mit Spitzenstück und Widerhaken, Kopf, Mittelstück, Schwanzfaden und wallender Membran . . . . .	39
27. Befruchtete Eizelle mit beiden Kernen T . . . . .	40/41
28. Befruchtete Eizelle mit vier Chromosomen, zwei männlichen und zwei weiblichen Ursprungs. Auftauchen der Centrosomen T . . . . .	40/41
29. Scheidung von Keimzellen und Körperzellen T . . . . .	40/41
30. u. 31. Das Auseinanderweichen der Chromosomen nach erfolgter Längsspaltung zu den beiden Centrosomen an den beiden Polen T . . . . .	40/41



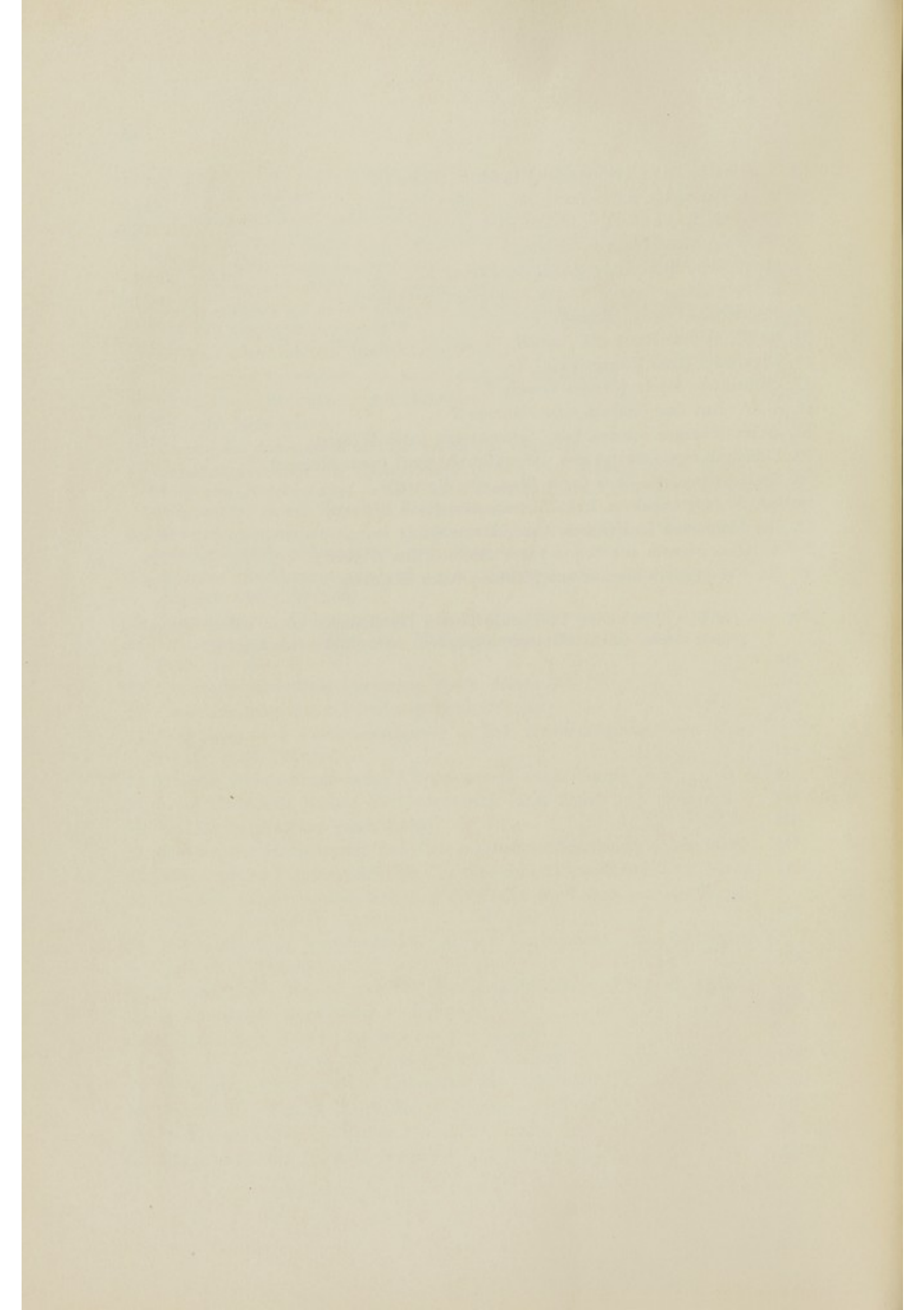
X

32. Übergang in die Netzstruktur. Die Enden der Chromosomen sind noch deutlich zu erkennen T . . . . .	40/41
33. Scheidung von Keim- oder Stammzellen und Körperzellen (nach <i>Boveri</i> )	42
34. Außerordentliche Kernteilung oder Reifeteilung (nach <i>O. Hertwig</i> ) . . .	46
35. Bildung von Doppelchromosomen aus männlichen und weiblichen Chromosomen zu Anfang der Reifeteilung T . . . . .	48/49
36. Die unwundenen Chromosomen zur Zeit der scheinbaren Verschmelzung und des Faktorenaustausches T . . . . .	48/49
37. u. 38. Phasen aus der Reifeteilung T . . . . .	48/49
39. Schema zum Verständnis des Kreislaufes der Keimzellen . . . . .	50
40. bis 42. Erste Entwicklung des Hühnchens T . . . . .	56/57
43. <i>Correns'</i> Nesselbastard . . . . .	88
44. Schema des dominanten und des rezessiven Erbgangs . . . . .	89
45. Vererbungsversuche bei Gartenlöwenmäulchen und Mäusen (nach <i>Erwin Baur</i> und <i>Arnold Lang</i> ). a) mit einem Merkmalspaar; b) mit zwei Merkmalspaaren; c) mit mehreren Merkmalspaaren T . . . . .	92/93
46. Chromosomenausrüstung bei einem normalen Weibchen und Männchen von <i>Drosophila melanogaster</i> (nach <i>Morgan</i> u. a.) . . . . .	95
47. <i>Morgans</i> Rückkreuzungsversuch zum Nachweis der Koppelung von Anlagen (nach <i>Morgan</i> ) . . . . .	98
48. Austausch von Erbanlagen bei gesprengter Koppelung (nach <i>Morgan</i> )	99
49. Faktorenkarte der wichtigsten Merkmale von <i>Drosophila melanogaster</i> (nach <i>Stern</i> ) . . . . .	104
50. Geschlechtsgebundene Vererbung (nach <i>Morgan</i> ) . . . . .	109
51. Geschlechtsgebundene Vererbung (nach <i>Morgan</i> ) . . . . .	111
52. Koppelung und Faktorenaustausch in der geschlechtsgebundenen Vererbung (nach <i>Morgan</i> ) . . . . .	113
53. Doppelt verschiedengestaltige Chromosomen (nach <i>Stern</i> ) . . . . .	115
54. u. 55. Veränderte X- und Y-Chromosomen (nach <i>Stern</i> ) . . . . .	116
56. Ein Austauschschema (nach <i>Stern</i> ) . . . . .	116
57. <i>Sterns</i> erster Hauptversuch zum Chromosomenstückeaustausch (nach <i>Stern</i> )	117
58. <i>Sterns</i> zweiter Hauptversuch zum Chromosomenstückeaustausch (nach <i>Stern</i> )	119
59. Durchschnittliche Verschiedenheit in der Länge des Kopfes von Zwillingen (nach <i>v. Vershuer</i> ) . . . . .	153
60. Durchschnittliche Verschiedenheit in der Körpergröße von Zwillingen (nach <i>v. Vershuer</i> ) . . . . .	156
61. Hervorragend Begabte aus der Familiengeschichte von <i>Francis Galton</i>	169
62. Palämongolide Rasse (nach <i>v. Eickstedt</i> ) T . . . . .	184/185
63. Tungide Rasse (nach <i>Czaplicka</i> aus <i>v. Eickstedt</i> ) T . . . . .	184/185
64. Sinide Rasse (nach <i>G. Montandon</i> aus <i>v. Eickstedt</i> ) T . . . . .	184/185
65. Palänegrige Rasse (nach <i>J. Falkenstein</i> aus <i>v. Eickstedt</i> ) T . . . . .	184/185
66. Graslandneger (nach <i>H. A. Bernatzik</i> aus <i>v. Eickstedt</i> ) T . . . . .	184/185
67. Bantuneger (nach <i>L. Schultze</i> aus <i>v. Eickstedt</i> ) T . . . . .	184/185
68. Neger des Sudan (nach <i>O. Weninger</i> aus <i>v. Eickstedt</i> ) T . . . . .	184/185

69. Khoisanide Rasse (Hottentotte) (nach <i>E. Fischer</i> ) T . . . . .	184/185
70. u. 71. Australide Rasse (aus dem „Großen Herder“) T . . . . .	184/185
72. Melanide Rasse (nach <i>v. Eickstedt</i> ) T . . . . .	184/185
73. Weddide Rasse (nach <i>v. Eickstedt</i> ) T . . . . .	184/185
74. bis 77. Nordische Rasse (nach <i>Lundborg</i> ) T . . . . .	186/187
78. u. 79. Fälische Rasse (78 nach <i>Lundborg</i> ; 79 <i>Galton</i> ) T . . . . .	186/187
80. Mediterrane Rasse ( <i>Raffael</i> ) T . . . . .	186/187
81. bis 83. Alpine Rasse (81 <i>Mendel</i> ; 82 und 83 nach <i>Mollison</i> ) T . . . . .	186/187
84. Dinarische Rasse ( <i>Savonarola</i> ) T . . . . .	186/187
85. Ostbaltische Rasse ( <i>Maxim Gorki</i> ) T . . . . .	186/187
86. u. 87. Aus den Gräbern von Mentone T . . . . .	192/193
88. <i>Pithecanthropus erectus</i> , linke Seitenansicht (nach <i>Weinert</i> ) . . . . .	194
89. <i>Pithecanthropus erectus</i> von unten (Stirnhöhlen) (nach <i>Weinert</i> ) . . . . .	195
90. <i>Sinanthropus</i> von oben (nach <i>Black</i> aus <i>Weinert</i> ) . . . . .	196
91. Die Neandertalkalotte, linke Seitenansicht (nach <i>Weinert</i> ) . . . . .	197
92. Der Mann von La Ferrassie (nach <i>Weinert</i> ) . . . . .	198
93. Aurignac-Mensch aus Brünn (nach <i>Absolon</i> aus <i>Weinert</i> ) . . . . .	199
94. Ein Crô-Magnon-Mensch aus Mentone (nach <i>Weinert</i> ) . . . . .	200

Die auf Tafeln (I) oder im Text aufgeführten Abbildungen ohne nähere Angaben sind eigene (meist Mikrophotographien oder Mikrozeichnungen).





# GESCHICHTLICHE EINFÜHRUNG

Nie zuvor hat die Biologie einen so raschen Aufstieg genommen wie seit der zweiten Hälfte des letzten Jahrhunderts. Vor allem sind es die Forschungen über die Zelle und über das Vererbungs- und Entwicklungsproblem, welche zu den bedeutendsten Entdeckungen führten und die weitesten und reichsten Aussichten für die Lösung des Lebensproblems und für die Gestaltung und Entwicklung von Familie und Volk erschlossen. Ich beschränke mich in der vorliegenden Arbeit, wie der Titel anzeigt, auf die beiden Hauptgedanken Vererbung und Entwicklung, die aufs innigste zusammengehören. Bei der Bedeutung der Ergebnisse der Zellforschung und im besonderen der Keimzellforschung für das Verständnis von Vererbung und Entwicklung seien diese zuerst und ausgiebig dargestellt. Als Einleitung sei ein geschichtlicher Überblick vorangeschickt, der ebenfalls mit der Zellforschung beginnt, sodann — entsprechend dem geschichtlichen Werden — die Entwicklungslehre anschließt, um zuletzt die Lehre von der Vererbung in ihrem ersten Entstehen zu verfolgen.

Ermöglicht wurde die Entdeckung der Zelle durch die Erfindung des Mikroskopes, die dem Holländer *Zacharias Janssen* am Ende des 16. Jahrhunderts zugeschrieben wird. Ein englischer Optiker, *Robert Hooke* (1635 bis 1702), war der erste, der in seiner „*Micrographia*“ Zellen abbildete, die er in Pflanzen beobachtet hatte. Als wissenschaftlicher Entdecker der Zelle gilt der Italiener *Malpighi*. *Malpighi* wurde geboren 1628 zu Crevalcore, nicht weit von Bologna, im gleichen Jahr, in dem *Harveys* Arbeit über den Blutkreislauf erschien. Die längste Zeit war er Professor der Anatomie zu Bologna, die letzten Jahre Leibarzt Innozenz' XII. Er starb 1694 in Rom. *Malpighi* hat die Pflanzenmorphologie begründet, auch die Insektenkunde durch seine Monographie über die Seidenraupe nicht wenig gefördert und die



Embryologie durch seine Studien über die Entwicklung des Hühnchens angebahnt. Eine wichtige Entdeckung ist die des Kapillarsystems und der Luftzellen der Lunge. Bedeutungsvoll sind auch seine Studien über den Bau der Drüsen. *Anton van Leeuwenhoek* (1632 bis 1723), der Entdecker der Infusorien und roten Blutkörperchen, fand in den Zellen ein dunkles Gebilde, den Zellkern. Die „*Theoria generationis*“ (1759) von *K. F. Wolff* zeigt, daß der Verfasser sowohl Pflanzen- als auch Tierzellen beobachtet hat. Die neue Entwicklung eröffneten der Botaniker *Schleiden* und vor allem der Zoologe *Schwann*.

Als fünftes von dreizehn Kindern wurde *Theodor Schwann* (Abb. 1 [Tafel]) am 7. Dezember 1810 zu Neuß geboren. Sein Lehrer war der Physiologe *Johannes Müller*, dessen Vorlesungen er zu Bonn besuchte und dem er im Herbst 1833 nach Berlin folgte. 1834 schrieb *Schwann* seine Doktorarbeit über die Notwendigkeit der atmosphärischen Luft für die Entwicklung des Hühnchens im Ei. Von 1834 bis 1839 arbeitete er an der Seite von *Johannes Müller*. Zugleich schrieb er die bedeutendsten seiner eigenen Forschungsarbeiten. 1839 nahm er einen Ruf als Professor der Anatomie nach Löwen an. Neun Jahre später ging er nach Lüttich, wo er bis 1881 lehrte. Im folgenden Jahr starb er zu Köln und wurde auf dem Friedhof in Melaten begraben. Um sein Grab stand die gesamte Professorenschaft von Lüttich mit ihren Schülern. Die wichtigste Arbeit seines Lebens erschien im Jahre 1839. Sie trägt den Titel „*Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen*“. Die Arbeit wurde 1910 in der Reihe von Ostwalds Klassikern der exakten Wissenschaften neu herausgegeben. In *Schwanns* Werk wurde zum erstenmal mit Klarheit ausgesprochen und durch eingehende Vergleiche bewiesen, daß die Zelle die letzte morphologische und physiologische Einheit der Organismenwelt ist. „Tiere und Pflanzen sind aus Zellen oder deren Metamorphosen zusammengesetzt — an die Form dieser Zellen ist das Leben gebunden — ohne diese Zellen kommt es nicht zur Erscheinung.“ Allerdings hat auch *Schleiden* die Wahrheit dieses Satzes für die Pflanzenwelt erkannt. So groß indessen diese Einsicht zu werten ist, sie läßt sich kaum vergleichen mit der Genialität des Blickes, welche die Anwendung jenes Satzes auf die winzig kleinen und vielgestalteten Tierzellen voraussetzt.



*Schwann* selbst hat uns beschrieben, wie er zu seiner Entdeckung kam. *Schleiden* habe ihm von der Bedeutung des Zellkernes bei der Entwicklung der Pflanzenzelle erzählt. Sofort sei ihm eingefallen, daß er ein ähnliches Organ in den Zellen der Chorda dorsalis (Grundstock der Wirbelsäule) gesehen habe. Er habe *Schleiden* gebeten, ihn auf die Anatomie zu begleiten, um ihm die Zellkerne der Chorda dorsalis zu zeigen. Dann habe er die verschiedensten Gewebe bei Pflanzen und Tieren durchforscht und überall Übereinstimmungen nachweisen können. Die hohe Wertung der Entdeckung kommt in vielen Zeugnissen von Zeitgenossen zum Ausdruck. Hier sei nur der Glückwunsch der Berliner Akademie der Wissenschaften zum 23. Juni 1878, dem Tage seiner vierzigjährigen Lehrtätigkeit, erwähnt. Ein Kind des Rheinlandes, habe er an der damals jungen rheinischen Hochschule die erste wissenschaftliche Bildung erhalten. Dann habe er in der alten Berliner Anatomie die Stätte seiner schönsten Entdeckungen gefunden. „Schwerlich“, so heißt es wörtlich, „gibt es eine andere Erweiterung unserer Erkenntnis der belebten Natur, welche an folgenschwerer Bedeutung sich Ihrer Zellentheorie an die Seite stellen ließe...“ *Schwann* habe seinen Namen für immer mit einer der höchsten wissenschaftlichen Errungenschaften verknüpft. Ja der Glanz dieser Leistung wäre so groß, daß sie zu sehr den Blick von den übrigen Arbeiten ablenkte, durch welche allein er sich unter den Physiologen der Zeit einen vorzüglichen Platz gesichert hätte, auch wenn er nicht der Schöpfer der Zellentheorie geworden wäre. Diese Untersuchungen über die Atmung der Eier, die Gärung und Fäulnis, die Urzeugung, die Magenverdauung, das Gesetz der Muskelzusammenziehung, die Kontraktilität der Arterien, die doppelsinnige Leitung des Nervenprinzips, die Rolle der Galle wären sämtlich grundlegend, ja bahnbrechend gewesen.

*Theodor Schwann* war ein tief religiöser Mensch, der aus Überzeugung die Schöpfung einen Gedanken Gottes nannte. Zur Zeit seiner großen Entdeckungen erfaßte ihn vorübergehend der damalige Geist des Rationalismus, den er aber noch vor Veröffentlichung seines Werkes über die Zellentheorie überwand, um schließlich wie ein *Erasmus von Rotterdam* zur schlichten Frömmigkeit seiner Kindheit zurückzufinden.

Nach *Schwanns* Entdeckung schritt die Zellenlehre rasch voran und



durchdrang fast sämtliche Gebiete der biologischen Wissenschaften. Als führende Zellforscher in der Botanik sind zu nennen: *Eduard Strasburger* (Bonn) und *L. Guignard* (Paris); in der Zoologie: *Oskar Hertwig* (Berlin), *W. Flemming* (Kiel), *Carnoy* und *Grégoire* (Löwen), *Fol* (Genua), *Boveri* (Würzburg), *J. van Beneden* (Lüttich), *Bütschli* (Heidelberg) und *Bělař* (Berlin). Viele Begründer der Zellenlehre sind nicht mehr. *Strasburger* starb bereits 1912; *Boveri* 1916. *Carnoy*, der 1899 ins Grab sank, war nicht nur einer der Begründer der Zellforschung, sondern hat auch als erster Schule und Laboratorium errichtet, die eigens und ausschließlich der Zellforschung dienten. Es ist das „Institut Carnoy“ der Universität Löwen. Das führende Werk über den Stand der Zellforschung in der Gegenwart schrieb *Karl Bělař*, der leider schon in jungen Jahren einem Unglück zum Opfer fiel. Es trägt den Titel: „Die cytologischen Grundlagen der Vererbung“ (1928).

\*

\*

\*

Ich komme nun zum ersten Leitgedanken in der Gestaltung der biologischen Wissenschaften der Neuzeit. Es handelt sich um die Frage der Entwicklung der Arten.

Um sie zu verstehen, muß man zunächst an zwei Gestalten erinnern, die als Begründer ablehnender Anschauungen einen großen Einfluß gehabt haben: *Karl von Linné* und *Georges Dagobert Cuvier*.

Der Schwede *Karl von Linné* (1707 bis 1778), zuerst Professor der Medizin, dann der Botanik an der Universität Upsala, hat vor allem durch sein „*Systema naturae*“ (Leiden 1735) die Gestaltung der Biologie beeinflußt. Dieses Werk ist eine Klassifikation der damals bekannten Mineralien, Pflanzen und Tiere in Klassen, Ordnungen, Gattungen und Arten. Das Charakteristische besteht in der Einführung der zweiteiligen Benennung nach Gattung und Art (z. B. *Felis leo*, der Löwe) und kurzer charakteristischer Beschreibung der Arten, die er als die Einheiten der Organismenwelt bezeichnete. *Linné* gründete sein System auf die Konstanztheorie, indem er annahm, daß jede Art trotz einer begrenzten Veränderlichkeit in bestimmten wesentlichen Merkmalen unveränderlich sei und eine besondere Schöpfung darstelle. „*Species tot numeramus quot diversae formae in principio sunt creatae —*



Wir zählen so viele Arten, als Gott an Formen im Anfang geschaffen hat.“ Denn, so meinte er, wenn man die Werke Gottes betrachtet, so ist es jedermann klar, daß die Nachkommen der Organismen ihren Eltern durchaus ähnlich sind. *Linnés* Einteilung der Tiere in Säugetiere, Vögel, Amphibien, Fische, Insekten, Würmer ist noch sehr einfach. Die Pflanzen teilte *Linné* in 24 Klassen, wobei er vor allem die Zahl der Staub- und Fruchtblätter zur Aufstellung von Unterscheidungsmerkmalen benutzte. *Linnés* System wurde in mannigfacher Weise vervollkommnet durch eine Reihe von Forschern auf dem Gebiet der Botanik und Zoologie.

*Georges Dagobert Cuvier* eigentümlich ist die Aufstellung einer Typentheorie (1812), nach der vier Gruppen oder Zweige (embranchements) zu unterscheiden sind: Vertebrata oder Wirbeltiere (Säugetiere, Vögel, Reptilien, Fische), Mollusca oder Weichtiere, Articulata oder Gliedertiere und Radiata oder Strahlentiere. Von besonderer Bedeutung sind *Cuviers* paläontologische Studien. *Cuvier* hat die Verschiedenheit der ausgestorbenen Arten von den jetzigen dargetan und in einer Katastrophentheorie eine Erklärung für diese Erscheinung gesucht. Nach ihm erfolgt das plötzliche Aussterben zahlloser Organismengenerationen durch plötzliche Meerüberschwemmungen infolge von Schrumpfungen der Erdrinde. Die Freilegung der überschwemmten Gebiete sollte ebenfalls durch Katastrophen erklärt werden, welche die Hebung von Erdrindenteilen zur Folge gehabt hätten. Auf solche Art würde die Neubevölkerung durch Einwanderung ermöglicht.

Der erste, der die Konstanztheorie von *Linné* und *Cuvier* auf wissenschaftliche Art in Frage stellte, war *Jean Baptiste de Lamarck*. Er wurde 1744 zu Bazentin in der Picardie geboren. Nach einem abenteuerlichen Leben wurde er im Alter von 49 Jahren Professor für die Zoologie der Wirbellosen am Jardin des Plantes zu Paris, obgleich sein eigentliches Fach Botanik gewesen wäre. Eine eigene Tragik liegt auf dem Leben *de Lamarcks*. *Radl* schreibt in seiner „Geschichte der biologischen Theorien“, daß der Tag von *de Lamarcks* Geburt sicher ein Unglückstag gewesen sei, weil ein Leben lang der Fluch auf ihm lastete, daß ihm kein Unternehmen gelingen sollte. Das einzige, was das Schicksal ihm gegönnt hätte, sei ein langes Leben gewesen. *De Lamarck* starb blind und arm im Jahre 1829. Niemand weiß, wo



sein Grab ist. Seine Gedanken über die Entwicklung der Arten hat er in seinem Hauptwerk „*Philosophie zoologique*“ (1809) und in der „*Naturgeschichte der Wirbellosen*“ (1822) niedergelegt.

Wir finden in der damaligen Zeit und unter den Vorläufern *de Lamarcks* manche, die von der Umwandlung der organischen Welt in der Folge der Organismengeschichte sprechen. Erwähnt sei nur ein *Erasmus Darwin*, der sogar bestimmte Anschauungen seines Enkels *Charles Darwin* vorwegnahm. Indessen muß man doch ausdrücklich feststellen, daß keiner vor *de Lamarck* ein wissenschaftliches System der Entwicklungstheorie aufgestellt hat. Denn *de Lamarck* hat sich nicht nur damit zufrieden gegeben, die Konstanz der Arten zu bestreiten. Er hat überdies bestimmte Gesetze geformt, die die Veränderlichkeit der Arten erklären sollen. Nach ihm haben dauernd veränderte Lebensbedingungen auf die Organismen die Wirkung, daß in ihnen Bedürfnisse auftreten, die vorher nicht vorhanden waren. Die Bedürfnisse drängen zu bestimmten Bewegungen, und diese wiederum steigern die Bedürfnisse. Durch fortgesetzte Übung werden die entsprechenden Organe verstärkt, während andere Organe durch Nichtgebrauch eine Schwächung erfahren. Die Übung ist also entscheidend für die Entwicklung der Organe, die selbstverständlich nur durch innere Ursachen zustande kommen kann. Da nun nach der Annahme *de Lamarcks* die auf solche Art neu erworbenen Eigenschaften sich auf die Nachkommen vererben, haben wir eine beständig veränderte Entwicklung neuer Arten. *De Lamarck* hat diese Anschauung zunächst auf die Tiere und Pflanzen angewandt. Was den Menschen angeht, so glaubte er, für ihn eine Sondererklärung annehmen zu sollen, da ja sein Ursprung von dem Ursprung der anderen Organismen verschieden sei. *De Lamarcks* Lehre über die Entstehung des Lebens durch Urzeugung setzt voraus, daß die eigentlich schöpferische Kraft in Gott, dem Urgrund der Dinge, liegen muß.

*De Lamarck* konnte seine Anschauungen nicht durchsetzen, obgleich ein Naturforscher wie *Geoffroy Saint-Hilaire* (1772 bis 1844) sich für ähnliche Gedanken einsetzte. Man behauptete, daß der Grund, weshalb *de Lamarcks* Lehre damals keine Annahme fand, wesentlich im Widerspruch *Cuviers* und seiner Schule gelegen sei. Diese Anschauung ist ohne Zweifel insoweit berechtigt, als *Cuvier* einen großen Einfluß



ausübte. *Radl* beruft sich darauf, daß *de Lamarck* nur deshalb sich nicht durchsetzen konnte, weil er selbst von seinen Theorien nicht genügend überzeugt gewesen wäre. Ich möchte diese Anschauung dahingestellt sein lassen. Den wahren Grund, warum der Glaube an die Entwicklung vorläufig zurückgestellt wurde, sehe ich darin, daß die Ergebnisse der Forschung noch nicht genügend ausgebaut waren, um eine wirkliche Stütze für die Entwicklungstheorie zu bilden. Es war daher auch für die weitere Gestaltung der Idee von größter Wichtigkeit, daß zunächst einige Jahrzehnte der Forschung folgten, an deren Ende *Charles Darwin* den Gedanken *de Lamarcks* von neuem aufgreifen konnte, um ihn, wenn auch auf andere Art als *de Lamarck*, zum Siege zu führen.

*Charles Darwin* (Abb. 2 [Tafel]) wurde geboren zu Shrewsbury am 12. Februar 1809, im gleichen Jahr, in dem die „Philosophie zoologique“ *de Lamarcks* erschienen war. Er starb 73 Jahre alt am 19. April 1882 auf seinem Landgut Down (Kent in England). Sieben Tage später trug man den Toten zur Bestattung in die Westminsterabtei in London, wo er an der Seite *Newtons* ruht. Viele Naturforscher der englischen Welt waren gegenwärtig — auch der treueste Weggenosse *Darwins*, der damals sechzigjährige *Francis Galton*, der im folgenden Jahre die seit 1859 vorbereitete Wissenschaft der Eugenik als unausweichliche Schlußfolgerung *Darwinscher* Grundanschauungen zu einem System ausbaute und bis zu seinem eigenen Tode im Jahre 1911 vollendete.

Auf einer fünfjährigen Weltreise, die *Darwin* am 27. Dezember 1832 als naturforschender Begleiter des Kapitäns *Fitzroy* auf dem Schiff *Beagle* begann, wurde in seiner Seele der Glaube an die Unveränderlichkeit der Arten erschüttert. Vergleichende paläontologische und biogeographische Beobachtungen über die Organismen der Inseln drängten ihn, eine neue Erklärungsweise für die Entstehung der Arten zu suchen. Auf Grundlage einer Fülle von Tatsachen, deren Sammlung er mit großer Gewissenhaftigkeit vermehrte, glaubte er, in der Lehre von der Auslese ein entscheidendes Prinzip zur Erklärung der Entwicklung gefunden zu haben. Doch dauerte es nach der Heimkehr von seiner Weltreise noch über zwanzig Jahre, bis das Buch „The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life — Der Ursprung der Arten durch natürliche Auslese oder die



Erhaltung von Rassen, die im Kampf ums Dasein begünstigt sind“ zur Veröffentlichung gelangte. *Darwin* selbst sagte, er habe zwanzig Jahre daran gearbeitet.

Der Untertitel des Werkes enthält den Grundgedanken *Darwins*. Man würde *Darwins* Buch falsch deuten, wenn man glauben wollte, es sei im Gegensatz zu *de Lamarck* entstanden. *Darwin* selbst war von der Vererbung individuell erworbener Eigenschaften überzeugt, genau wie *de Lamarck*. Nur hielt er das Prinzip der Auslese für das entscheidende, um das Überleben von Formen zu erklären, die der Umwelt am besten angepaßt sind.

Er ging bei seinen Erwägungen von den Kulturrassen aus. Wie für die Erfolge des Züchters die planmäßige Auswahl geeigneter Pflanzen und Tiere zur Fortpflanzung maßgebend sei, so müsse man auch in der Natur das auslesende Element, das sich im Kampf ums Dasein auswirke, als sichtendes Prinzip zur Erhaltung bestimmter Formen unter gleichzeitiger Ausmerzung anderer annehmen. Die Auslese setze eine weitgehende Veränderlichkeit der Organismen voraus. Der Kampf ums Dasein sei eine notwendige Folge der Übervermehrung der Organismen. Es sei selbstverständlich, daß im Bemühen um geeignete Lebensbedingungen gerade jene Organismen überleben würden, die am besten dazu geeignet wären. Es würden dann die entsprechenden Eigenschaften durch Vererbung an die Nachkommen weitergegeben, die selbst wieder durchaus abhängig von dem Einfluß der Lebensbedingungen ihr biologisches Erbe behüten oder verlieren würden. Wenn *Darwin* das Gesetzmäßige, das doch in der Entwicklung der Organismenreihen beobachtet wird, auf Zufall zurückführt, so bedeutet dieses Wort bei ihm nicht etwa Zufall im eigentlichen Sinn, sondern Ausdruck von Erscheinungen, deren ursächliche Zusammenhänge noch nicht geklärt sind. Es ist bemerkenswert, daß der gleiche Gedanke unabhängig von *Darwin*, wenn auch längst nicht auf Grundlage einer so großen Fülle von Beobachtungen, von *Alfred Russel Wallace* ausgesprochen wurde. Das Hauptwerk dieses Forschers ist „Darwinism, an exposition of the theory of natural selection with some of its applications — Darwinismus, eine Auseinandersetzung der Theorie der natürlichen Auslese mit einigen besonderen Anwendungen“.

Beide, *Darwin* sowohl wie *Wallace*, haben die Idee vom Kampf ums



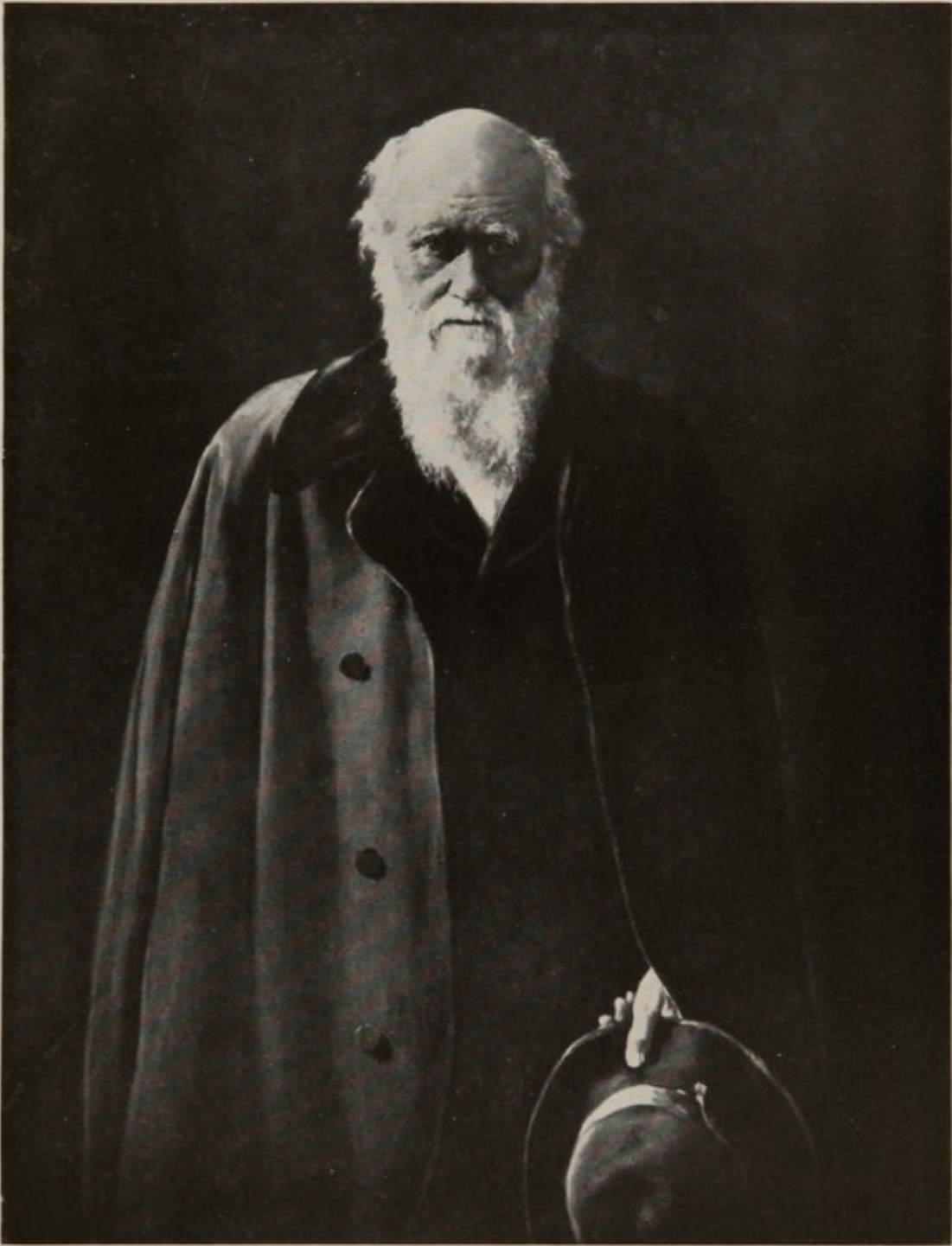
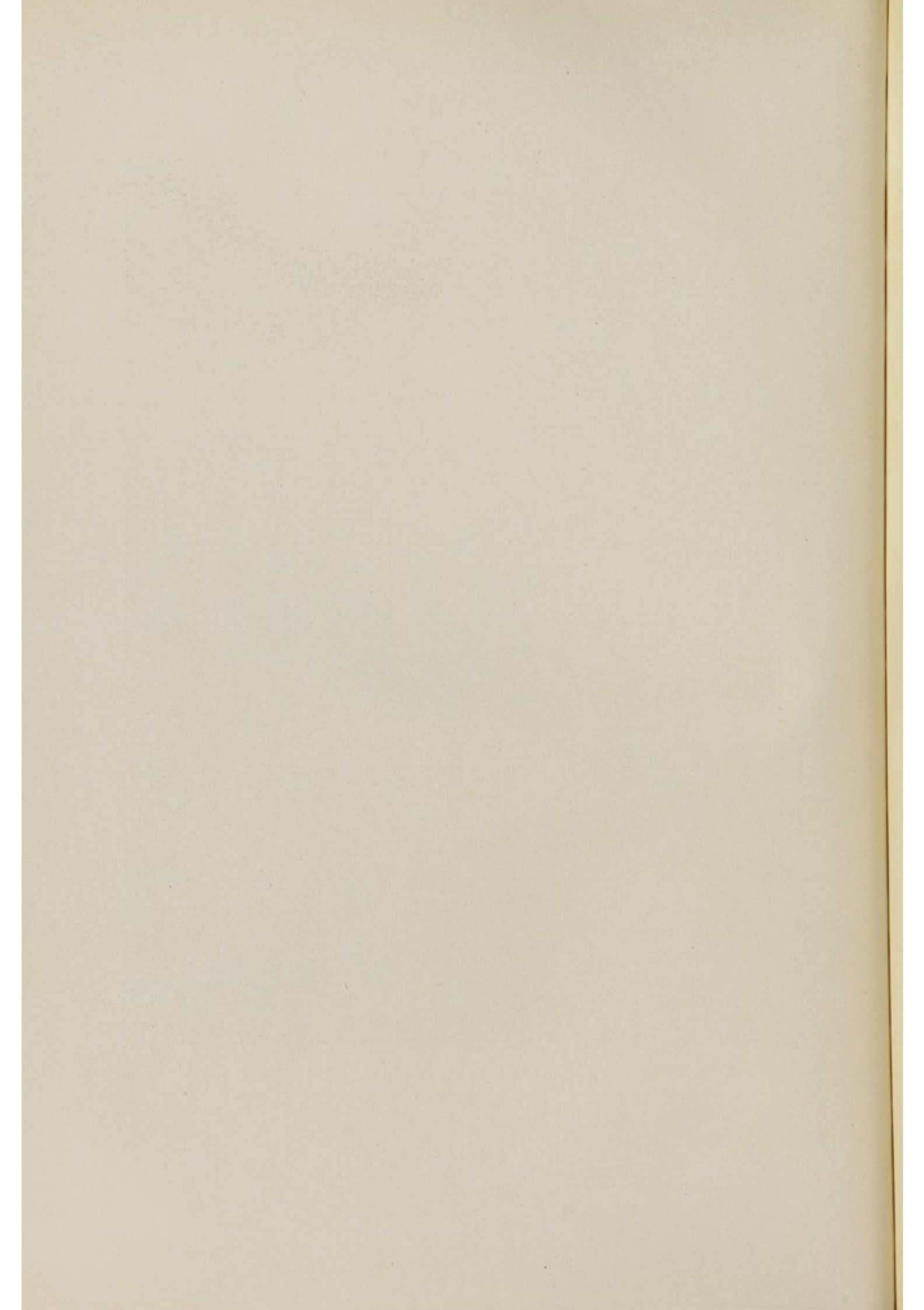


Abb. 2. Charles Darwin (nach einer Radierung von Collier).





Dasein von *Thomas Robert Malthus* übernommen, der in seinem Werk „An essay on the principle of population as it affects the future improvement of society — Eine Arbeit über das Grundprinzip der Bevölkerung, insoweit als dieses die zukünftige Verbesserung der menschlichen Gesellschaft beeinflusst“ das Verhältnis zwischen der natürlichen Vermehrung einer Bevölkerung und dem zur Verfügung stehenden Nahrungsspielraum prüfte. Die erste Auflage dieses Buches erschien bereits 1803. Wahrscheinlich sind es die späteren weiter ausgebauten Auflagen gewesen, die den stärksten Einfluß auf *Darwin* und *Wallace* ausgeübt haben. Verschieden ist die Auffassung von *Darwin* und *Wallace* über die Anwendung der Entwicklungslehre auf den Menschen. Während *Darwin* zumal in seinem Buch „The descent of man — Die Abstammung des Menschen“ (1871) eine restlose Einbeziehung des Menschen verteidigt, will *Wallace* die Entwicklungslehre nur für den Ursprung des menschlichen Körpers gelten lassen, nicht aber für die Menschenseele, deren Ursprung auf „the unseen universe of spirit — die unsichtbare Welt des Geistes“ zurückzuführen sei.

Einer der eifrigsten Verteidiger des Darwinismus war *Thomas Henry Huxley* (1825 bis 1895). Sein Werk „Man's place in nature — Die Stellung des Menschen im Naturganzen“ behandelt die grundsätzliche Übereinstimmung des Menschen mit der Tierwelt in Bau und Wesen (in structure and in substance). Neben *Wallace* und *Huxley* waren es vor allem der Geologe *Charles Lyell*, der Zoologe *John Lubbock* und die Botaniker *Asa Gray* und *J. D. Hooker*, die *Darwins* Theorie fast von Anfang an stützten. Die Geologen *Quatrefages* in Frankreich und *Dana* in den Vereinigten Staaten nahmen nur den Ursprung des Menschen von der Entwicklungstheorie aus, während *Herbert Spencer* mit den Anschauungen *Darwins* aus seinen späteren Jahren übereinstimmte. Natürliche Auslese nannte er in seinem Buch „Principles of biology“ (1898) „the survival of the fittest — das Überleben des besser Angepaßten“. *Spencer* gehört zu den ersten Neolamarckisten, die die Hauptursache für die Entwicklung in der direkten Beeinflussung der Organismen durch ihre Umgebung und in der Vererbung neuerworbener Eigenschaften annahmen.

Ein reichbegabter Forscher, der aus innerer Überzeugung sich für die Anwendung der Entwicklungstheorie auf die Gesamtheit aller Wissens-



gebiete einsetzte, ist *Ernst Haeckel*, ein Mensch von weit besserer Art, als die Gegner seiner Anschauungen vielfach zugeben. *Haeckel* ist auch der weitestgehende Verteidiger des biogenetischen Grundgesetzes, das indessen schon vor ihm ausgesprochen wurde. Nach dieser Anschauung, die in Entwicklung begriffene Formenkreise wegen ihrer vieldeutigen Ähnlichkeit miteinander vergleicht, soll die Ontogenie oder Einzelentwicklung eine verkürzte Wiederholung der Phylogenie oder Stammesentwicklung sein, weshalb man nach der Folge der Embryonalstadien die Folge der Ahnenstadien bestimmen könne. *Darwin* selbst hat an den allzu kühnen Hypothesen von *Ernst Haeckel* Kritik geübt. Im Jahre 1868 schrieb er an ihn: „Your boldness makes me sometimes tremble — Ihre Verwegenheit läßt mich zuweilen erzittern.“ Dieses Wort bezieht sich auf *Haeckels* Phylogenie oder Stammesgeschichte, die, wesentlich rein theoretisch begründet, zu sehr der Stütze durch paläontologische Funde entbehrte. Die weltanschaulichen Werke sind heute fast versunken. Aus der Nacht des Vorurteils geboren, mußten sie dem Licht weichen. Ein ergreifendes Dokument edler Gesinnung sind die bekannten Briefe *Ernst Haeckels* an *Franziska von Altenhausen* aus den Jahren 1898 bis 1903, die *Joh. Werner* herausgegeben hat.

Die zügellose Weiterführung der Gedanken *Darwins* auf Kosten einer zurückbleibenden Forschung mußte allmählich eine Gegenwirkung anbahnen, die zu einer Umgestaltung der Phylogenie drängte. Die leidenschaftlichen Kämpfe sind vorüber. Auch die Vertreter der Religion müssen einsehen, daß ihre Sorge, es könnte durch die Lehre von der Entwicklung der Arten die Lehre von der Schöpfung erschüttert werden, unbegründet ist — vorausgesetzt natürlich, daß man die Seele des Menschen als solche aus der Entwicklung herausnimmt und Gott als den Urgrund des Lebens anerkennt. Dieser Gedanke kommt ergreifend zum Ausdruck in einem Vorschlag, den *Galton* zwischen dem Tod und dem Begräbnis *Darwins* veröffentlicht hat. *Galton* hat erklärt, man solle zum Begräbnis *Darwins* das Benedicite anstimmen, in dem die ganze Schöpfung zum Preise des Schöpfers aufgerufen werde, und in Fenstergemälden der Westminsterabtei sollten Symbole verkörpert werden, die das Benedicite zum Andenken an *Darwins* Werk darstellten. Wenn *Darwin* von sich selbst behauptet hat, daß er ein Agnostiker geworden sei, so darf man daraus keine Schlüsse ziehen, weil er, wie er selbst



erklärt, nicht den Anspruch erhebe, Metaphysiker zu sein. Er habe den Glauben der Allgemeinheit aufgegeben — unabhängig von eigenen Überlegungen. Im übrigen ist man längst zur Methode *Darwins* und zur positiven Arbeit zurückgekehrt. Im besonderen löste man die Entwicklungstheorie vom Darwinismus los und prüfte mit großer Sorgfalt ihre tatsächlichen Grundlagen, zumal jene, die sich auf die Veränderlichkeit der Jetztzeitarten und auf Vererbung beziehen. Zugleich bemühte man sich, die Ursachen der Artbildung durch Anwendung des Experimentes zu entschleiern.

Neben der positiven Forschung wurde zugleich eine Reihe wissenschaftlicher Hypothesen zum Teil aus den Gedanken der Vorzeit zusammengefügt. Die wichtigsten Richtungen sind die des Neodarwinismus und Neolamarckismus. Der Neodarwinismus wurde besonders von *August Weismann* vertreten. *Weismanns* Lehre besteht in der Übertragung der Gedanken *Darwins* auf die Keimzellen, deren letzte hypothetisch angenommene Lebenseinheiten die Naturauslese im gegenseitigen Konkurrenzkampf erleiden. Im Gegensatz zu *Darwin* und *de Lamarck* können nach *Weismanns* Lehre Eigenschaften, welche im Laufe des Lebens von den Körperzellen erworben werden, niemals auf die neue Generation übergehen, weshalb die Reize der Außenwelt keinen unmittelbaren Einfluß auf die Artgestaltung haben. Das Werden der Arten beruht somit einzig und allein auf dem Prinzip der Auslese, das sich in den rätselhaften Stoffverschiebungen innerhalb der Architektonik der Keimzellen auswirkt. *Weismann* nennt diese feinsten Einheiten Determinanten, die selbst wieder ebenso wie die Zellen alle Funktionen des Lebens übernehmen. Nur die Keimzellen enthalten und bewahren den ganzen Determinantenschatz der Art, während die Körperzellen als Folge fortgesetzter erbungleicher Teilungen schließlich nur jene Determinanten enthalten, die die Eigenart der betreffenden Körperzellen bestimmen. Der Kampf ums Dasein wird in die Keimzellen selbst verlegt. Ein Wettbewerb um Ernährung und Vermehrung, ein Überleben des Bessergeeigneten innerhalb des Keimplasmas: eine Germinalselektion, die allerdings durch die Personalselektion beeinflusst werden kann, indem durch das Ausscheiden von ungünstig variierenden Individuen auch günstig variierende Determinanten aus dem Keimplasma entfernt werden.



Die Hauptgrundsätze des Neolamarckismus wurden schon angedeutet. Sie bestehen in der aktiven Anpassung der Organismen an veränderte Lebensbedingungen und in der Vererbung der Anpassungseigenschaften. Von vielen Forschern vertreten, teilen sich die Ansichten sehr vielfältig. Durch Vorurteil begrenzt erscheinen die Anschauungen der Mechanisten, die die Zweckstrebigkeit verwerfen; zu weit gehen die Hypothesen der Psychobiologen, die jeder Zelle von Mensch, Tier und Pflanze ein wesentlich gleiches Anpassungsbewußtsein und Strebevermögen zuschreiben. Frei von diesen zum Teil phantastischen Deutungen halten sich besonnene Vitalisten wie *Hans Driesch*, der, gestützt auf eine Fülle überzeugender Beobachtungen und Experimente, zu den Entelechien eines Aristoteles zurückkehrte und so die Anschauungen einer abgeklärten scholastischen Philosophie der Vorzeit bestätigte. Es ist bemerkenswert, daß manche geglaubt haben, einen verfeinerten Mechanismus als eine Art von Vitalismus ansehen zu dürfen. Sie haben den Grundgedanken des Vitalismus, der in der Idee der „Ganzheit“ in Bau und Funktion (vgl. S. 78) liegt, verkannt und waren so der Anlaß zu neuen Theorien, die sich unter Berufung auf die Idee der Ganzheit gegen den Vitalismus wenden, ihn aber in Wirklichkeit verteidigen.

\*                     \*                     \*

Der zweite Gedanke, der die Entwicklung der biologischen Wissenschaften der Neuzeit bestimmte, ist die Lehre von der Vererbung. Die Vererbungslehre ist unzertrennlich mit der Entwicklungslehre verbunden. Während die Entwicklungslehre die Veränderung der Formen erklären soll, hat die Vererbungslehre die Aufgabe, die Gründe auszudeuten, warum veränderte Formen bleiben. Der erste, der ein Vererbungsgesetz entdeckte und damit die ganze Erbforschung bis zur Gegenwart bestimmte, war *Gregor Mendel*. Seine ältesten Vorläufer sind *J. G. Koelreuter* (1733 bis 1806) und *Th. Knight* (1758 bis 1838). *Koelreuters* Ergebnisse waren deshalb von Interesse, weil nach wiederholter Rückkreuzung einer Hybridenform in den eigenen Stamm Formen entstanden, die mehr oder weniger die Eigenschaften der Vorfahren von neuem zur Erscheinung brachten. *C. F. von Gärtner* (1772 bis 1850) hat ebenfalls eine Reihe von Arbeiten über hybride Formen herausgegeben, ohne über



die Ergebnisse *Koelreuters* hinauszukommen. Ein bedeutender Fortschritt wurde durch *C. Naudins* Untersuchungen über Bastardformen bei Pflanzen 1862 erreicht. *Naudin* fand, daß das Wiederauftreten der Eigenschaften der Vorfahren nach wiederholter Rückkreuzung in den eigenen Stamm ganz natürlich durch die Spaltung von Anlagen erklärt werden könnte, die sich in den Bastardformen fänden. Dieser Gedanke hatte keinen geringen Anteil an der Entdeckung *Mendels*, die ein Grundproblem der Vererbung für alle Zeiten löste.

*Gregor Mendel* (Abb. 3 bis 5 [Tafel]) wurde am 12. Juli 1822 zu Heinzendorf in Schlesien geboren und starb am 6. Januar 1884 zu Brünn. Aus seiner Jugend ist wenig bekannt, außer daß er das Gymnasium und die Philosophie in Olmütz mit vorzüglichem Erfolg vollendete. Wir wissen weiter, daß er am 19. September 1843 von seinen Eltern die Einwilligung zu seinem Eintritt in das Augustinerchorherrenstift zu Alt-Brünn erhielt. Tatsächlich wurde *Mendel* am 9. Oktober 1843 eingekleidet. Die feierliche Profesß legte er am 26. Dezember 1846 ab. Das erste Meßopfer feierte er am 15. August 1847.

Dreißig Jahre alt, ging *Mendel* nach Wien, um Naturwissenschaften zu studieren. In dem „Nationale“, das erhalten ist, bemerkt er, daß er als außerordentlicher Hörer demonstrative Experimentalphysik, Zoologie, allgemeine und medizinisch-pharmazeutische Chemie, Logarithmen und trigonometrische Tafeln, Anatomie und Physiologie (Pflanzen), endlich praktische Übungen im Gebrauch des Mikroskops belegt hat. Seine Absicht war, die Lehramtsprüfung abzulegen, um dann in der Schule zu Brünn unterrichten zu können. Leider bestand *Mendel* die Prüfung, die er zunächst im April 1855 und dann von neuem im Mai 1856 ablegte, nicht, obgleich es ausdrücklich heißt, man habe ihm bei der zweiten Prüfung leichte Fragen gestellt. Man erkennt aus dieser Begebenheit, daß ganz große Begabungen vorhanden sein können, ohne daß die Schule sie offenbart. *Mendel* konnte nur noch Supplent oder Aushilfslehrer werden. Und doch hat er der Natur entscheidende Gesetze des Lebens abgerungen und, wie schon erwähnt wurde, die Zukunft der Vererbungswissenschaft bestimmt.

Seine Forschungen begann *Mendel* um jene Zeit, als er in Brünn den ersten naturwissenschaftlichen Unterricht gab. Die Briefe an den Botaniker *Karl v. Nägeli* aus den Jahren 1866 bis 1877 beweisen, daß, wie



*Correns*, der Herausgeber der Briefe, anmerkt, „das, was er veröffentlicht hat, in gar keinem Verhältnis zu dem steht, was er gearbeitet hat“. Außer den mehr als 10 000 Kreuzungsversuchen an Erbsen, die nach *Mendels* eigenem Zeugnis von 1856 bis 1863 durchgeführt wurden, erforschte er die Bastarde zwischen verschiedenfarbigen Levkojensippen, außerdem eine ganze Reihe anderer Pflanzen, darunter auch *Mirabilis* (Wunderblume) und *Zea* (Mais), die später wichtige Bestätigungen und Ergänzungen der Entdeckungen *Mendels* ergaben. Obstbäume, die von *Mendel* okuliert worden sind, gibt es noch heute im Garten zu Brünn. Auch der Bienenstand, wo *Mendel* viele Experimente machte, ist erhalten. *Mendel* hat auch ein Manuskript über Bienen geschrieben, das leider verlorengegangen ist. Er hat es wohl nicht selbst vernichtet, aber es wurde von seinem Nachfolger nicht vorgefunden. Die wertvollste Arbeit, die der Nachwelt überliefert wurde, erschien in den Annalen des Naturforschenden Vereins zu Brünn im Jahre 1865. Sie trägt den Titel: „V e r s u c h e ü b e r P f l a n z e n h y b r i d e n“. Die Schrift hat damals keinen Erfolg gefunden, auch nicht bei *Nägeli*, dem sie von *Mendel* selbst im gleichen Jahr übersandt wurde. Trotzdem wurden *Mendels* Untersuchungen im ganzen geschätzt, was schon daraus hervorgeht, daß er bereits 1858 Mitglied der Zoologischen und Botanischen Gesellschaft zu Wien wurde.

Am 30. März 1868 wurde *Mendel* Prälat und Abt. Er war der vierzehnte Prälat und der sechste Abt in der Geschichte des Königinnenklosters. Außerdem hatte er als Landesprälat eine Stimme im Landtag von Mähren.

Die eigentliche Forschung konnte von da an nicht mehr durchgeführt werden, wie *Mendel* nach einem Brief an *Nägeli* erhofft hatte. Immerhin blieb er seiner Liebe zur Natur treu. Dafür zeugt unter anderem eine Reise im September 1871 nach Kiel, wo er an der Wanderversammlung deutscher Bienenwirte teilnahm. Es wird auch berichtet, daß *Mendel* zuweilen im Preisrichterkollegium tätig war, so z. B. am 29. April 1870, um über Zuchtergebnisse bei Blumen, Obst und Gemüse zu entscheiden. Er hat auch selbst den ersten Preis für Zuchtprodukte erhalten. Eine Durchsicht seiner Privatbibliothek, die in dem kleinen *Mendelmuseum* des Klosters enthalten ist, zeigt, wie sehr er an seinen Forschungen hing. Bei der Lieblingslektüre lagen *Darwins* Bücher. So fand ich den ersten





Abb. 3. Gregor Mendel  
(aus einem Gruppenbild).

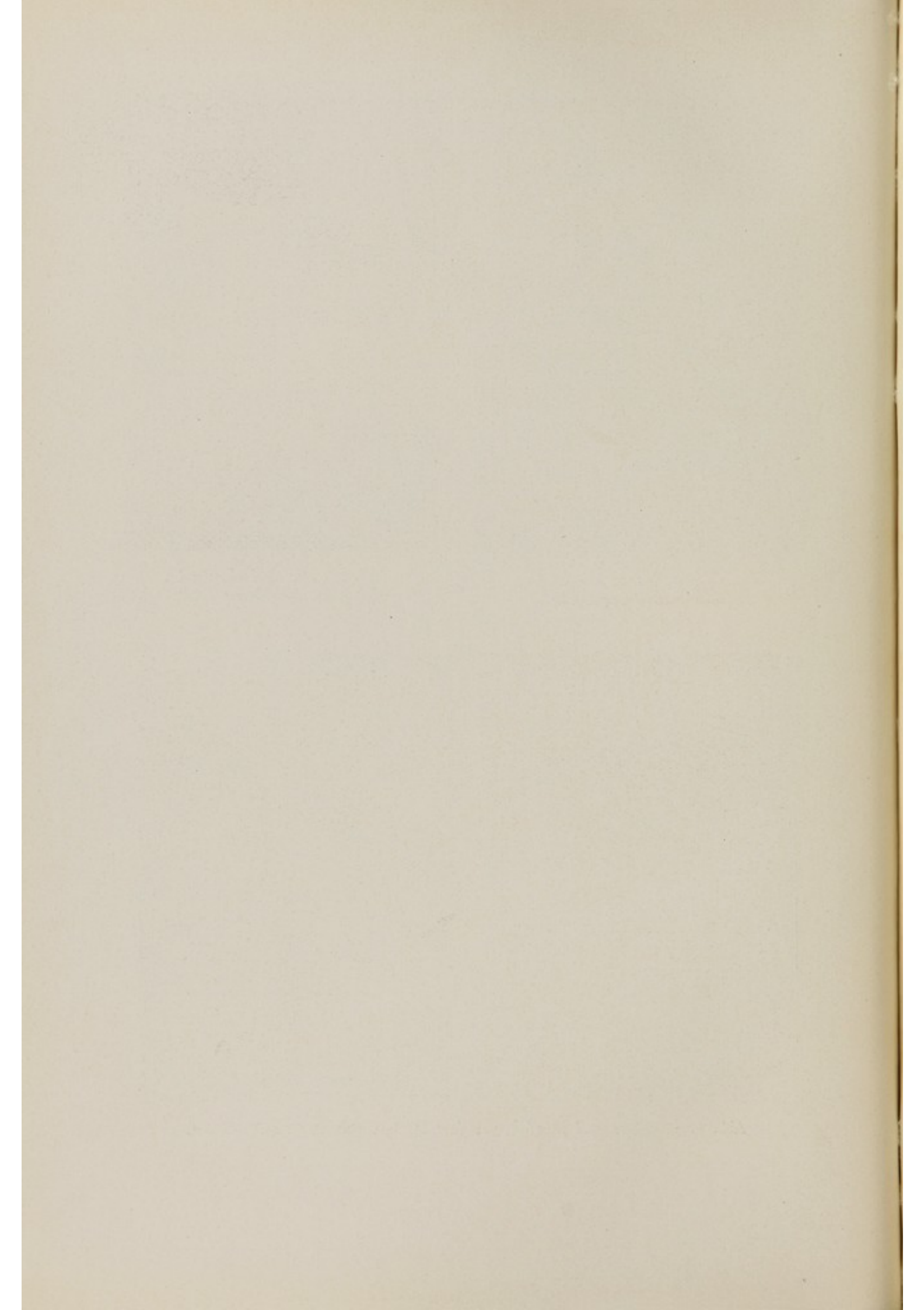


Abb. 4. Der Gedenkstein im  
Versuchsgarten Mendels zu Alt-Brünn.



Abb. 5. Das Denkmal Mendels vor dem  
Königinnenkloster zu Alt-Brünn.





Band von *Darwins* „Das Variieren der Pflanzen“. Die Auflage ist aus dem Jahre 1871. Außerdem stehen dort Werke von *Karl Vogt* und das Werk von *Secchi* über die Sonne. Daß er *Goethes* Werke las, zeigt der Wahlspruch seines Lebens, den er selbst mit seiner feinen Handschrift aufzeichnete. Es ist neben einem Blatt über Kreuzungsversuche das einzige von *Mendels* Hand, das man mir zeigen konnte. Die Handschrift „Versuche über Pflanzenhybriden“ ist im Besitz des Naturforschenden Vereins zu Brünn. Das Kloster würde heute viel darum geben, wenn es diese Handschrift zurückhaben könnte. Der Wahlspruch lautet: „Feiger Gedanken bängliches Schwanken, weibisches Zagen, ängstliches Klagen wendet kein Unglück, macht dich nicht frei. Allen Gewalten zum Trotz sich erhalten, nimmer sich beugen, kräftig sich zeigen rufet die Arme der Götter herbei.“

In einer Gedenkrede, die einige Tage nach seinem Tode am 10. Januar 1884 in der K. K. mährisch-schlesischen Gesellschaft zur Förderung des Ackerbaues, der Natur- und Landeskunde gehalten wurde, hat man nicht versäumt, die großen Verdienste *Mendels* auf dem Gebiet der Pflanzenzüchtung hervorzuheben. Einer der letzten Sätze lautet: „Geradezu epochemachend waren seine Untersuchungen über Pflanzenbastarde.“ Gerade dieser Satz zeigt, daß jedenfalls beim Tode *Mendels* sachkundige Menschen eine Ahnung von der Tragweite der Untersuchungen hatten. Wenn der Wunsch hinzugefügt wurde, daß das, was *Mendel* gewirkt und geschaffen, in unvergänglichem Andenken bleibe, so hat sich dieser Wunsch restlos erfüllt. Im Versuchsgarten zu Brünn, wo die berühmten Kreuzungen durchgeführt wurden, findet sich eine Marmortafel, auf der in vier Sprachen der Satz steht: „Prälat Gregor Mendel machte hier Versuche zu seinem Gesetz.“ Besonders eindrucksvoll ist auch das Denkmal, das vor dem Königinnenkloster errichtet wurde. Es wurde im Jahre 1910 in Anwesenheit von zahlreichen Vertretern der Wissenschaft aller Länder eingeweiht. In dem Aufruf zur Feier des hundertsten Geburtstages *Gregor Mendels* heißt es, daß kein Biologe seit *Darwin* in so tief eingreifender Weise die Grundanschauungen der Wissenschaft vom Leben beeinflußt habe, wie der stille Brünnener Forscher, dessen Schrift durch mehr als dreißig Jahre verschollen war. Aber die experimentelle *Mendelforschung* habe auch in der Praxis Erfolge errungen, und *Mendelinstitute*, in denen



Haustiere und Kulturpflanzen nach den Grundsätzen des Mendelismus gezüchtet werden, seien in allen Kulturländern gegründet worden. Vielleicht ist die größte Wirkung der Entdeckung *Mendels* die, daß auch das Menschenschicksal zum Teil von jenem Gesetz abhängt, das *Mendel* fand.

Das Hauptergebnis der Forschungen *Mendels* war die Erkenntnis, daß vielen äußerlich in die Erscheinung tretenden Eigenschaften innere Erbanlagen zugrunde liegen, die ihre Selbständigkeit nie verlieren und darum alle möglichen Verbindungen eingehen, nicht unähnlich den Atomen in der Chemie. Eine genaue Darstellung des *Mendelschen* Gesetzes wird später erfolgen. Hier sei nur noch darauf hingewiesen, daß die Wiederentdeckung des Mendelismus im Jahre 1900 durch *Hugo de Vries*, *Carl Correns* und *Erich von Tschermak* erfolgte<sup>1</sup>. Von da ab erstarkte in schnellem Wachstum die Wissenschaft der experimentellen Vererbungslehre, die den Mendelismus als ihren Kerngedanken umfaßte und nach allen Seiten weit über ihn hinausgreifend einen neuen Tag in der Biologie heraufführte. Das aufgehende Licht durchdrang die Grundlagen der Zellforschung und Abstammungslehre, verdunkelte den erbleichenden Glanz der herrschenden Erklärungshypothesen und leuchtete tief hinein in die Keimzellengeschichte und in das Geheimnis der Verkettung organischer Formen. Zugleich fiel mancher überraschende Strahl auf die praktischen Wissensgebiete der Landwirtschaft und des Gartenbaus, der Volksgesundheit, der biologischen Volksgestaltung und Erziehungskunst, die von der Natur selbst ausgehen.

Über die Fortschritte, die die Erbforschung seit der Wiederentdeckung des Mendelismus erzielt hat, wird in anderen Abschnitten dieses Buches berichtet. Hier sei nur noch einmal an die Arbeiten eines *Galton* erinnert, der gleichzeitig mit *Mendel*, ohne daß der eine die Arbeiten des anderen kannte, jene Folgerungen begründete, die aus der Verbindung der menschlichen Erblehre mit der *Darwinschen* Theorie der Auslese die Eugenik ins Leben rief. Die Eugenik bemüht sich um die Erhaltung und Vervollkommnung der erblichen Ausstattung der Völker. In diesem Sinn ist sie Ziel und Vollendung aller biologischen Forschung und im besonderen der Erblehre und der Lehre von der Entwicklung der Arten.

<sup>1</sup> Vgl. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, XVIII — 1900 — Heft 3, 4 u. 5.



# I. VON DEN BIOLOGISCHEN TRÄGERN DER VERERBUNG UND ENTWICKLUNG

Die Lehre von der Zelle bildet den Schlüssel zum Lebensproblem. Es gibt keinen Organismus und auch keinen lebendigen Teil eines Organismus, der nicht aus Zellen oder wenigstens aus den wesentlichen Grundelementen von Zellen bestände. Ferner gibt es keine physiologische Funktion, die nicht von der Tätigkeit dieser Lebensträger ausginge. Im besonderen kann man die bedeutsamste Funktion im Leben der Organismen, die in der Fortpflanzung des eigenen Typus besteht, nicht erklären, ohne sich in die Geschichte der Keimzellen zu versenken. Daher muß eine Darstellung von Vererbung und Entwicklung den „Elementarorganismus“ der Zelle zum Ausgangspunkt und zur Grundlage wählen.

## 1. Vom Bau der Zelle

Untersucht man in verdünnter Essigsäure die Häutchen, welche die Zwiebelschale zusammensetzen, oder auch jene, die Frösche, in klares Wasser gebracht, zurücklassen, so gewahrt man ein zusammenschließendes Gerüst von kleinen Polygonen, deren Inhalt je ein dunkles, rundliches Gebilde umgibt. Dieses Bild entspricht ungefähr der ersten Zellentheorie, nach der die Zelle aus einem Bläschen besteht, das mit Zellschleim gefüllt ist und einen Kern enthält. Damals hielt man noch die Zellwände für die Träger des Lebens.

Erst später erkannte man, daß der Zellinhalt, den *Hugo Mohl* bereits 1846 *Protoplasma* genannt hat, die Hauptsache sei. Die Zellwände wurden nach der neuen Auffassung zu Zellprodukten. Von der Bedeutung des Zellkerns hatte man auch dann noch kaum eine Ahnung. Die neue Vorstellung gründete sich unter anderem auf die Beobachtung lebender tierischer Zellen ohne Zellwände und auf die



Tatsache, daß der Zellinhalt vieler einzelliger Pflanzen (z. B. Algen) sich zur Zeit der Fortpflanzung von der Zellhaut trennt, um sie später aufs neue zu bilden. So definierte man die Zelle als eine lebendige Protoplasma-masse mit einem oder mehreren Kernen. Damit war die Begriffsbestimmung vom Wesen der Zelle festgelegt, die auch heute noch gilt.

Wer die beigefügten Abbildungen 6 bis 9, die auf einer *Tafel* vereinigt sind, betrachtet, kann sich Zellen vorstellen, wie man sie mit einem mikrophotographischen Instrument festhält. Man sieht Froschhautzellen mit Zellkernen, rote Blutkörperchen mit Zellkernen, mit Protoplasma gefüllte Pflanzenzellen aus dem Längsschnitt einer wachsenden Wurzelspitze und einzellige Organismen, wie die reizende Gestalt des winzigen Glockentierchens *Vorticella*, das einen gewundenen Kern aufweist und mit einer muskelartigen, rasch zusammenziehbaren Spirale an einem anderen einzelligen Wesen, *Paramecium* mit Namen, befestigt ist.

\*                      \*                      \*

Die Hauptfolge im Ausbau der Zellenlehre wurden erzielt durch bestimmte Forschungsmethoden, die sich bereits zu eigenen Wissenszweigen entwickelt haben. Besonders erwähnt sei die Einführung der *Fixation* zur Erhaltung von Formen, der *Färbung* zur Hervorhebung von Einzelheiten, der *Mikrotomie* zur Herstellung ganz dünner Schnitte für durchfallendes Licht und der *apochromatischen Linsen* zur genaueren Beobachtung — selbst an lebenden Zellen.

Bereits 1873 konnte der Zoologe *A. Schneider* auf den Wert der Essigsäure für die Untersuchungen tierischer Eizellen hinweisen. Dadurch, daß er Beobachtungsmaterial mit dieser Flüssigkeit durchtränkte, war er in der Lage, die ersten Bilder der Zellteilung zu entwerfen. Um dieselbe Zeit entschloß sich der Botaniker *Eduard Strasburger* (Bonn), wie er selbst beschreibt, den bis dahin geltenden Grundsatz aufzugeben, man könne den Zellinhalt nur an noch lebenden Zellen beobachten. So behandelte er die Eizellen von Koniferen mit einer Alkohollösung, die zur Härtung führte, was ihm wiederum das Zerschneiden und freie Behandeln ermöglichte. Heute hat die Anwen-



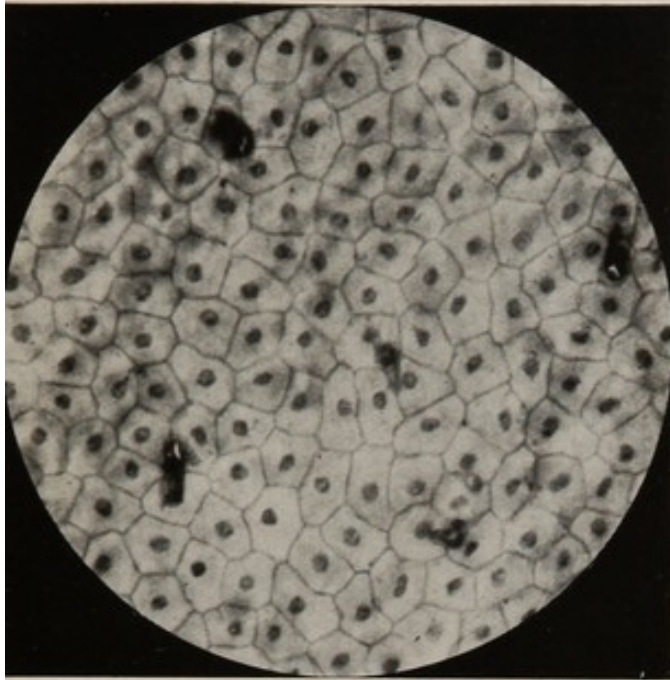


Abb. 6. Froschhautzellen mit Zellkernen.

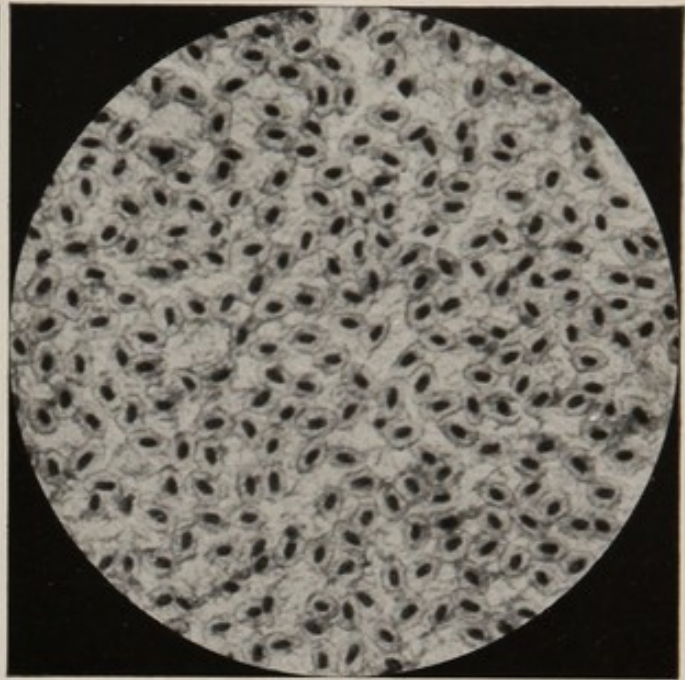


Abb. 7. Blutkörperchen mit Zellkernen.

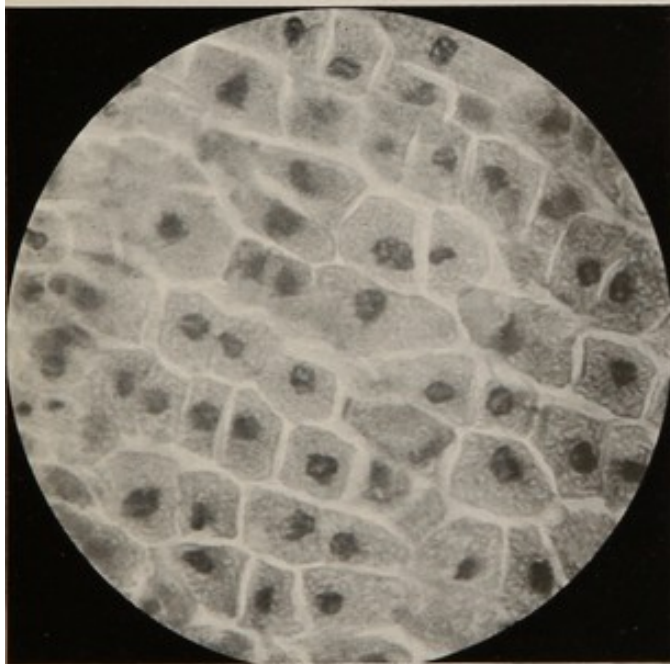


Abb. 8. Mit Protoplasma gefüllte Pflanzenzellen.

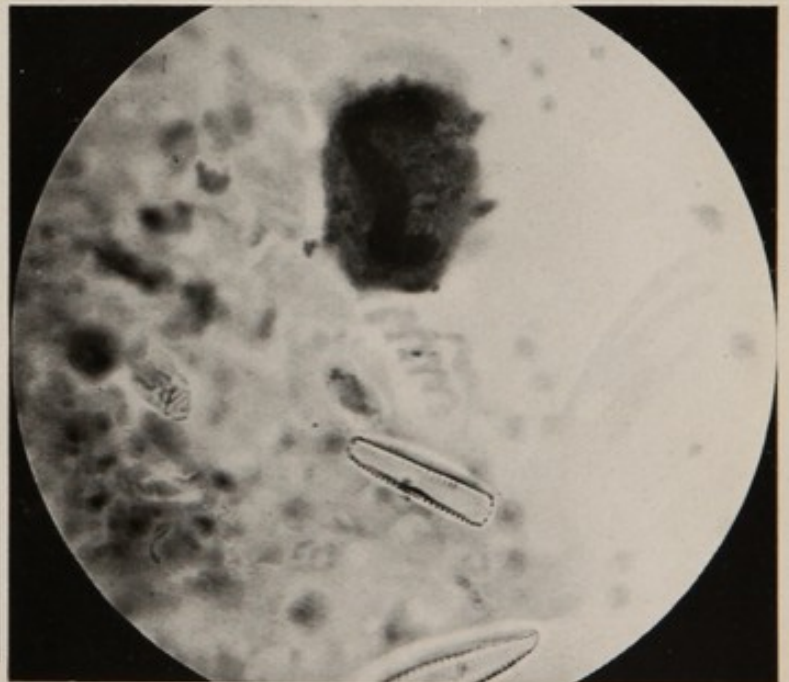
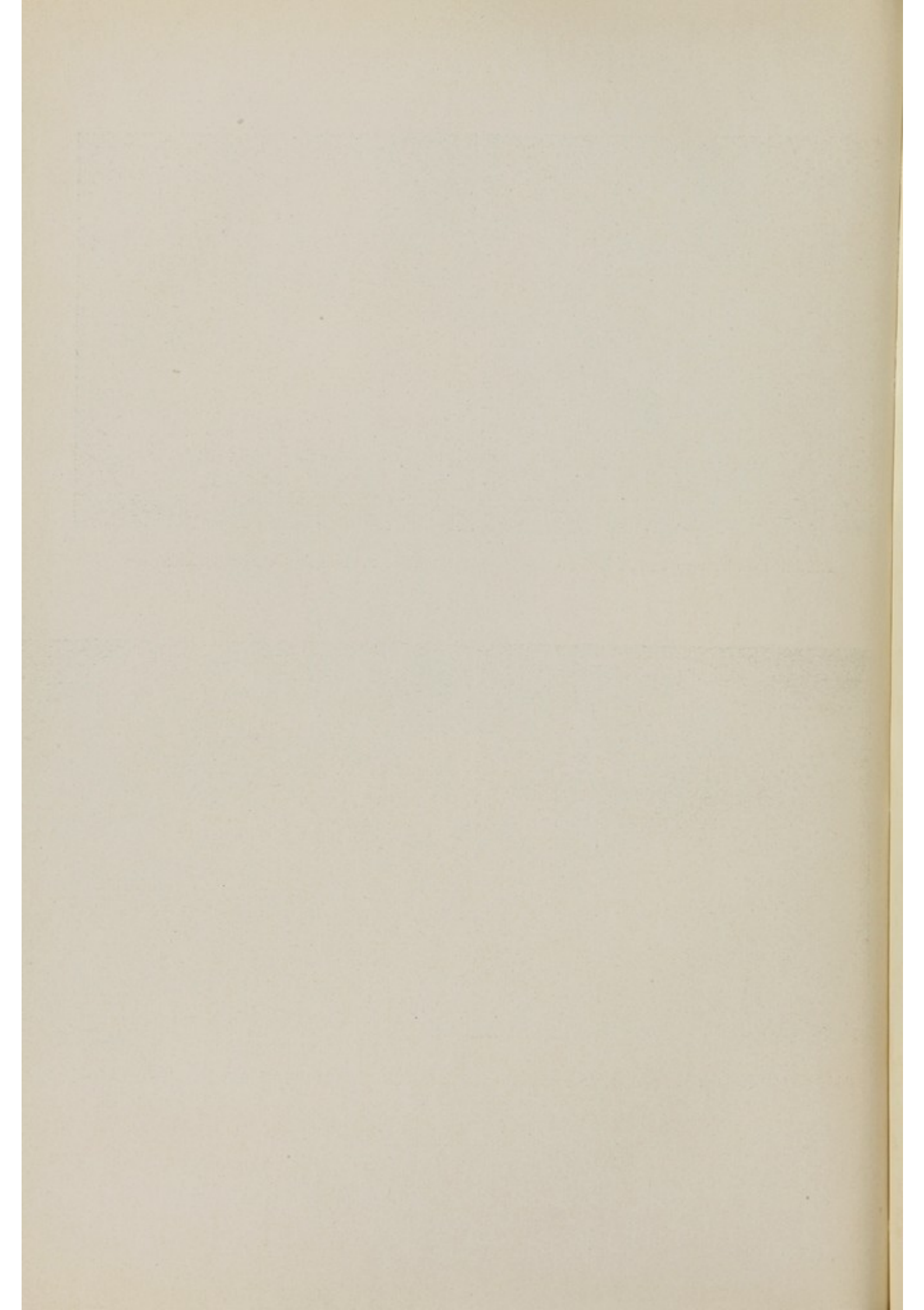


Abb. 9. Glockentierchen Vorticella mit gewundenem Kern.







dung von Fixationsmethoden einen bedeutenden Umfang angenommen. Sie ist um so unentbehrlicher geworden, weil es sonst in den meisten Fällen ganz unmöglich wäre, an eine gründliche Untersuchung des biologischen Aufbaus des Protoplasma zu denken.

Die *Fixation* selbst besteht darin, daß man das ausgewählte Stück eines gerade getöteten Pflanzen- oder Tiergewebes sofort mit bestimmten Flüssigkeiten durchtränkt (z. B. Alkohol, verdünnte Säure, Sublimat), die erfahrungsgemäß am besten geeignet erscheinen, den Bau aller Teile zu erhalten oder doch wenigstens nicht willkürlich zu verändern und dann jedenfalls weitere Zerstörungen oder Umwandlungen möglichst auszuschalten. Eine der geschichtlich bedeutsamsten Fixationsmethoden, die auf den Zellforscher *Walter Flemming* zurückgeht, besteht in der Anwendung eines Gemisches aus Osmiumsäure, Chromsäure und Eisessig. Selbstverständlich handelt es sich bei der Wirkung derartiger Mischungen um Fällungsvorgänge, wie wir sie aus dem chemischen Unterricht kennen. Darum gestatten die mikroskopischen Bilder nur indirekte Schlüsse auf die tatsächlichen Lebensformen. Doch die Gesetzmäßigkeit der Reaktionen, die Anwendung der verschiedenen Reaktionsweisen und die vergleichenden Beobachtungen an lebenden Zellen zeigen die Berechtigung und verhältnismäßig große Zuverlässigkeit der Untersuchungsart.

Die *Färbung* dient wesentlich zur Hervorhebung einzelner Teile. Sie beruht auf der verschiedenartigen Affinität der Zellteile zu bestimmten Farbstoffen. Eine der nützlichsten Färbungen ist das *Heidenhainsche* Haematoxylinverfahren. Es besteht darin, daß man dünne Schnitte von etwa 5 bis 10  $\mu$  [1  $\mu$  (Mikron) = 1/1000 mm] in einer etwa 2%igen Eisenalaunlösung beizt. Dann folgt die Färbung in einer Haematoxylinlösung, die viele Stunden dauert. Endlich wird wiederum durch Einwirkung einer Eisenalaunlösung eine ungleichmäßige Entfärbung vorgenommen, durch die bestimmte Teile der Zellen deutlich hervortreten, während andere verblassen. Wird diese Methode richtig durchgeführt, erhält man Bilder, die wesentlich mit den Beobachtungen an noch lebenden Zellen übereinstimmen. Diese Tatsache konnte vor allem von dem bereits erwähnten Zellforscher *Bělař* demonstriert werden.

Der Zweck der *Mikrotomie* besteht darin, die gefärbten oder zu färbenden Gewebe dünn genug zu schneiden, um ihr mikroskopisches



Studium bei durchfallendem Licht zu ermöglichen. Instrumente zur Anfertigung der Schnitte heißen Mikrotome. Sie beruhen darauf, daß man entweder das zu schneidende Objekt oder das Messer vermittelt einer schiefen Ebene oder einer Mikrometerschraube gegeneinander hebt oder senkt. Mit Hilfe dieser Instrumente kann man Schnitte bis zu  $\frac{1}{2} \mu$  dünn anfertigen. Die Gewebe selbst sind vorher mit Stoffen wie Paraffin zu durchtränken, damit das Messer leicht hindurchgleitet.

Die *a p o c h r o m a t i s c h e n* L i n s e n endlich bieten gegenüber den älteren Systemen zwei wichtige Vorteile: erstens die Vereinigung von drei verschiedenen Farben des Spektrums in einem Punkt der Achse; zweitens die Korrektur der sphärischen Aberration für zwei verschiedene Farben. Der Gewinn für die Beobachtung der Form und für die Wahrnehmung der Farbe ist bedeutend. Leider ist es noch immer nicht gelungen, weitere wesentliche Vervollkommnungen in der Linsenausrüstung der Mikroskope zu erreichen, so daß sich manche Forscher von der Zellforschung abgewandt haben, weil doch vorderhand wenig Aussicht ist, noch tiefer einzudringen.

\*                    \*                    \*

Zunächst ein Wort über *G e s t a l t u n d G r ö ß e v o n Z e l l e n*. Beide hängen von der Funktion ab. Freilebende und freiwerdende Zellen, wie viele einzellige Organismen, der Blütenstaub der Pflanzen, tierische Eizellen, haben durchweg eine mehr oder weniger rundliche Gestalt. Zellen, welche die Gewebe der mehrzelligen Organismen zusammensetzen, wechseln ihre Gestalt in der mannigfachsten Weise. Muskelzellen z. B. sind langgestreckt und oft quergestreift, Epithelzellen meist fünf- oder sechseckig, Nervenzellen oval oder verästelt. Die Größe von Zellen ist sehr verschieden. Die kleinsten Zellen sind oft nicht größer als  $1 \mu$ . Die Größe der weißen Blutkörperchen des Menschen schwankt zwischen 4 und  $13 \mu$ , die der roten beträgt  $7,5 \mu$ , die der Zentralganglien bis  $150 \mu$ . Bedeutend ist die Größe der Eizellen, besonders bei Insekten und Vögeln.

Nun zu den *w e s e n t l i c h e n B a u t e i l e n d e r Z e l l e*. Ich beginne mit dem *P r o t o p l a s m a*. Anfangs verstand man unter Protoplasma den Zellschleim im Gegensatz zum Zellkern. In dem Maße, wie man die wahre Bedeutung des Zellkerns erkannte, wurde



das Wort Protoplasma ( $\pi\rho\acute{\omega}\tau\omicron\nu\ \pi\lambda\acute{\alpha}\sigma\mu\alpha$  = das Erstgeformte) auf den gesamten lebendigen Inhalt der Zelle ausgedehnt. Führend in dieser Charakterisierung des Protoplasma waren *Eduard Strasburger*, *Edmund B. Wilson* und *Karl Bělař*. Ich selbst glaube, daß diese Auffassung der tatsächlichen und ursprünglich gewollten Bedeutung des Wortes entspricht, da man eben damals, als das Wort gemünzt wurde, die hervorragende Rolle des Kerninhaltes gegenüber den anderen Teilen der Zelle kaum ahnte und doch im Grunde den Träger des Lebens bezeichnen wollte. Das Protoplasma ist also jenes physikalisch-chemische Gemisch hochmolekularer organischer Verbindungen, an dessen Organisation die Lebensfunktionen gebunden sind.

Um den biologischen Aufbau zu untersuchen, sind daher jene Eigenschaften des Protoplasma zu beachten, die von der kolloidalen Eigenart abhängen, besonders das Quellungsvermögen und die Fähigkeit zur rückläufigen Entmischung und Koagulation oder Gerinnung. Der Entmischungsvorgang besteht nach *Bělař* darin, daß das Protoplasma auf innere oder äußere Reize hin sich in zwei oder mehrere Substanzen sondern kann, die sich in ihrer Viskosität und dem Lichtbrechungsvermögen unterscheiden. So können z. B., wie *Bělař* sagt, im völlig homogenen Protoplasma plötzlich Vakuolen auftreten, ohne daß eine Wasserzufuhr von außen nachweisbar ist. Man unterscheidet dann ein zähes Entoplasma (nach innen gelegen) und ein ganz dünnflüssiges, wasserklares Ektoplasma (nach außen gelegen). Es habe den Anschein, als ob das Protoplasma nicht nur reines Wasser, sondern auch kolloidale Lösungen ebenso zu binden und wieder abzugeben vermöge wie das Quellungswasser. Dieser Vorgang ist auch deshalb bemerkenswert, weil man so das Sichtbarwerden der eigentlichen Vererbungsträger und ihr späteres Erblassen leichter versteht.

Zwischen dem Protoplasma des Zelleibes und dem Protoplasma des Zellkernes besteht ein chemischer Unterschied, weshalb man ersteres Cytoplasma oder Zellplasma und letzteres Karyoplasma oder Kernplasma nennt.

Das Cytoplasma umgibt den Kern und schmiegt sich gegebenenfalls in einer mehr oder weniger dünnen Lage an die Zellwand an. Im allgemeinen unterscheidet man im Cytoplasma eine helle Grund-



substanz (Hyaloplasma) und in derselben eine Art Gerüstsubstanz, die meistens eine Reihe von Körnchen (Mikrosomen) enthält oder einschließt (Körnerplasma). Wahrscheinlich ist die etwas festere Hautschicht ein eigens differenziertes Organ, besonders weil sie die Nährstoffe beim Eintritt ins Protoplasma mehr oder weniger durchläßt oder abdrängt, je nachdem sie zur Assimilation geeignet sind.

Über die feinere Struktur der Gerüstsubstanz wurden verschiedene Ansichten entwickelt, die sich indessen nur scheinbar ausschließen. Einige behaupten, die Gerüstsubstanz werde durch Fäden von verschiedenem Lichtbrechungsvermögen gebildet und stelle ein Maschenwerk aus Fädchen und Zwischensubstanz dar. Daher die Namen Filar- und Fadentheorie. Die zweite Ansicht ist unter dem Namen Waben- und Schaumtheorie bekannt. Danach soll das Cytoplasma ein wabenförmiges Gebilde darstellen, wie man es in Emulsionen, z. B. von Olivenöl und einer Salzlösung, wahrnimmt. Mit anderen Worten: Die Gerüstsubstanz besteht in einer Art von Öllamellen, welche in dünnen Schichten eine leichte Flüssigkeit umgeben. Nach einer dritten Anschauung besteht das Zellengerüst aus vielen kleinen Körnern, die als Individuen zweiter Ordnung oder als „Elementarorganismen“ der Zelle bezeichnet werden. Wenn man von Deutungen der Form absieht, läßt sich nicht leugnen, daß alle Strukturen, die in den verschiedenen Theorien beschrieben werden, tatsächlich vorkommen. Selbst die Wabenstruktur hat man wenigstens als abgeleitete Erscheinung wirklich wahrgenommen, z. B. bei Seeigeln, wenn auch nicht in der Form von Emulsionen. Das lebendige Protoplasma ist offenbar beständigen Veränderungen unterworfen und wird dementsprechend bald in dieser, bald in jener Form erscheinen. Bestimmten Abschnitten der Zellentwicklung dürfte allerdings ein bestimmter, wahrscheinlich netzförmiger Bau entsprechen.

\*

\*

\*

Der Kern erscheint durchweg als ein abgegrenztes Gebilde innerhalb der Zelle (Abb. 6 bis 8 [Tafel]). Zuweilen gleicht er einem mehr oder weniger gewundenen Faden, z. B. beim Glockentierchen (Abb. 9 [Tafel]). In manchen Arten von Zellen, z. B. in den Drüsenzellen vieler Insekten, ist er verästelt oder vielgestaltig, wie in den Riesenzellen des



Knochenmarks. In Infusorien und Bakterien erscheint seine Substanz in der Form winziger Körner, die über die ganze Zelle ausgebreitet sind. Zumeist hat der Kern eine mehr oder weniger runde Form, die sich der allgemeinen Form der Zelle anpaßt. Die Zahl der Kerne ist verschieden. Für gewöhnlich hat jede Zelle nur einen Kern. Es gibt indessen auch Riesenzellen, die bis zu hundert und mehr Kernen aufweisen. Hierher gehören z. B. die Zellen des Knochenmarks, wie auch Milchröhren höherer Pflanzen.

Auch im Karyoplasma des Kernes unterscheidet man eine helle Grundsubstanz und eine Gerüstsubstanz, in der sich kleine Körner verschiedener Art befinden. Die Gerüstsubstanz erscheint wie aus einem Netz gewoben, das durch Anwendung bestimmter Färbungsmethoden deutlich sichtbar wird. Da das Netz bereitwillig bestimmte Farbstoffe aufnimmt, spricht man von Chromatin und Chromosomen ( $\tau\acute{o}$  χρώμα = Farbe). Indessen darf man sich diese Strukturen nicht als etwas Festes vorstellen, da auch das Karyoplasma bald netzförmig, bald körnig, bald schaumig erscheint. *Bělař* weist darauf hin, daß die Wirklichkeit einer im Leben nicht sichtbaren Struktur des Karyoplasma nur in den Fällen als sichergestellt gelten darf, wo diese Struktur nicht den Charakter einer Gerinnungsstruktur hat, wie sie auch an optisch völlig gleichmäßig gebauten Kolloiden durch Erwärmen oder durch Behandlung mit Säuren, Metallsalzen und anderen chemischen Agentien erzeugt werden kann. Dieser Charakter von Fällungsprodukten komme sehr vielen der in fixierten Kernen sichtbaren Kerngerüste zu. Man kann dieses um so entschiedener behaupten, weil das Aussehen je nach der Art und der Konzentration des Fixierungsmittels sich ändert. Es sei auch auf den schon erwähnten Vorgang der Entmischung hingewiesen.

Wenn man trotzdem an bestimmten Substanzen im Karyoplasma festhält, die als Chromatin und Kerngerüstsubstanz zu unterscheiden sind, so soll damit nur zum Ausdruck gebracht werden, daß aus dem Karyoplasma durch entsprechende Umformungen bestimmte Gebilde oder Chromosomen auftauchen, auf deren Teilung die Kern- und Zellvermehrung selbst beruht. In diesem Sinne hat auch *Maréchal*<sup>1</sup> als Chromatin jede Kernsubstanz bezeichnet, die leicht die basischen Farb-

<sup>1</sup> Sur l'ovogénèse des Sélaciens et de quelques autres Chordates. La Cellule XXIV, 1906.



stoffe oder Haematoxylin aufnimmt und sie lange genug zurückhält, um sie nicht leicht durch die Farbstoffe ersetzen zu lassen, die auf die übrige Zelle wirken. Für die echte Auffassung des Chromosoms ist diese Anschauung entscheidend. Wenn, wie *Maréchal* ausführt, das Chromosom wesentlich „une structure chromatique“ ist, dann wäre seine Individualität, die doch zur Erklärung der Vererbungstatsachen unentbehrlich ist, oft nur vorübergehend. Wenn indessen das Chromosom nur „une unité de structure“ ist, die zeitweise mit Chromatin imprägniert erscheint, so dürfte es keine einzige Beobachtung geben, die die Dauererhaltung der Chromosomen in Frage stellen könnte. Im gleichen Sinne nennt *Bělař* das Chromatin einen morphogenetisch charakterisierten Begriff, d. h. einen Begriff, der aus der Entstehung der Struktur zu erklären ist. Jedenfalls stellt der Bestand an Chromosomen jene Elemente dar, auf deren Teilung und Übertragung jede organische Entwicklung und Vererbung in erster Linie beruht.

Über den feineren Bau der Chromosomen lassen sich bereits Angaben machen, die auf eine wirkliche Gesetzmäßigkeit hindeuten. Bestimmte knotige Verdickungen der Chromosomen nennt man Chromomeren, die, wie *Bělař* ausführt, nicht nur an geeigneten Objekten im Leben beobachtet wurden, sondern die ganz allgemein in manchen Fällen konstante Größenunterschiede und eine bestimmte Lagerung innerhalb der Chromosomen aufweisen. Letzteres gilt vor allem für größere Teilstücke von Chromosomen, die durch Einschnürungen sichtbar werden, ebenso von den Stücken oder Trabanten, die nur durch einen dünnen Faden mit dem eigentlichen Chromosom verbunden sind. Zuweilen hat man auch Chromosomen beobachtet, die von einem spiralig gewundenen Chromatinfaden — auch Chromonema genannt — durchzogen sind. Das Chromonema scheint in einer Art Hülle oder Kalymma zu ruhen. Wie man sich den Bau des Chromosoms vorstellt, zeigt das Schema (Abb. 10), das auf den Zellforscher *E. Heitz* (Hamburg)<sup>2</sup> zurückgeht. Man erkennt deutlich die Hülle, die chromonemische Spirale mit den Chromomeren, die Einschnürungen und die Trabanten. Die Chromomeren zeigen gesetzmäßige Größenunterschiede

<sup>2</sup> Chromosomenstruktur und Gene. Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft, Bericht über die 11. Jahresversammlung, Leipzig 1935. 58 bis 103.



und vereinzelt auch Unterschiede im Bau sonst. Die Unterschiede in den einzelnen Chromomeren, die für Vererbungs- und Entwicklungsvorgänge Bedeutung haben können, erscheinen allerdings bis jetzt quantitativer Art zu sein. Ein qualitativer Unterschied findet sich nur in jenen Fällen, die später als frühe Differenzierung von Keimzellen

Abb. 10.

Schema eines Chromosoms. Unten die primäre Einschnürung. Im rechten Ast eine sekundäre Einschnürung mit großem Aststück, am Ende des linken Astes eine zweite Einschnürung mit Trabant. In dem Kalymma liegt das spiralige längsgeteilte Chromonema, das an bestimmten Stellen verdickt erscheint. Auf dem Chromonema liegen gleichsinnig angeordnet die Chromomeren. Sie zeigen gesetzmäßige Größenunterschiede und vereinzelt auch Strukturunterschiede (nach Heitz).



und Zellen, die dem Aufbau des Einzelwesens dienen, zu beschreiben sind. Während die Keimzellen die volle erbliche Ausstattung bewahren, büßen die anderen einen Teil ihrer Anlagen ein, indem die Endstücke der Chromosomen losgelöst werden und zerfallen.

Außer den Chromosomen finden sich in fast allen Zellen sogenannte Nukleolen, die *Bělař* als meist kugelige, gelegentlich auch andersgeformte Gebilde von relativ hohem Lichtbrechungsvermögen, sehr oft zähflüssiger Festigkeit und starker Neigung zu sauren Anilinfarbstoffen beschreibt. Als Kriterium der echten Nukleolennatur bezeichnet *Bělař* das Fehlen einer sichtbaren stofflichen Beteiligung an der Chromosomenbildung. Über die Bedeutung jener Gebilde, die man Centrosomen und Spindel nennt, kann erst in Verbindung mit der Funktion der Zell- und Kernteilung berichtet werden.



Um das Bild vom Bau der Zelle zu vollenden, seien noch einige andere Gebilde genannt, die zwar zum Teil ebenfalls wichtige Funktionen im Leben der Organismen erfüllen, doch die ohne nachweisbare Bedeutung für das Vererbungs- und Entwicklungsproblem sein dürften. In jungen Zellen finden sich oft kleine farblose, teilfähige Gebilde, die sich chemisch vom Cytoplasma nicht unterscheiden. Sie heißen *Plastiden*. Teilweise scheinen sie zur Bildung von Assimilationsstärke zu dienen. Ihre Hauptbedeutung ist jedoch eine andere. Aus ihnen gehen nämlich die *Chromatophoren* hervor, die in drei Klassen zerfallen: *Chloroplasten*, *Leukoplasten* und *Chromoplasten*. Die *Chloroplasten* oder *Chlorophyllkörper* ( $\chi\lambda\omega\rho\acute{o}\varsigma$  = grün und  $\phi\acute{\upsilon}\lambda\lambda\omicron\nu$  = Blatt) sind selbst farblos, enthalten aber ölartige Tröpfchen aus einem grünen, gelben und orangeroten Farbstoff. Die *Chlorophyllkörper* finden sich vor allem in den Laubblättern grüner Pflanzen. Sie sind im Haushalt der Natur sehr wichtig, weil durch sie die Assimilation von Kohlenstoff aus der Kohlensäure der Luft bedingt ist. Die *Chromoplasten* befinden sich besonders in Blumenblättern und Früchten, die *Leukoplasten* in den inneren Teilen der Pflanze. Die *Chromatophoren* fehlen im Protoplasma von Bakterien und zumeist auch in tierischen Zellen. Nach der Anschauung mancher Forscher gehören zu den *Plastiden* auch die *Mitochondrien* und der sogenannte *Golgiapparat*. Als *Mitochondrien* bezeichnet *Bělař* kugel- oder stäbchen-, selten netzförmige Stoffteilchen einer zähflüssigen Substanz, die im Leben etwas stärker lichtbrechend ist als das Cytoplasma und bei der Behandlung mit bestimmten Chemikalien in charakteristischer Weise reagiert. Worin die Funktion dieser Gebilde besteht, ist unsicher. Daß ihnen eine bestimmte Bedeutung zukommt, z. B. für die Entstehung von Stütz-, Muskel- und Nervenfibrillen, erscheint unzweifelhaft. Wie weit sie unter dem Gesichtspunkt der Vererbung Berücksichtigung finden müssen, läßt sich noch nicht ergründen. Der *Golgiapparat* stellt ein durchaus rätselhaftes Gebilde dar, dessen Funktion zumal auch unter dem Gesichtspunkt der Vererbung völlig ungeklärt ist.

Sehr verbreitet, besonders im Cytoplasma von Pflanzen, sind gewisse *Höhlungen*, die mit Zellsaft gefüllt sind und die je nach ihrem Zweck *Nahrungsvakuolen* (im Dienst der Verdauung) und *kontraktile Vakuolen* (im Dienst der Ausscheidung) genannt werden. Eigene



Vakuolen dienen auch zur Ablagerung von Fettröpfchen, Reservestärke, Aleuronkörnern, Eiweißkristallen und anderen Verbrauchsstoffen. Die säurebildenden Verdauungsvakuolen entstehen besonders, wenn die Nahrung mit Bakterien infiziert ist, während sterile Nahrung ohne solche Vakuolenbildung verdaut wird. Diese Beobachtung legt den Schluß nahe, daß die Säurebildung in den Vakuolen den Zweck hat, die Nahrung zu desinfizieren.

Als letztes Gebilde sei die Zellhaut genannt. Sie findet sich vornehmlich in Pflanzenzellen. In Tierzellen ist sie jedenfalls sehr dünn. Die Erscheinung der Plasmolyse (Loslösung des Zellinhaltes von der Zellumgrenzung) beweist, daß die Zellhaut nicht zur Regelung des Stoffwechsels dient, wie man früher annahm. Legt man Pflanzenzellen in eine Salzlösung, so dringt die Lösung durch die Zellhaut hindurch. Es gelingt ihr jedoch nicht, ins Protoplasma einzutreten. Dieses löst sich vielmehr von der Zellwand los und zieht sich zur Mitte der Zelle zusammen. Auch der Zellkern ist, wenigstens zur Zeit, wo sich keine Teilungsvorgänge vollziehen, von einer schützenden Kernhaut umgeben, die, wie die Zellhaut, ein Ausscheidungsprodukt des Protoplasma ist.

Daß zwischen den Bauteilen und Organen der Zelle eine innige physiologische Beziehung besteht, kann keinem Zweifel unterliegen. Dies gilt zumal vom Karyoplasma und Cytoplasma. Tatsächlich sind kernlose Zellen nicht lebensfähig. Andererseits wissen wir, daß sowohl der Kern wie das Cytoplasma an den beiderseitigen Funktionen beteiligt sein müssen, wenn auch die Art dieser Tätigkeit noch ungeklärt ist. Auch die tatsächlich vorhandene Kernplasmarelation läßt diese innige Beziehung beider erkennen.

Jedenfalls ist zwischen dem lebendigen Gebilde der Zelle und jedem anderen nichtlebendigen Gebilde ein grundsätzlicher Unterschied. Dies springt auch in jenen Fällen in die Augen, wo man auf den ersten Blick eine verwandte Organisation feststellen zu können glaubt.

Es ist nützlich, auf den Gegensatz zwischen Zellen und Kristallen hinzuweisen. Man braucht nur daran zu erinnern, daß jeder Teil der Zelle chemisch verschiedenartig und zweckmäßig differenziert gebaut ist und dem labilen Gleichgewicht zustrebt. Der Kristall dagegen ist ein durchaus gleichartiges Molekularaggregat im



stabilen Gleichgewicht mit der gleichen Anordnung der Teile und Kräfte in jedem Punkt und in jeder parallelen Richtung. Selbst die flüssigen Kristalle, die sich von gewöhnlichen Flüssigkeiten wesentlich dadurch unterscheiden, daß sie eine bestimmte Gestalt haben, zeigen in jedem Teil die durch Doppelbrechung angezeigte homogene Kristallstruktur und streben ebenfalls dem stabilen Gleichgewicht zu. Ihre äußere Form ist sehr mannigfaltig. Ammoniumoleat, Cholesteryloleat und Lezithin bilden z. B. schlanke optische einachsige Pyramiden mit gerundeten Kanten. Würde man einen flüssigen Kristall zur Kugel zusammendrücken, so würde er beim Nachlassen der Kraft sich sofort wieder zur Polyederform ausrecken. Das gleiche geschieht, wenn man den Kristall in Fragmente zerteilt. Auch in diesem Fall verwandelt sich jedes Fragment alsbald in einen regelmäßig gestalteten Ganzkristall. Überdies bestehen die flüssigen Kristalle nicht aus den außerordentlich großen Eiweißmolekeln wie das Protoplasma.

## 2. Die Funktion der Kern- und Zellteilung

Der Botaniker *Schleiden* war der Ansicht, daß sich Pflanzenzellen nach Art von Kristallen aus einer Mutterlauge (Cytoblastem) innerhalb der Zelle bilden. Zuerst entstehe der Nukleolus oder das Kernkörperchen. Um diesen lagere sich allmählich der Nukleus oder Kernkörper und um diesen endlich der Zellsaft und die Zellwand. Der Zoologe *Schwann* dehnte diese Ansicht auf die Tierzellen aus und fügte hinzu, daß sich das Cytoblastem nicht bloß innerhalb der Zellen, sondern auch in der interzellulären Substanz befinde, eine Anschauung, die wegen der Eiterbildung im tierischen Organismus nur mühsam überwunden werden konnte. Es ist indessen gelungen.

Heute weiß man, daß es überhaupt keine freie Zellbildung gibt, daß vielmehr eine Zelle nur durch die Teilung einer vorhergehenden Zelle entsteht. Für die Pflanzenzellen wurde diese Anschauung bereits von *Mohl* und *v. Nägeli* 1846 klar ausgesprochen. Eine allgemeine Formulierung gab der Pathologe *Rudolf Virchow* 1858 durch seinen Satz: *Omnis cellula ex cellula* — Jede Zelle aus einer Zelle. „So wenig wir noch annehmen“, so heißt es in *Virchows* *Zellulärpathologie* (Berlin 1858), „daß aus den Resten einer tierischen oder pflanzlichen Zersetzung ein Infusorium oder



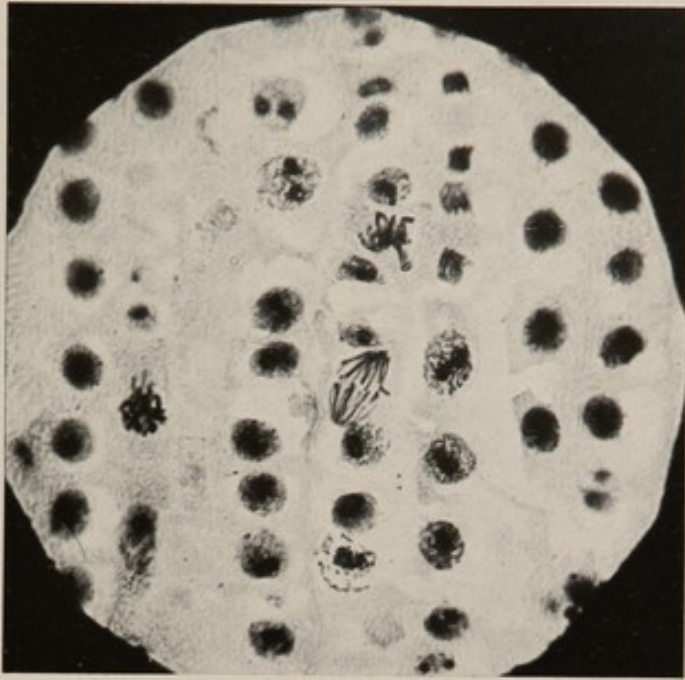


Abb. 11. Kern- und Zellteilungen bei Pflanzen aus dem Längsschnitt einer wachsenden Wurzelspitze.

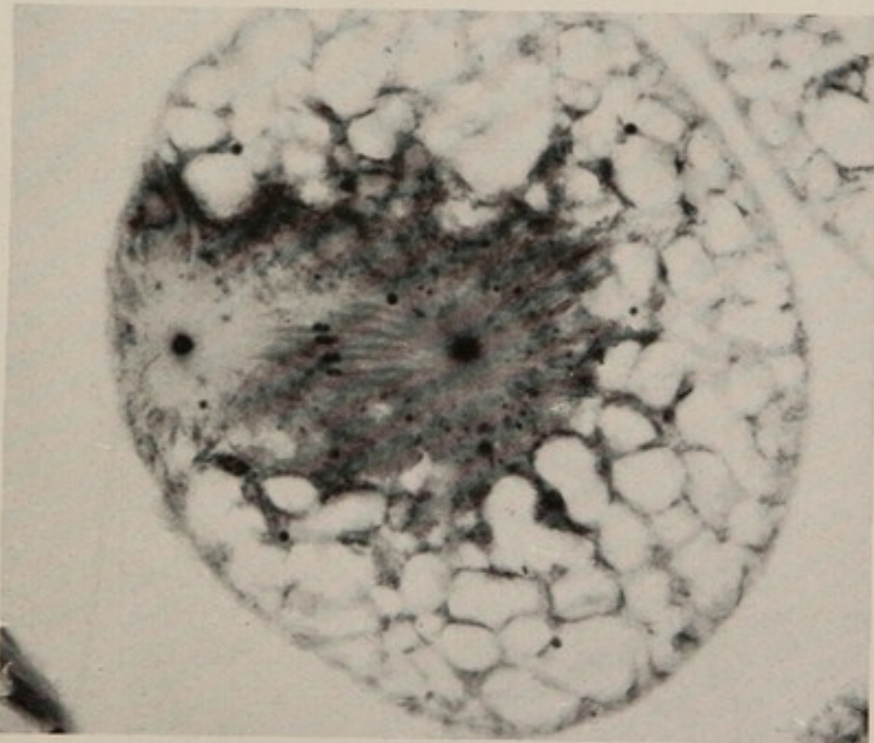


Abb. 13. Kern- und Zellteilung aus einer tierischen Eizelle.



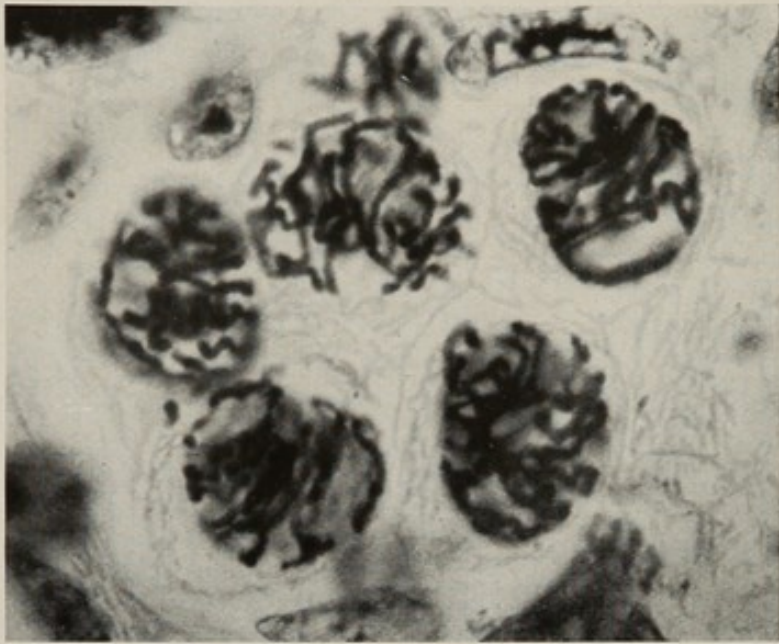


Abb. 14. Chromosomen von tierischen Zellen im Anfang der Kernteilung.



Abb. 15. Chromosomen von tierischen Zellen in der Auswirkung der Kernteilung.



ein Pilz oder eine Alge sich bilden, so wenig lassen wir in der physiologischen oder pathologischen Gewebelehre es zu, daß sich aus irgendeiner unzelligen Substanz eine neue Zelle aufbauen könne. Wo eine Zelle entsteht, da muß eine Zelle vorausgegangen sein . . ." Daher die Anschauung von einer kontinuierlichen Entwicklung. Auch die Bedeutung des Zellkerns hat *Virchow* in seiner Zellularpathologie hervorgehoben, indem er die kernhaltigen Elemente als die Ausgangspunkte jeglichen Wachstums und jeder Vermehrung, physiologisch und pathologisch, in allen Geweben bezeichnete. Der Satz: „Omnis nucleus e nucleo“ (Jeder Zellkern aus einem Zellkern) hat ebenfalls allgemeine Anerkennung gefunden.

Im vorliegenden Abschnitt werde ich zunächst die ordentliche Kern- und Zellteilung beschreiben. Sie wurde ziemlich gleichzeitig von *Heuser*, einem Mitarbeiter von *Eduard Strasburger*, von *L. Guignard* (Paris) und von *E. van Beneden* (Lüttich) entdeckt. Wie *Eduard Strasburger* in seiner zusammenfassenden Darstellung über „Die Ontogenie der Zelle seit 1875“<sup>3</sup> bemerkt, habe ihn selbst der Umstand, daß er sein Urteil besonders auf das Verhalten von Pollenmutterzellen stützte und die allgemeine Gültigkeit der Längsspaltung daher bezweifeln mußte, auf einen unrichtigen Weg gebracht, so daß er das Wesen der Kernteilung oder die Karyokinese nicht erkannt habe.

Meine Beschreibung beruht auf Beobachtungen an feinen Längsschnitten (10  $\mu$ ) durch Bohnenwurzeln, die nach entsprechender Fixierung und Färbung alle Stadien nebeneinander zeigen (Abb. 11 [Tafel]). Wenn wir die verschiedenen Stadien ihrer zeitlichen Folge gemäß ordnen, erhalten wir folgende Übersicht über den Verlauf der Teilung, die durch die Abbildung 12 verdeutlicht wird.

Ehe die Zelle sich zur Teilung anschickt, erkennt man im Zellkern ein feines Netzwerk, das aus zahllosen Körnchen zusammengesetzt erscheint. An einigen Stellen ist die Chromatisierung stark verdichtet (Karyosomen). Allmählich zieht sich das Netzwerk in bestimmten gewundenen Fäden zusammen. In vielen Zellen erkennt man den Anfang einer längsweisen Spaltung der Fäden. Dieses erste Stadium bezeichnet man als die Prophase oder die einleitende Phase der Zellteilung.

<sup>3</sup> In Lotsys „Progressus rei botanicae“ I 1906 veröffentlicht.



Während sich nun die Kernhaut aufzulösen scheint, beobachtet man immer deutlicher die Chromosomen, die in einer ganz bestimmten Zahl auftreten. Ihre Gestalt ist in unserem Falle keilförmig. Mit der Spitze zueinandergekehrt, liegen sie wie zu einem

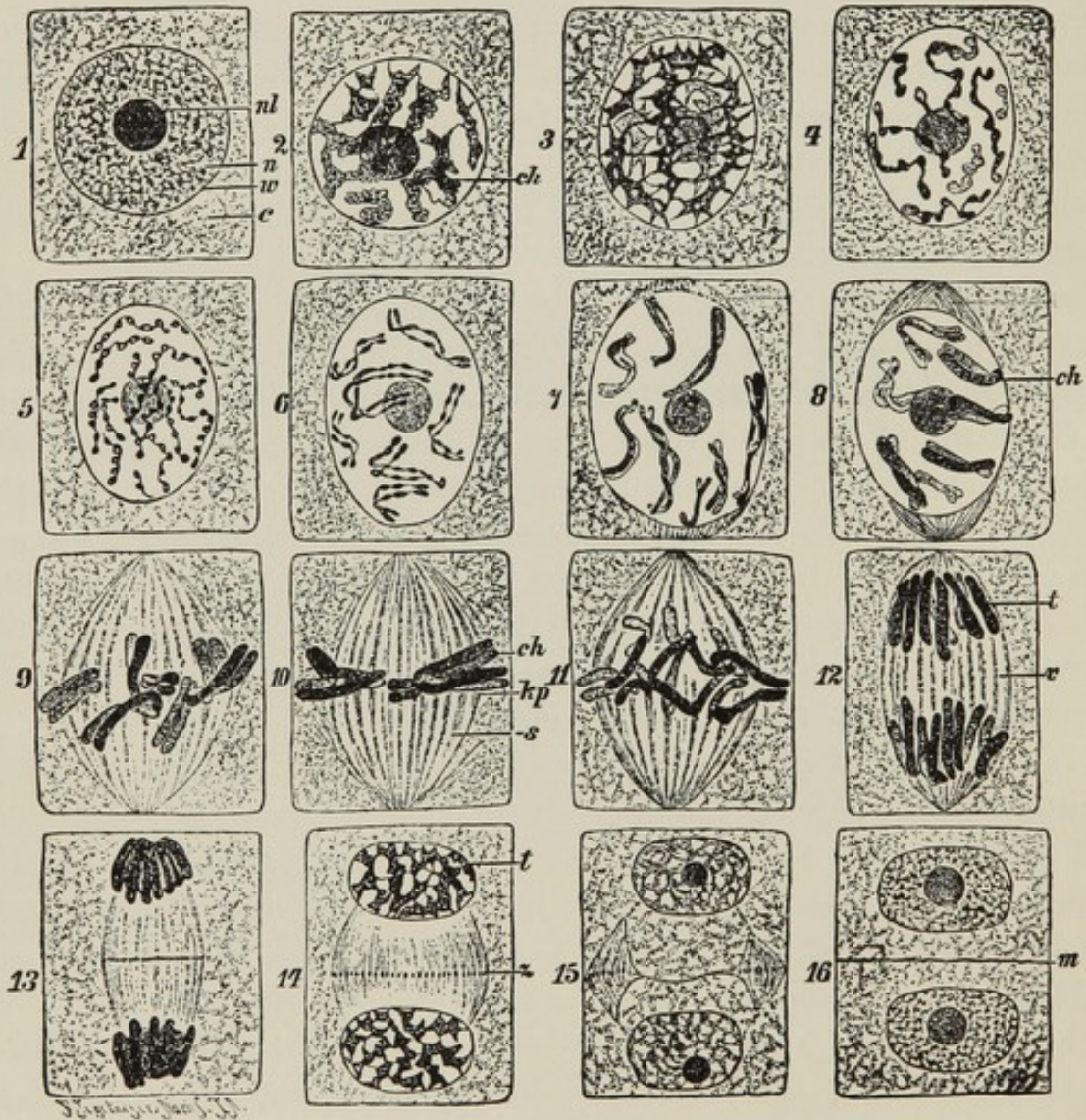


Abb. 12. Schema der Kern- und Zellteilung aus dem embryonalen Gewebe einer höheren Pflanze. n Zellkern, nl Nukleolus, w Kernwandung, c Cytoplasma, ch Chromosomen, s Spindel, kp Kernplatte, t Tochteranlage, v Verbindungsfäden, z Zellplatte, m neue Scheidewand. — 1 Ruhender Kern. 2 bis 5 Bildung der Chromosomen. 6 Spaltung der Chromosomen. 7 bis 8 Kontraktion der Chromosomen. 9 Auflösung der Kernwandung, Bildung der Spindelfasern, Einordnung der gespaltenen Chromosomen in die Äquatorplatte. 10 fertiggestellte Kernplatte. 11 Trennung der Tochterchromosomen. 12 bis 16 Bildung der Tochterkerne. 13 bis 14 Bildung der Zellplatte. 15 bis 16 Bildung der Querwand (nach Strasburger).



Sterngebilde geordnet in der Äquatorialebene der Zelle. Zugleich erscheint in der hellen Grundsubstanz der Zelle eine Spindel aus zarten Fasern zusammengesetzt. Die Fasern breiten sich über die Zelle in der Längsrichtung aus und konvergieren in den äußersten Enden strahlenförmig in zwei Punkten, die man die Pole der Zelle nennt. Mit der Anordnung der Chromosomen am Äquator ist die zweite Phase der Zellteilung, die man Metaphase nennt, abgeschlossen. Es ist bemerkenswert, daß jedes Chromosom an bestimmter Stelle eine Einschnürung aufweist, die dem Äquator zugerichtet ist.

Es folgt die Anaphase, die darin besteht, daß die Hälften der längsgespaltene Chromosomen sich voneinander lösen. Nur kurze Zeit verbleiben die Doppelsegmente am Äquator der Zelle und erfreuen uns durch ihre schöne Gruppierung, die man als die Verdoppelung der Äquatorialkrone bezeichnet hat. Dann weichen die beiden Hälften eines jeden Chromosoms an der Einschnürungsstelle auseinander, um sich in entgegengesetzter Richtung zu den beiden Polen zu bewegen. Die Führung für die Scheitelpunkte der Chromosomenkeile scheinen die zarten Fasern der Spindel zu übernehmen.

Die Telophase oder Endphase ist schnell vollendet. An den Polen angekommen, schließen sich die Chromosomen zu netzartigen Strukturen zusammen, die allmählich verblassen. Die Kernhaut erscheint aufs neue. Die Spindel verschwindet. Nur in der Äquatorialebene scheint sie noch für kurze Zeit weiterzubestehen. Dort beobachtet man nämlich eine Anzahl feiner Fasern, die in der Mitte zu Körnchen anschwellen und so eine sogenannte Zellscheibe oder Zellplatte bilden. Sie ist der Anfang einer Scheidewand, die nach kurzer Zeit die beiden Zellen für immer voneinander trennt.

\*             \*             \*

Im allgemeinen weist der Verlauf der ordentlichen Kernteilung in Tierzellen keine wesentliche Verschiedenheit auf. Zellen aus dem Keimgefüge von Schwanzlurchen sollen uns mit den Vorgängen vertraut machen. Die Zellen wurden in dem bereits erwähnten Gemisch aus Osmiumsäure, Chromsäure und Essigsäure



fixiert und nach dem ebenfalls erwähnten *Heidenhainschen* Haematoxylinverfahren gefärbt. Die Abbildungen 14 und 15, die auf einer *Tafel* vereint sind, zeigen uns mikrographische Aufnahmen. Man sieht die Chromosomen mit großer Deutlichkeit. Abbildung 14 zeigt eine Prophase, und zwar die Chromosomen im Begriff, sich am Äquator der Zelle zu ordnen. Abbildung 15 stellt die Chromosomen von Tochterzellen nach vollzogener Kernteilung dar. Ich bitte hier auch die Abbildung 13 [*Tafel*] ins Auge zu fassen, die — aus dem Keimgefüge eines Egels genommen — sehr klar das Kernteilungsbild im Ganzen erkennen läßt. In der Mitte sind die kleinen Stäbchen der Chromosomen. Mit Hilfe einer Spindel, die zwischen zwei Polen ausgebreitet ist, soll

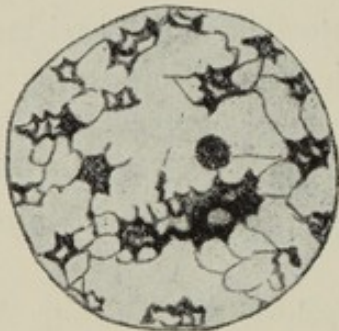


Abb. 16. Zellkern im ersten Stadium der Kernteilung.



Abb. 17. Anfang der Chromosomenisolierung.

gerade die Abwanderung der Chromosomenhälften nach den Polen erfolgen. Die Textabbildungen 16 bis 23 sind Mikrozeichnungen, die die Einzelheiten wiedergeben. Mit Hilfe eines Spiegels wird das gleichzeitig direkt beobachtete mikroskopische Bild in allen wesentlichen Linien festgehalten. Wer diese Zeichnungen mit dem vorausgegangenen Schema vergleicht und die folgende Beschreibung der äußerst wichtigen Vorgänge verfolgt, wird die Bedeutung der Chromosomen für die Gesetze der Vererbung und Entwicklung viel besser erfassen, als es sonst möglich wäre.

Man entdeckt auch hier im Zellkern der Prophase eine bestimmte Anzahl gewundener Fäden. Wie man aus den Abbildungen 21 und 22 sieht, ist die Zahl 24. Wenn man alle unklaren Fälle ausscheidet und bei der Untersuchungsmethode alle Vorsicht walten läßt, ergibt sich



die Konstanz der Zahl als ein durchaus gesichertes Ergebnis. Sofort bei ihrer Loslösung aus der Netzstruktur und nicht erst in einer späteren Phase spalten sich die dünnen, langen Chromosomen der Länge nach in zwei Hälften, ohne jedoch auseinanderzuweichen (Abb. 16 bis 18). Letzteres geschieht erst, sobald sie in der



Abb. 18. Längsspaltung von Chromosomen in der Vorbereitung zur Kernteilung.

Äquatoriallinie des Kernkörpers angeordnet liegen, wobei die Scheitelpunkte der keilförmigen Gebilde stets dem Kernäquator zugekehrt sind. Alle Beobachtungen stimmen darin überein, daß, wie ich 1912 in einem Beitrag zur Zeitschrift „La Cellule“ beschrieben habe, die sich trennenden Hälften, wenn auch der ganzen Länge nach bereits in der Prophase voneinander unterschieden, nunmehr in der Anaphase (Abb. 19) zuerst am Scheitelpunkt des Knickungswinkels stärker auseinanderweichen, gerade als ob Gewalt auf sie ausgeübt würde, sei es Zug von außen oder Druck von innen. Die Hälften gleiten gleichsam mit den Winkelseiten auseinander, wobei die eine Hälfte nach oben, die andere nach unten einen Bogen beschreibt. Dabei sind die kleinen Chromosomen — acht an der Zahl — rasch voneinander gelöst, die größeren — sechzehn — müssen oft erst das eine ihrer Enden oder beide Enden voneinander befreien.

Das Stadium des Auseinanderweichens in der mittleren Anaphase erscheint in den Präparaten verhältnismäßig selten, und wenn vorhanden, ist es noch seltener durchsichtig genug, um eine genaue Analyse zu erlauben. Die eben erwähnte Abbildung stellt die Hälfte einer großen Keimzelle dar aus zwei einander folgenden Schnitten von 15  $\mu$ . Das Mikrotommesser hat die Äquatorialebene unter einem



Winkel von etwa  $30^\circ$  getroffen. Nur wenige Chromosomen an den seitlichen Übergangszonen wurden verletzt. Überall sieht man das eben beschriebene Auseinanderklappen oder -gleiten der Hälften, das, wie es scheint, sehr schnell vor sich geht. Dabei scheinen sich Knickungswinkel und Schenkellänge der einmal in die Spindel eingefügten Längshälften bis zur Ankunft am Pol gleichzubleiben, wenigstens nachdem die Umkehr der Chromosomenhälften vollendet ist. Der Bogen, den die Beugungsstelle beim Wenden nach oben und nach unten hin beschreibt, liegt bald zum Innern der Spindel hin, bald nach außen.

In jedem Fall vollzieht sich, wie bereits angedeutet wurde, das endgültige Auseinanderweichen der Chromosomenenden weit langsamer als das der Knickungswinkel, weil eben zumal die langen Chromosomen an ihren Enden verschlungen sind und so zurückgehalten werden. Die Epithelzellen einer Salamanderlarve, die nie von einem Mikrotommesser berührt wurde, zeigt eine Teilungsfigur von großer Regelmäßigkeit (Abb. 20). Man sieht, wie zwei Chromosomenhälften ihre Enden noch

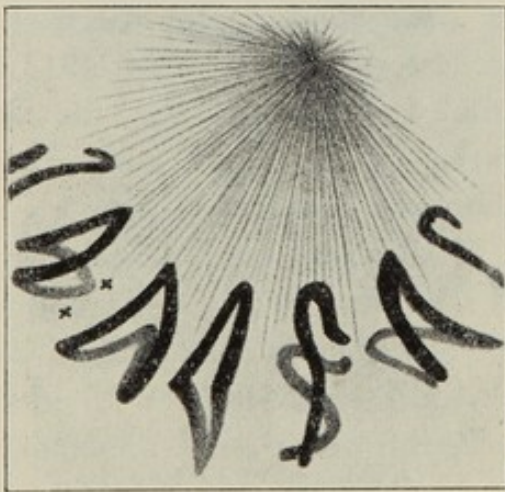


Abb. 19. Auseinanderweichen von Chromosomen auf der Höhe der Kernteilung.

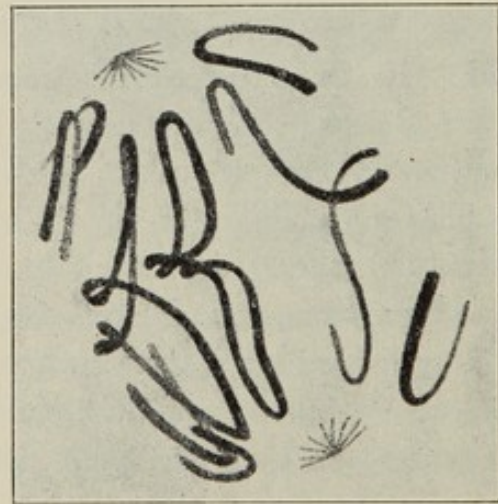


Abb. 20. Chromosomen auf dem Wege zum Pol, am Äquator noch mit den Enden verschlungen.

umschlungen halten, während die Scheitelpunkte bereits weit voneinander getrennt den Pol umgeben. Das Spiegelbild oben und unten ist ein vollkommenes.

Auch in anderen Abbildungen, die ich beifüge, sieht man die 24 Chromosomen — 16 große und 8 kleine — mit voller Deutlichkeit.



24 ist somit in unserem Beispiel die kleinste Zahl individualisierter Einheiten, die nach Abschluß der Metaphase auseinanderweichen (Abb. 21 und 22).

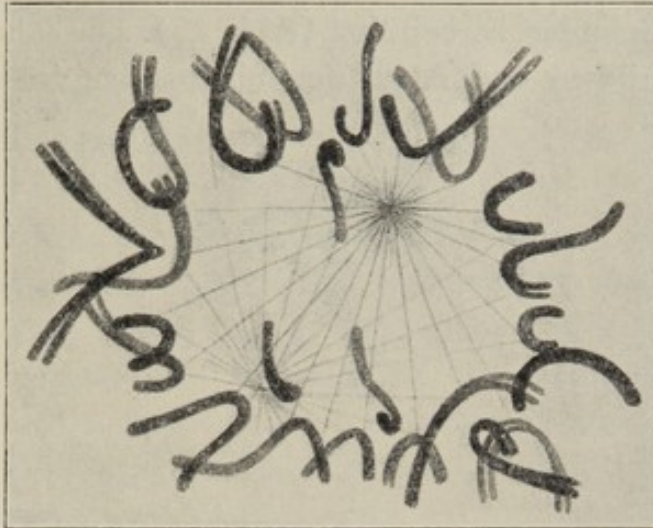


Abb. 21. 24 Chromosomen (16 große, 8 kleine) auf der Höhe der Kernteilung, aus dem Keimgefüge tierischer Zellen.

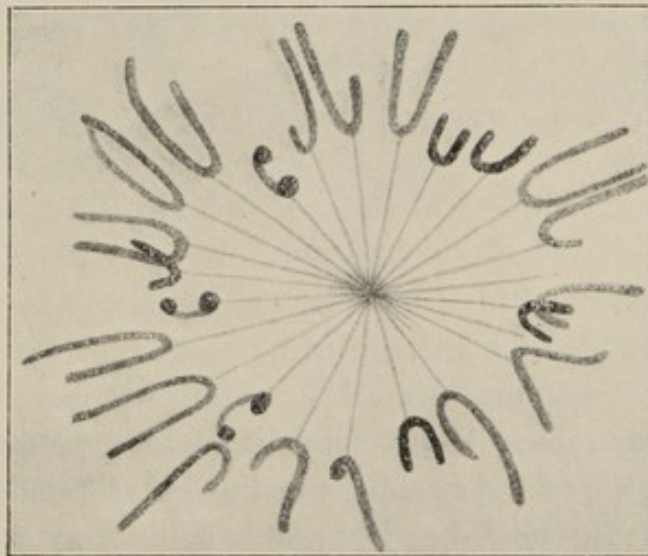


Abb. 22. Die Chromosomen nach vollendeter Kernteilung.

In diesem lebendigen Mechanismus ist die Anaphase das Bedeutungsvollste. Sie besteht aus drei Stadien, dem ersten Auseinanderweichen der Längshälften am Scheitelpunkt der Knickungswinkel, in der vollendeten Umkehr der im Bogen auseinanderweichenden



Schleifenwinkel bis zur letzten Berührung der sich trennenden Hälften, endlich dem Wandern zum Pol nach ihrer vollen Loslösung voneinander.

Die Zellteilung findet ihren Abschluß in der *Telophase*, welche die Umgestaltung der Chromosomen zu netzartigen, lang ausgezogenen, bandförmigen Gebilden herbeiführt (Abb. 23). Die Chromosomen sind durch feinste Brücken und Ausläufer miteinander verbunden.

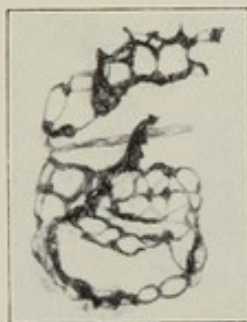


Abb. 23a.



Abb. 23b.

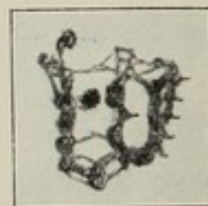


Abb. 23c.

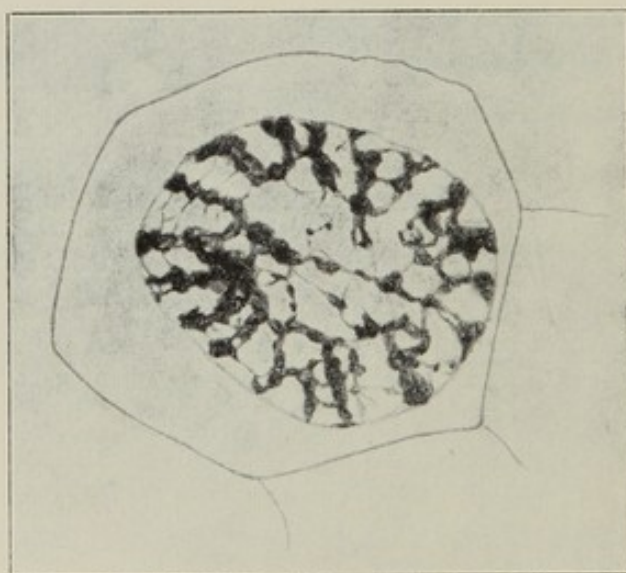


Abb. 23d.

Abb. 23a bis 23d.

Übergang der Chromosomen zur Netzstruktur am Ende der Kernteilung.

Bis zur nächsten Kernteilung sind die Chromosomen mannigfachen Ernährungsveränderungen durch Assimilation und Dissimilation unterworfen, wobei ihre Form sich völlig ändert und die auf die Hälfte verminderte Substanz sich wieder aufbaut. Trotzdem zeigt die Konstanz der Zahl, ferner ihre stets gleiche Gestaltung, die ähnliche Art der Verwandlung sowohl im Aufstieg zur Metaphase wie im Abstieg durch die Telophase hindurch (vgl. Abb. 32 [Tafel]), daß sie von Zellteilung zu Zellteilung eine gewisse Unabhängigkeit und strukturelle Kontinuität bewahren und darum eine gewisse



Individualität haben. Einwände dagegen beruhen zum Teil auf Fixationsfehlern, z. B. in der Art der Anwendung der Osmiumgemische, und auf anderen Fehlern in den Versuchsmethoden.

Man darf daher mit höchster Wahrscheinlichkeit behaupten, daß es gerade die Chromosomen sind, welche als unabhängige Gebilde durch alle Zellgenerationen hindurch weitergegeben werden, ohne ihre Individualität einzubüßen.

Die Unterschiede zwischen der Kernteilung von Pflanze und Tier sind unwesentlicher Art. Von besonderer Bedeutung ist das Centrosoma, das sich nur in Tierzellen und nicht in den Zellen höherer Pflanzen findet. Es läßt sich in den Keimzellen des Pferdespulwurmes *Ascaris megalocephala* beobachten. Noch ehe die Kernwand sich aufgelöst hat, erscheint es als kleines Doppelkugelnchen, das durch Selbstteilung eines Einzelkugelnchens von Protoplasmakörnchen entsteht. Zu Beginn der Metaphase weichen die Tochtercentrosomen auseinander und wandern in halbkreisförmigem Bogen zu den Polen der Zelle, wo sie das Zentrum eines Strahlenfeldes bilden, das bei *Ascariseiern* sowohl wie bei den Eiern von Seeigeln mit überraschender Klarheit hervortritt. Manche meinen, daß das Centrosoma ein beständiges Organ der Zelle sei und daß ihm in den Teilungsvorgängen eine wesentliche Bedeutung zukomme. Dagegen spricht zunächst das Fehlen der Centrosomen in den Kernteilungen höherer Pflanzen. Freilich wird es möglich sein, daß das Centrosoma zwar vorhanden, aber bis jetzt nicht sichtbar gemacht werden konnte. Solange man es nicht nachweist, bleibt jedoch der Einwand bestehen. Ferner spricht gegen die wesentliche Bedeutung des winzigen Körperchens für die Kernteilung die Tatsache, daß die Chromosomenteilung eintreten kann, ehe sich das Centrosoma geteilt hat und zu den beiden Polen gewandert ist. Es dürfte darum wahrscheinlich sein, daß das Centrosoma nur ein vorübergehendes Kernprodukt ist. Jedenfalls beteiligen sich die Centrosomen an der Bildung der Spindel. Und diese beeinflußt die gleichförmige Anordnung der Mutterchromosomen am Äquator der Zelle und die Verteilung der halbierten Chromosomen auf die beiden Tochterkerne. Die Tendenz der Längsspaltung und die eigentliche Ursache ihrer Durchführung liegen im lebendigen Chromosom selbst.



Die eben beschriebene Art der Kernteilung ist der gewöhnliche Vorgang der Zellvermehrung. Man nennt ihn auch wohl *Mitose* wegen der Bildung chromatischer Fäden oder *Karyokinese* wegen der Bewegung des Kerns oder auch *indirekte oder mitotische Zellteilung*. Der letzte Name steht im Gegensatz zur *direkten oder amitotischen Zellteilung*, die *Oskar Hertwig* *Kernzerschnürung* nannte. Diese Art der Teilung wurde zuerst von *Remark* 1841 an roten Blutkörperchen beobachtet. Wie der Name besagt, besteht der Vorgang in einer Zellzerschnürung ohne Chromosomenbildung. Er findet sich gewöhnlich in Zellen, deren Entwicklung zu Ende geht. Man ist überhaupt geneigt, die Zellzerschnürung als einfachen Zerfall zu deuten, da man auch bei Einzelligen eine Art von ordentlicher Kernteilung beobachtet hat.

\*                     \*                     \*

Außer der beschriebenen Art gibt es in der Organismenwelt eine weitere Form der Kern- und Zellteilung, die als *außerordentliche* sich in die junge Entwicklung eines Organismus bald nach der Befruchtung einschaltet. Um diese Kern- und Zellteilung zu verstehen, ist zunächst ein kurzes Wort über die Keimzelle und ihre Vereinigung in der Befruchtung vorauszuschicken.

Die Fortpflanzung der Organismen besteht in der Hervorbringung eines neuen Einzelwesens gleicher Art. Dieser Vorgang beruht typisch auf der Vereinigung von zwei verschiedenen Protoplasamassen, welche *Ei- und Samenzelle* heißen. In höheren Pflanzen z. B. fällt ein samenhaltiges Staubkorn auf die Fruchtnarbe des Griffels und wächst bis zum Embryosack des Fruchtknotens hindurch, um sich dort mit der Eizelle zu vereinen und einen neuen Organismus zu bilden, der alsbald beginnt, sich selbst zu gestalten, unbekümmert um die Pflanze, aus der er hervorgeht.

Es gibt somit zwei Arten von Keimzellen: männliche und weibliche. An Gestalt und Größe verschieden, sind sie unter dem Gesichtspunkt ihrer Anlagen grundsätzlich ebenbürtig.

Die Eizelle (Abb. 24 [Tafel]) ist verhältnismäßig groß. Sie ist reich an Cytoplasma und Deuteroplasma (z. B. Dotter) und besitzt einen



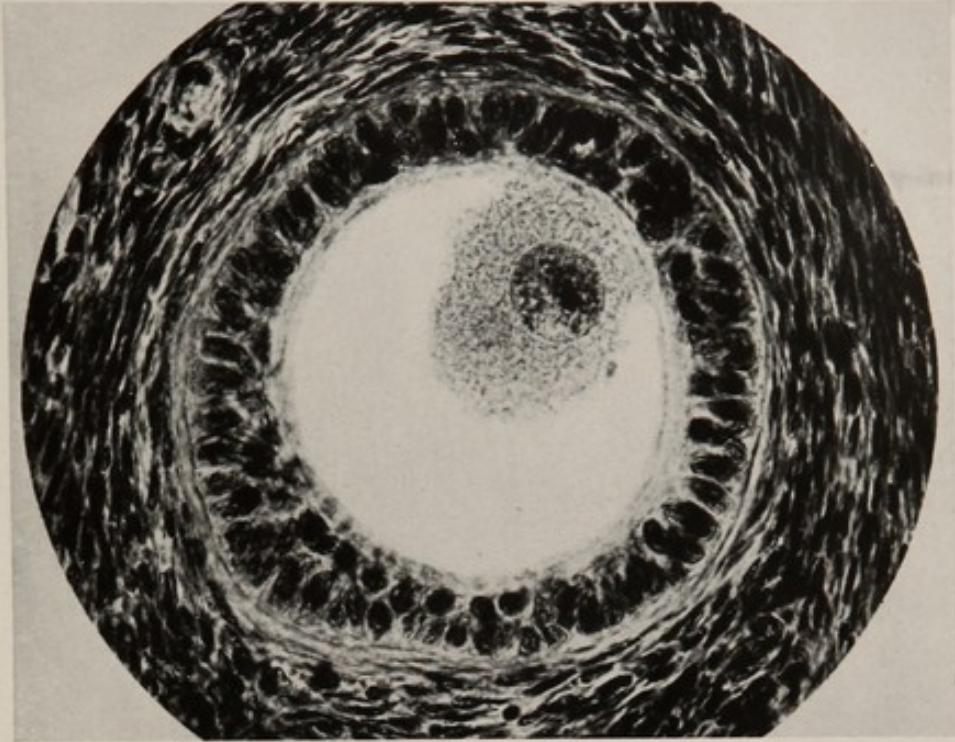


Abb. 24. Eizelle mit dem Kernplasma, von Nährzellen und schützenden Geweben eingehüllt.

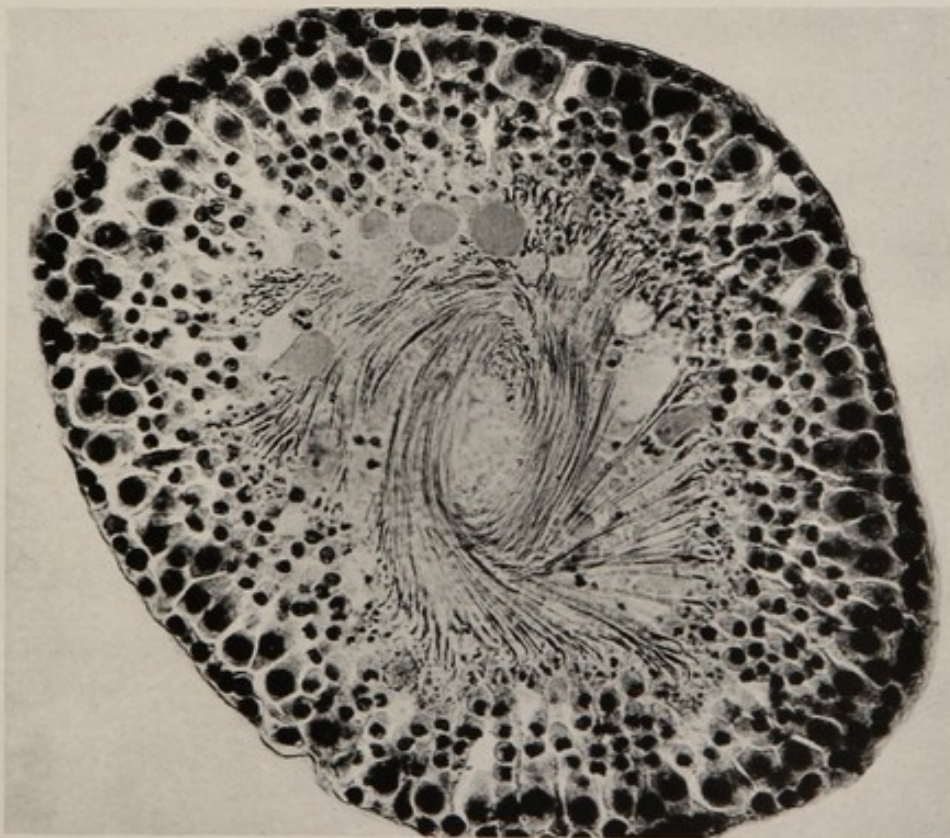
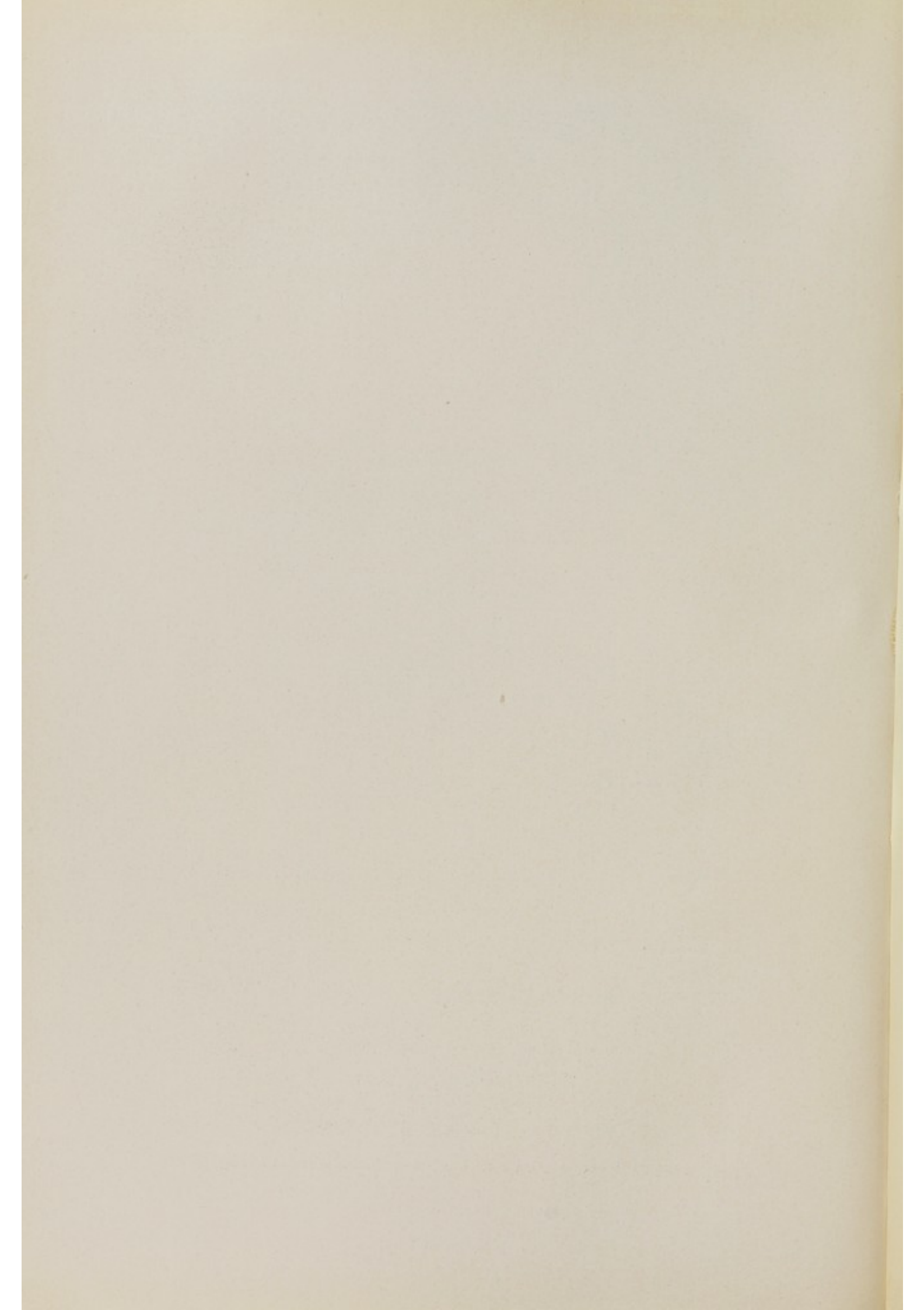


Abb.25. Männliche Keimzellen mitten in einem Querschnitt des Keimgefüges.







großen Kern mit einem klaren Nukleolus. Sie ist mit schützenden Häuten umgeben, wie Dotterhaut, Eiweißmasse, Kalkschale. Bei einem Hühnerei kann man alle diese Teile sehr leicht unterscheiden. Im frisch gelegten Hühnerei ist allerdings aus der Eizelle bereits eine Keimscheibe geworden, die aus zahllosen Zellen besteht. Dieses Zellenhäufchen findet man leicht, da es stets oben auf dem Dotter schwimmt. Der Dotter ist nämlich durch die sogenannten Chalazen so im Ei befestigt, daß er bei jeder Wendung um die Längsachse des Eies zu schwingen vermag, wobei der schwerere Dotterteil nach unten gelangt und die leichte Keimscheibenregion nach oben, d. h. direkt unter die brütende Henne.

Unvergleichlich kleiner ist die Samenzelle. In der Abbildung 25 (*Tafel*) haben wir einen Schnitt durch das männliche Keimgefüge eines Tieres vor uns. Wir erkennen eine große Zahl langgestreckter Fäden, denen man das Eigentümliche einer Zelle gar nicht ansieht. Trotzdem handelt es sich um typische Zellen von unbeschreiblicher Winzigkeit. Wesentlich gleich der Eizelle enthalten sie vor allem das Kernplasma, das von einer dünnen Schicht Cytoplasma eingeschlossen ist. Das Kernplasma befindet sich im Kopf der Zelle. Wie die Abbildung 26 zeigt, ist eine

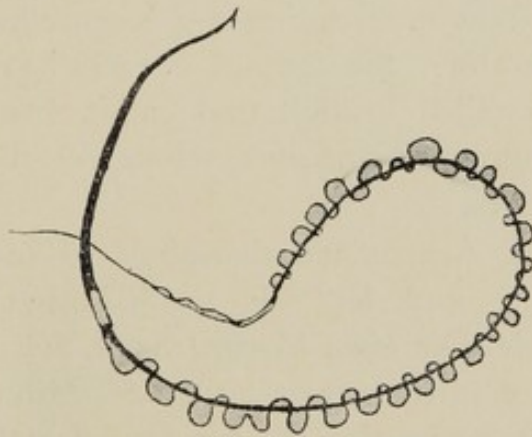


Abb. 26. Samenzelle mit Spitzenstück und Widerhaken, Kopf, Mittelstück, Schwanzfaden und wallender Membran.

Samenzelle oft mit einer Geißel ausgerüstet, die der Fortbewegung dient. Die Geißel ist mit einer wallenden Haut umgeben. Am Kopf der Zelle ist eine Spitze mit einem Widerhaken. So ist das Eindringen in die Eizelle zur Verschmelzung des männlichen und weiblichen Kernplasma erleichtert.



Ich muß nun im einzelnen die Entwicklung der Keimzellen schildern. Als grundlegende Beispiele wähle ich wiederum klassische Objekte, nämlich die Keimzellen von Lurchen und vom Pferdespulwurm *Ascaris megalocephala*. Die Entwicklung in der Pflanzenwelt ist ähnlich. Wir wählen das ebenfalls klassische Beispiel aus der Keimzellenentwicklung der Lilie.

Die Befruchtung besteht in der Vereinigung von zwei Zellkernen, von denen der eine der Samenzelle, der andere der Eizelle angehört. Aus der Vereinigung geht ein einziger Zellkern hervor. Dieser ist grundlegend für die Gestaltung des neuen Lebewesens, dessen Keim- und Körperzellen durch Kern- und Zellteilungen herausgebildet werden. Die Körperzellen differenzieren sich zu Geweben und Organen, um schließlich ihre Differenzierungs- und Teilkraft wieder einzubüßen. Der Organismus stirbt ab. Auch die Keimzellen sind dem Tod verfallen, wenn keine Befruchtung eintritt. Dieses Grundgesetz aller Entwicklung wurde, wie ich schon erwähnt habe, zunächst von *Oskar Hertwig* im Jahre 1875 an Seeigeleiern und später von *van Beneden* im Jahre 1883 an den Keimzellen des Pferdespulwurms festgestellt. Die Entwicklungsgeschichte der Keimzellen wiederholt sich in jeder neuen Generation. Sie ist ein Kreislauf, der mit der Vereinigung der Keimzellen beginnt und endet. Ich beginne mit der Schilderung des Vereinigungsvorganges selbst. Als Beispiel diene das Ei des Pferdespulwurmes.

Der Pferdespulwurm *Ascaris megalocephala* gehört zu den Fadenwürmern (Nematoden) und lebt als unschädlicher Parasit in den Eingeweiden der Pferde. Die etwa 15 cm langen Tiere sind von großer Fruchtbarkeit. Das Weibchen enthält bis zu 64 Millionen Eier. Kurze Zeit nach der Befruchtung werden die Eier aus dem Darm des Wirtes entleert, um nach zwei bis drei Monaten, nachdem sich die Embryonen gebildet haben, den Weg zurückzufinden. Es ist zu bemerken, daß *Ascaris megalocephala* in zwei Varietäten vorkommt, von denen die Zellen der einen zwei Chromosomen, die der anderen vier Chromosomen in den Kernen bergen.

Aus Gründen, die bald zu erörtern sind, enthalten Ei- und Samenzelle im Augenblick der Befruchtung nur die Hälfte der gewöhnlichen Zahl der Chromosomen in den Körperzellen, bei *Ascaris megalocephala*



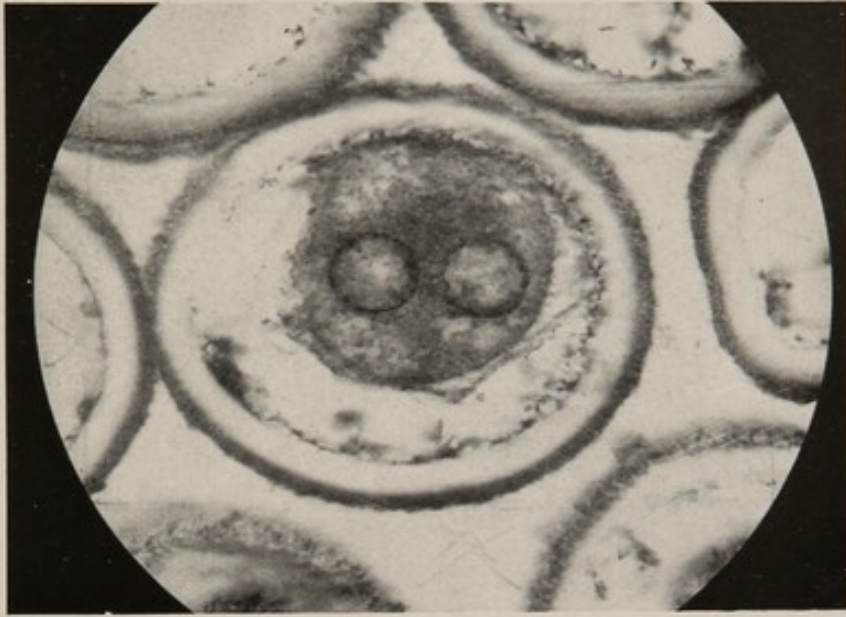


Abb. 27. Befruchtete Eizelle mit beiden Kernen.



Abb. 28. Befruchtete Eizelle mit vier Chromosomen,  
zwei männlichen und zwei weiblichen Ursprungs.  
Auftauchen der Centrosomen.



Abb. 29. Scheidung von Keimzellen und Körperzellen.



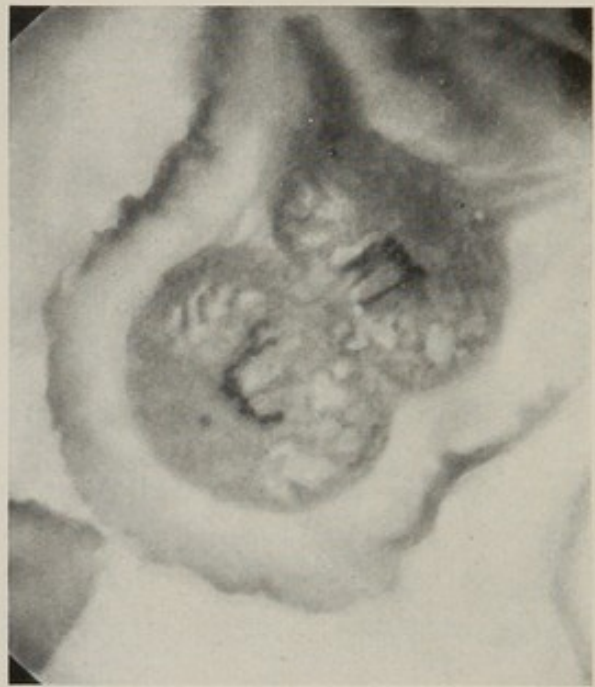
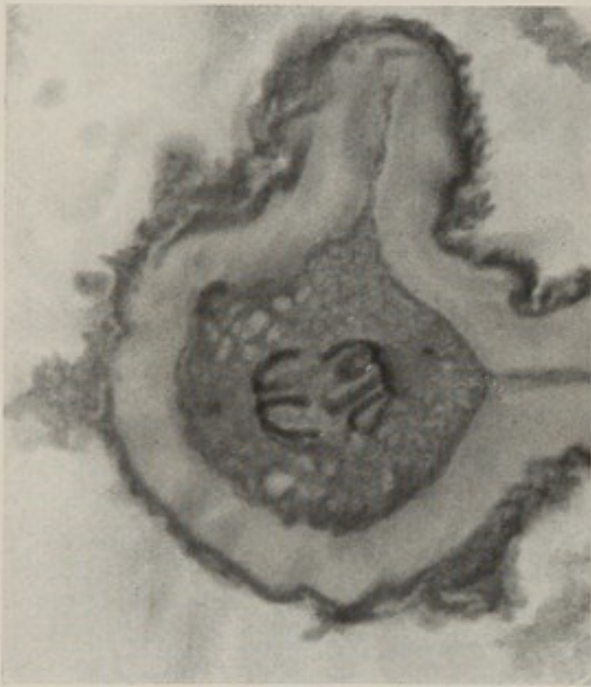


Abb. 30 und 31. Das Auseinanderweichen der Chromosomen nach erfolgter Längsspaltung zu den beiden Centrosomen an den beiden Polen.

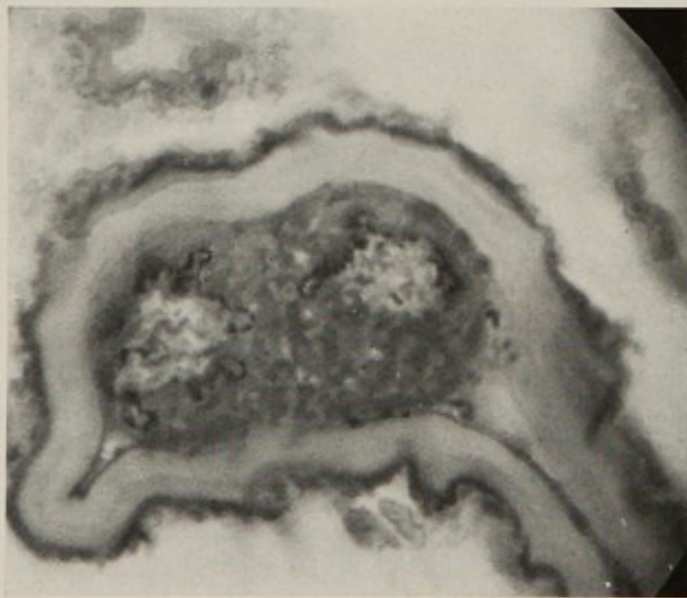


Abb. 32. Übergang in die Netzstruktur. Die Enden der Chromosomen sind noch deutlich zu erkennen.



bivalens also zwei. Noch während die Eizelle ihre Vorbereitungen für die Vereinigung mit der Samenzelle abschließt, ist letztere mit Kern und Centrosoma in die Eizelle eingetreten, wobei sie sich mit dem Centrosoma dem Eikern zuwendet. Als bald nimmt der Kern der männlichen Keimzelle oder der Spermakern bedeutend an Größe zu, bis er dem Eikern durchaus gleichförmig geworden ist (Abb. 27 [Tafel]). Inzwischen hat sich das Centrosoma der Samenzelle geteilt und zu beiden Seiten der Keimkerne Aufstellung genommen. Während sich nunmehr die Teilungsspindel zwischen den Centrosomen ausbreitet, erscheinen vier bandartige Chromosomen (Abb. 28 [Tafel]). Wie in der bereits beschriebenen Karyokinese wandern je vier Tochterchromosomen, und zwar je zwei von jedem Kern, zu jedem der beiden Pole (Abb. 30 [Tafel]). So entstehen zwei neue Zellen, von denen eine jede vier Chromosomen enthält, zwei aus dem Spermakern und zwei aus dem Eikern (Abb. 31 [Tafel]). Die beiden Zellen heißen Blastomeren oder Furchungskugeln. Sie stellen die beiden ersten Zellen eines neuen Pferdespulwurmes dar. Zuweilen hat man beobachtet, daß die beiden Kerne bereits vor Bildung der Furchungsspindel miteinander verschmelzen. Doch bleiben auch in diesem Fall die Chromosomen streng geschieden.

Was wird nun aus den beiden ersten Furchungskugeln eines neuen Pferdespulwurmes? Wann und wie scheiden sich die künftigen Keimzellen von den übrigen Zellen ab? Die sehr aufschlußreichen Beobachtungen über die erste Entwicklung der Keimzellen gehen auf *Theodor Boveri* zurück.

Die beigegefügte schematische Darstellung (Abb. 33) zeigt die wesentlichen Vorgänge, die im folgenden beschrieben werden. Die mikrographische Aufnahme (Abb. 29), die auf einer *Tafel* beigegeben ist, bestätigt das Schema. Nur bezieht sich die *Tafel* auf die Varietät bivalens mit je zwei Chromosomen männlichen und weiblichen Ursprungs, während das Schema die Varietät univalens wiedergibt. Jede der beiden ersten Furchungskugeln dieser Varietät erhält durch die ordentliche Kernteilung je zwei längliche Chromosomen, das eine aus dem Spermakern, das andere aus dem Eikern. Zu Beginn der nächsten Kernteilung stoßen die beiden Chromosomen der einen Zelle die beiden verdickten Enden in das Cytoplasma aus, während die Mittelstücke in



kleinere Segmente zerfallen. Alle Nachkommen dieser Zelle sind zu Körperzellen bestimmt. Die Chromosomen der anderen Zelle, die auch Stammzelle heißt, bleiben während der ersten Zellteilung unverändert. In der bald folgenden

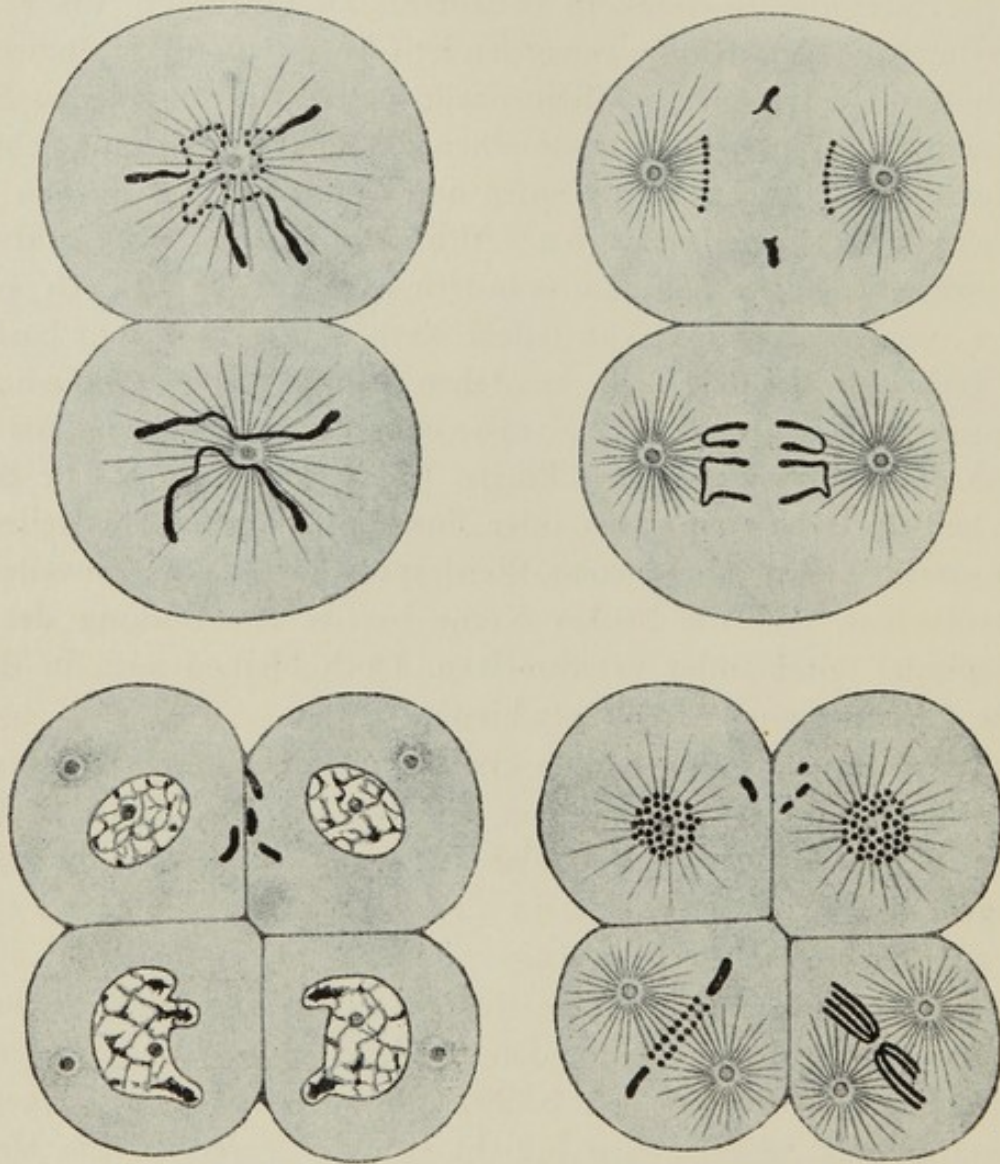


Abb. 33. Scheidung von Keim- oder Stammzellen und Körperzellen (nach Boveri).

Kernteilung dieser Stammzelle dagegen entsteht nur eine neue Stammzelle mit den unveränderten Chromosomen, während die andere Zelle sich genau verhält wie bei der vorausgegangenen Teilung und zur Körperzelle wird. Dieser Vorgang wiederholt sich fünfmal. Die bemerkenswerte Folge ist natürlich, daß nur die Stammzellen die



volle Ausrüstung an Chromosomen erhalten. Es tritt somit bei *Ascaris* schon sehr früh eine Scheidung zwischen Keimzellen und Körperzellen auf. Ob diese Beobachtung verallgemeinert werden kann, ist eine Frage für sich. Man erkennt aus dem vorgelegten Beispiel, daß solche Differenzierungsvorgänge tatsächlich beobachtet wurden, wenn man auch ähnliche Erscheinungen nur in wenigen anderen Beispielen aufweisen kann. Eine Bestätigung bildet z. B. die frühe Differenzierung zwischen Keimzellen und Nährzellen, die *Giardina* in Keimdrüsen des Schwimmkäfers *Dytiscus* beobachtete. Je ein Ei entsteht zugleich mit fünfzehn Nährzellen durch vier mitotische Teilungen aus einer ursprünglichen Zelle.

Nach der Scheidung der Keimbahn von jener anderen Zellreihe, die man auch wohl Somabahn nennt, folgt nunmehr eine Periode des Wachstums der Stammzellen. Durch die oben beschriebene ordentliche Kernteilung leiten sich von den Urkeimzellen die sogenannten Oogonien und Spermatogonien oder Eizellen- und Samenzellenbildner ab, die alsbald aufhören, sich durch neue Kernteilungen zu vermehren und in die Periode der Dotteraufnahme eintreten. Die Urkeimzellen sind nämlich gewöhnlich von Nährzellen umgeben oder gar, wie bei vielen Insekteneiern, an je eine Nährzelle geheftet. Von diesen bezieht besonders die künftige Eizelle einen mehr oder weniger bedeutenden Vorrat an Dottersubstanz. In den Samenzellen dagegen ist die Größenzunahme sehr gering. Nachdem die Wachstumsperiode vollendet ist, nennt man die Oogonien und Spermatogonien Eimutterzellen und Samenmutterzellen, offenbar deshalb, weil sie die unmittelbaren Vorläufer der zur Befruchtung reifen Ei- und Samenzellen sein sollen. Doch ehe sie dieses Ziel erreichen, treten Veränderungen ein, die durch eine Kernteilung ganz eigener Art den Chromosomenbestand selbst erschüttern. Man nennt diesen Abschnitt in der Geschichte der Keimbahn die Reifungsphase.

Als erstes Beispiel zur Schilderung der außerordentlichen Kernteilung sei die Pollenmutterzelle einer Lilie gewählt. *Eduard Strasburger* hat die Vorgänge im einzelnen beschrieben. Allerdings hat *Strasburger* noch von einem verdichteten Knäuel von Chromosomen gesprochen, der aus einem einzigen in sich selbst zurücklaufenden Faden



bestehen soll. Diese Auffassung ist unrichtig. Die Chromosomen bewahren stets ihre volle Individualität, wenn sie auch als solche nicht zu jeder Zeit kenntlich sind. Doch die andere Beobachtung von *Eduard Strasburger*, daß in dieser frühen Phase der sogenannten Reifeteilung eine Synapsis oder eine Art von Verschmelzung homologer Chromosomen eintritt, ist richtig. Homologe Chromosomen wären jene, die aus den beiden Geschlechtern aufeinander abgestimmt zu sein scheinen. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß bei dieser Art von Verschmelzung männlicher und weiblicher Chromosomen ein gegenseitiger Einfluß ausgeübt wird, der sogar mit einem Austausch von bestimmten Abschnitten der Chromosomen verbunden sein mag. Ich komme später bei der Beschreibung der gleichen Vorgänge in tierischen Zellen auf diesen Vorgang zurück. Während die Synapsis als solche noch in ein gewisses Dunkel gehüllt erscheint, sind die dann unmittelbar folgenden Vorgänge genügend geklärt. Es wurde bereits erwähnt, daß die Keimzellen im Augenblick ihrer Vereinigung nur die Hälfte der Chromosomen der Körperzellen führen. Diese Reduktion der Normalzahl wird in diesem Abschnitt der Keimzellenentwicklung erreicht. Nachdem nämlich die homologen Chromosomenpaare sich vereint haben, um dann wieder auseinanderzuweichen, teilt sich jedes Chromosom längsweise in zwei gleiche Tochterchromosomen, so daß jedes ursprüngliche Chromosomenpaar nunmehr vier einzelne eng zusammenliegende Segmente darstellt. Darauf verkürzen sich die gespaltenen Chromosomenpaare, so daß man ihre Längsteilung kaum noch wahrnimmt, und ordnen sich dann, jedes Paar getrennt vom anderen, als Doppelstäbchen am Äquator des Kernes. Diesen Vorgang nennt man *Diakinese*. Die Chromosomenpaare sind gut zu unterscheiden. Es bildet sich eine zweipolige Kernspindel. Die Chromosomenpaare am Äquator der Zelle trennen sich in der Weise voneinander, daß das eine Chromosom jedes Paares sich zum einen, das andere zum anderen Pole bewegt. Dadurch werden auf die entstehenden Tochterzellen nicht wie in der gewöhnlichen Kernteilung Längshälften von Chromosomen, sondern ganze Chromosomen verteilt, die allerdings alle eine Längsspaltung aufweisen. Zugleich erhalten die Tochterzellen nur die Hälfte



der Chromosomen der Mutterzelle. Die Normalzahl ist somit halbiert und der Reduktionsvorgang oder die erste Reifeteilung vollendet. Ob zum einen Pol nur Chromosomen aus der Eizelle, zum anderen nur solche aus der Samenzelle oder ob zu beiden Polen beide Arten von Chromosomen wandern, bleibt gänzlich dem Zufall überlassen. Dieser führt zu den mannigfachsten Kombinationen von Chromosomen in den entstehenden Tochterzellen.

Auf die Reduktionsteilung folgt sehr schnell eine zweite Teilung, die man auch wohl die zweite Reifeteilung nennt. Durch diesen Vorgang werden die schon vorhandenen Längshälften der Chromosomen auf Tochterzellen übertragen. Diese letzte Teilung ist somit eine gewöhnliche oder ordentliche Kernteilung oder Äquationsteilung. Nur beträgt die Zahl der Chromosomen infolge der vorausgegangenen Reduktion die Hälfte der Normalzahl.

Es entstehen somit aus jeder Pollenmutterzelle vier Pollenkörner, ein jedes mit der halben Chromosomenzahl.

\* \* \*

In tierischen Ei- und Samenmutterzellen beobachtet man ähnliche Vorgänge.

Zwei Beispiele seien angeführt, die gewisse Verschiedenheiten aufweisen und uns zugleich eine Vorstellung von der grundsätzlichen Übereinstimmung solcher Funktionen in der gesamten Organismenwelt geben.

Ich nehme das einfachste Beispiel voraus, um dann in einem zweiten Beispiel tiefer einzudringen. Wie ich schon sagte, unterscheidet man zwei Varietäten des Pferdespulwurm. Die eine weist in der befruchteten Eizelle vier Chromosomen auf, die andere nur zwei. Es ist bemerkenswert, daß sich diese Chromosomen zu Anfang der außerordentlichen Kernteilung in Vierergruppen oder Tetraden anordnen. Das beigefügte Schema (Abb. 34) zeigt die Vorgänge bei dem Pferdespulwurm mit vier Chromosomen, während die mikrographische Aufnahme (Abb. 38 [Tafel]) die wesentliche Bestätigung für die Varietät mit zwei Chromosomen (univalens) vermittelt. Um spätere Darlegungen aus der Erblehre vorwegzunehmen,



sieht man geradezu die lebendige Technik der *Mendelschen* Spaltung der Erbanlagen voneinander.

Nun zur Erklärung des Schemas.

Mit Hilfe einer Kernspindel wandern die Hälften jeder Tetrade zu den beiden Polen. Es entstehen vier Zweiergruppen oder Dyaden. Die beiden Dyaden des äußeren Poles umgeben sich mit

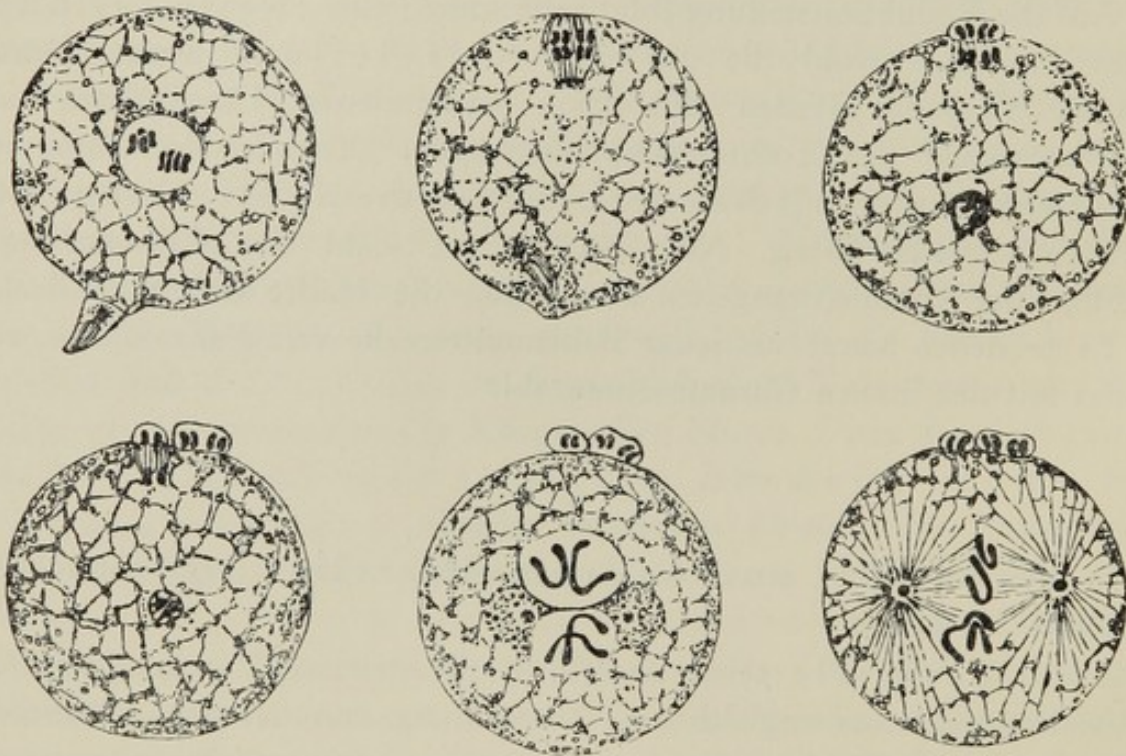


Abb. 34. Außerordentliche Kernteilung oder Reifeteilung (nach O. Hertwig).

etwas Cytoplasma und werden allmählich von der Zelle als sogenannte Richtungskörper abgeschnürt. Kaum ist die erste Polzelle ausgeschieden, so erfolgt im Ei sowohl wie manchmal auch in der Polzelle selbst eine zweite Teilung, die darin besteht, daß die Dyaden in je zwei Monaden zerfallen und zu entgegengesetzten Polen einer neuen Spindel wandern. Die beiden Monaden am äußeren Pol des Eies bilden eine neue Polzelle, die sich ebenfalls von der Eizelle abschnürt. Die zurückbleibenden Monaden nehmen die Form von zwei regelmäßigen Chromosomen an und bilden den befruchtungsfähigen Eikern. Wir haben also am Schluß der Reifeteilungen der Eimutterzelle außer den aus-



gestoßenen Polzellen (zumeist drei) einen befruchtungsfähigen Eikern, der in der Eizelle zurückbleibt. Letztere enthält somit nur die Hälfte der ursprünglichen Chromosomenzahl. Die Reifung der Samenzelle ist jener der Eizelle ähnlich. Nur sind das Endergebnis vier funktionsfähige Samenzellen und nicht eine reife Zelle und drei ausgestoßene Zellen wie beim Ei. Die Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte der Normalzahl gilt für jede reife Samenzelle.

Schon während der Reifeteilungen der Eimutterzelle ist die reife Samenzelle in das Ei eingetreten, um sich nach vollendeter Reifung der Eizelle mit dieser zu verbinden. Dadurch wird die Normalzahl der Chromosomen wiederhergestellt, und ein neuer Kreislauf der Keimzellen nimmt seinen Anfang.

Das zweite Beispiel, aus der Keimzellgeschichte von Schwanzlurchen genommen, erlaubt uns einen tieferen Einblick in die Einzelheiten der außerordentlichen Kernteilung. Die gelehrten Ausdrücke brauchen niemanden zu schrecken. Sie sind wie fast immer aus der griechischen Sprache abgeleitet und sollen einen Vorgang sinngemäß zusammenfassen, dessen jedesmalige Beschreibung zu umständlich wäre. Ich werde hier wie sonst jeden Fachausdruck erklären. Bei Schwanzlurchen finden wir in der befruchteten Eizelle je 24 Chromosomen — 12 weiblichen und 12 männlichen Ursprungs. Man vergleiche die Abbildungen 21 und 22, die schon früher bei der ordentlichen Kernteilung wiedergegeben wurden. Die auf *Tafeln* vereinigten mikrophotographischen Abbildungen 35 bis 37 zeigen die wesentlichen Veränderungen während der außerordentlichen Kernteilung. Die Hauptfrage bezieht sich auf die Art, wie sich die Chromosomen zur Reifeteilung umwandeln.

Man kann vier Entwicklungsstufen unterscheiden, deren sinnvolle Namen festzuhalten sind.

Die erste Stufe ist das *Leptotän*, so genannt nach der lang ausgezogenen Form der Chromosomen, die als dünne, vielfach gewundene Fäden erscheinen. Das Entstehen der Fäden ist nach eigenen Beobachtungen wesentlich gleich der Entstehung der Chromosomen in der ordentlichen Kernteilung. Nur sind die Fäden viel länger ausgezogen, und ihr Verlauf ist äußerst kompliziert. Die Zahl läßt sich



nicht feststellen. Man gewinnt jedoch den Eindruck, daß sie der Normalzahl der Chromosomen entspricht, das wären 24 Fäden. Allem Anschein nach — und darauf kommt es an — ist sie nicht geringer.

Die dünnen Fäden entwickeln sich sehr bald zur zweiten Stufe, die man das Pachytän nennt. Das Wort bezieht sich auf die Verdickung der dünnen Fäden. Wie man aus der Abbildung 35 (*Tafel*) erkennt, bestehen die Chromosomen aus Doppelfäden, die vielfach mit dünnen Verbindungsbrücken aneinandergeknüpft sind. Die Doppelnatur der Fäden tritt ganz klar zutage.

Dies gilt zumal von dem unmittelbar anschließenden Stadium, das man das Strepstän nennt. Das Wort deutet an, daß die Parallelfäden vielfach umeinander gewunden sind, gerade als ob eine verfrühte Trennung verhindert werden sollte. Man nimmt an, daß diese Doppelfäden nichts anderes sind als zwei durch Zusammenziehung verkürzte und verdickte Chromosomen. Die Zahl der Chromosomen ist somit scheinbar auf die Hälfte reduziert. Ich sage scheinbar, denn in Wirklichkeit sind zwei Chromosomen aneinandergeschlossen. In der Abbildung 36 (*Tafel*) sieht man deutlich die umwundenen Chromosomenpaare.

Im letzten Stadium weichen die beiden zu Paaren vereinten Chromosomen tatsächlich auseinander, das eine Chromosom zum einen Pol, das andere zum anderen.

So werden in dieser außerordentlichen Kernteilung nicht wie in der ordentlichen Kernteilung Längshälften von Chromosomen voneinander gelöst, sondern ganze Chromosomen. Man begreift, daß dieser Abschnitt der Reifeteilung auch Reduktionsteilung genannt wird, da ja nun tatsächlich die Chromosomenzahl für die neu entstehenden Zellen auf die Hälfte reduziert wird. Denn nach dieser Teilung enthalten die Tochterzellen je nur 12 Chromosomen und nicht 24 wie die Mutterzelle.

Erst jetzt entdeckt man in den Chromosomen, die zu den Polen wandern, eine deutliche Spaltung in Längshälften, die, wie auch die mikrophotographische Abbildung 37 (*Tafel*) zeigt, schon vorher eingeleitet wurde, aber erst jetzt ausgeführt wird. Man kann die auf die Hälfte verminderte Chromosomenzahl feststellen und ihre durch Spaltung hervorgerufene Doppelnatur erkennen.



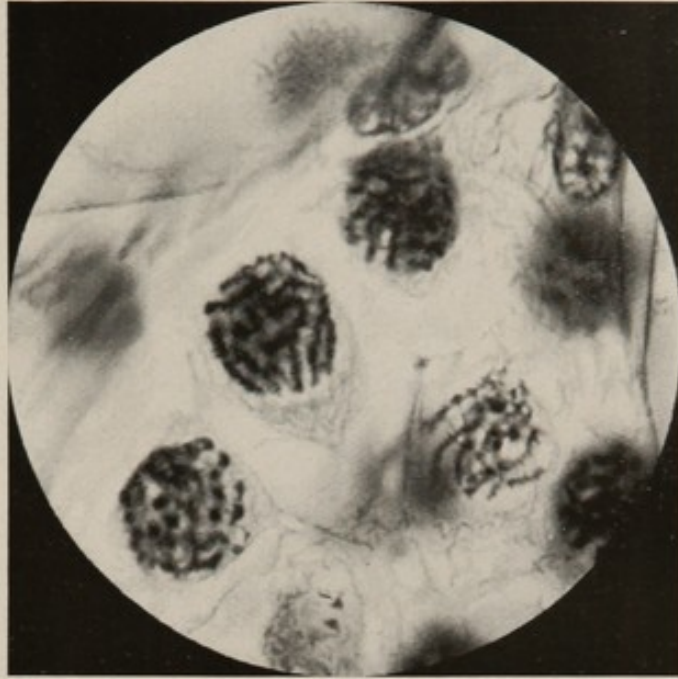


Abb. 35. Bildung von Doppelchromosomen aus männlichen und weiblichen Chromosomen zu Anfang der Reifeteilung.

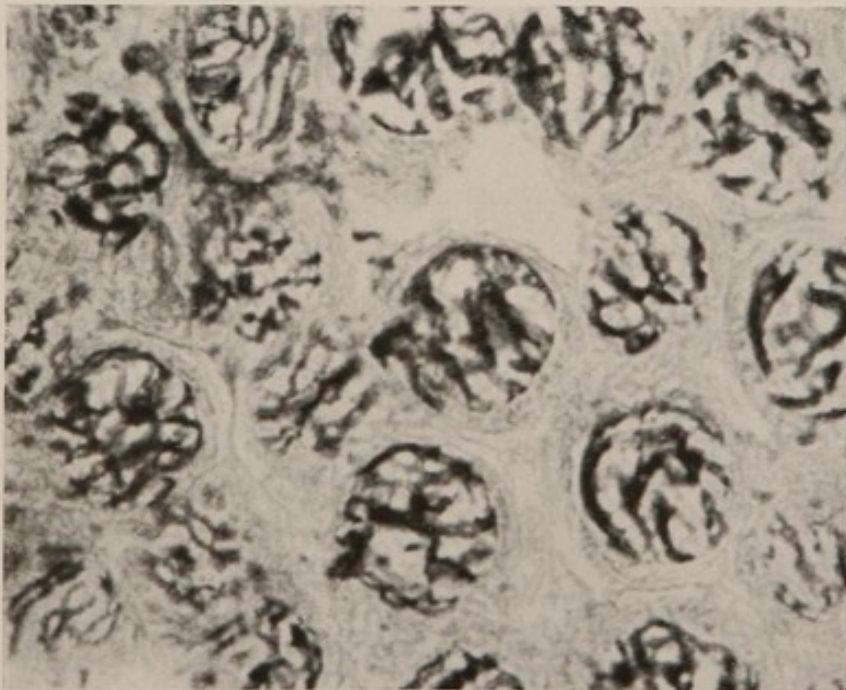


Abb. 36. Die unwundenen Chromosomen zur Zeit der scheinbaren Verschmelzung und des Faktorenaustausches.





Abb. 37. Eine Phase aus der zweiten Reifeteilung bei Amphibien. Man erkennt deutlich die gespaltenen Chromosomen.



Abb. 38. Eine Phase aus der Reifeteilung bei Ascaris. Man beachte das Auseinanderweichen von Chromosomen zur Durchführung der Mendelschen Spaltung.



Wenn wir nach dem Sinn dieser Vorgänge fragen, so kommt es wohl vor allem auf die Trennung der ganzen Chromosomen voneinander an. Wir werden später bei der Besprechung des Grundgesetzes der Vererbung die Tragweite dieser Trennung klar erkennen. Außerdem haben die aneinandergelegten und umwundenen Chromosomenpaare die Möglichkeit, daß bestimmte Abschnitte der Chromosomen miteinander ausgetauscht werden, was ebenfalls für die später zu besprechenden Vererbungsvorgänge von größter Bedeutung ist. Um den Gang der Vererbung nicht zu stören, müssen auch wohl die miteinander verbundenen Chromosomenpaare eine vorzeitige Längsspaltung vermeiden. Auch hierin dürfte ein Grund liegen, weshalb die Chromosomen sich gegenseitig umwinden. Wie zuverlässig die an fixierten und gefärbten Präparaten beobachteten Stadien sind, erkennt man aus den glänzenden Untersuchungen eines *Bělař*, der die verschiedenen Stadien auch in der lebendigen Zelle feststellen konnte.

Der Kreislauf der Keimzellen ist aus Abbildung 39 klar zu erkennen. In der Befruchtung vereinigen sich Eizelle und Samenzelle. Im vorliegenden Beispiel ist die Zahl der Chromosomen vier, zwei männlichen und zwei weiblichen Ursprungs. In der befruchteten Eizelle werden durch eine gewöhnliche Kernteilung Chromosomenhälften zu den Polen geführt. Es entstehen Zellen mit je vier Chromosomen. In der weiteren Fortsetzung der eigentlichen Keimbahn schließen sich die Chromosomen zu Paaren zusammen. Im vorliegenden Beispiel sind es zwei Paare. Nach vollendeter Paarung, die mit einem tatsächlichen Austausch von Chromosomenabschnitten verbunden sein kann, lösen sich die Chromosomen wieder voneinander und trennen sich als ganze Chromosomen. Die so entstehenden Zellen haben nur die Hälfte der Chromosomen der Mutterzelle. In unserem Beispiel sind es zwei. Erst jetzt sind die Zellen wieder von neuem befruchtungsfähig.

\* \* \*

Im vorliegenden Abschnitt haben wir die beiden Formen der Kernteilung kennengelernt, die ordentliche und die außerordentliche. Es wurde auch ihre Beziehung zu den Funktionen des Wachstums



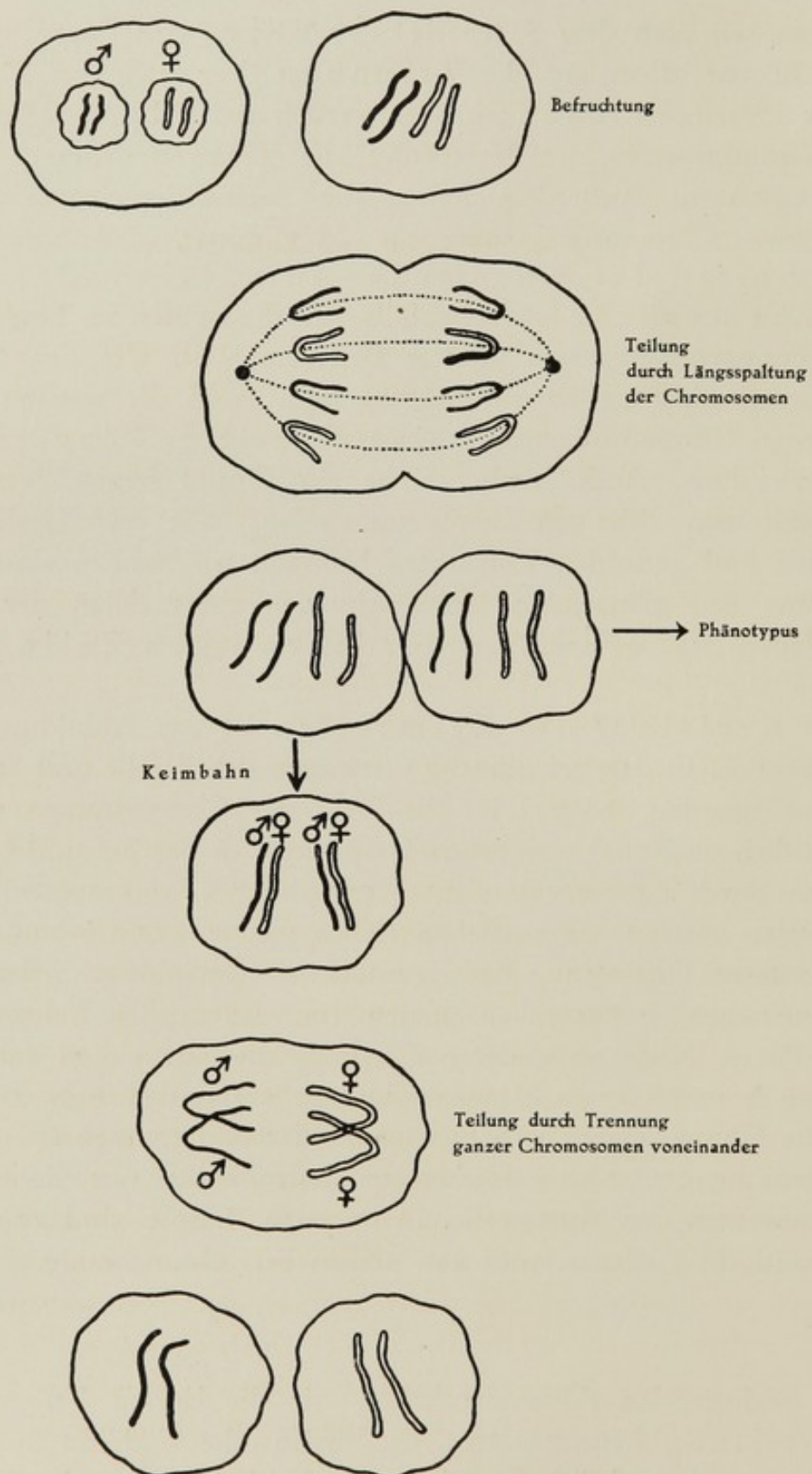


Abb. 39. Schema zum Verständnis des Kreislaufes der Keimzellen.



und der Fortpflanzung aufgezeigt. Es kommt nunmehr darauf an, die tiefe Gesetzmäßigkeit zu erkennen, die alle diese Lebensvorgänge beherrscht. Daher beschreibt der folgende Abschnitt die Fortpflanzung selbst und die sich aus ihr ergebende Entwicklung.

### 3. Fortpflanzung und Entwicklung

Die Funktion der Fortpflanzung wurde bereits im letzten Kapitel erwähnt. Ihr Wesen besteht darin, daß jedenfalls für gewöhnlich zwei Zellen, die man Eizelle und Samenzelle nennt, sich zu einer einzigen befruchteten Eizelle vereinen, die der Anfang eines neuen Organismus ist. Ohne die Eizelle ist keinerlei Entwicklung möglich, während die Samenzelle nicht in jedem Fall wesentlich erscheint, um eine Entwicklung wenigstens zu beginnen.

Zum Verständnis der Funktion von Eizelle und Samenzelle sind die Ergebnisse der Forschung über künstliche und natürliche Parthenogenese sowie auch die Erfahrungen, die man mit dem Wort Merogonie zusammenfaßt, nicht unwichtig.

Parthenogenese bedeutet die Entwicklung unbefruchteter Eizellen. Sie ist „natürlich“, wenn sie ohne experimentelle Eingriffe stattfindet, „künstlich“, wenn sie durch solche Eingriffe veranlaßt wird. Besonders erwähnenswert sind die Versuche, die zuerst von den amerikanischen Forschern *Loeb* und *Wilson* und von dem französischen Forscher *Yves Delage* an Eiern von Stachelhäutern, Würmern und Seesternen vorgenommen wurden. Um wenigstens einen Versuch zu beschreiben, wurden z. B. unbefruchtete Eier eines kalifornischen Seeigels einige Minuten lang in Seewasser behandelt, dem eine kleine Menge einer monobasischen Fettsäure zugesetzt war. Dann wurden die Eier 30 bis 50 Minuten lang bei 15° C in hypertones Seewasser (50 ccm Seewasser und 8 ccm 2½%ige Kochsalzlösung) übertragen und so einem erhöhten osmotischen Druck ausgesetzt. Endlich wurden sie in normales Seewasser übergeführt. Dort verwandelten sich fast alle Eier in Larven. Bei einem Teil der Eier erfolgte die Furchung auf völlig normale Art, und diese Eier entwickelten sich normal. Die Fettsäure ist wesentlich für die Bildung der Eimembran, doch ohne hypertones Seewasser kann die Entwicklung nicht fortschreiten.



Jedenfalls ergibt sich aus den Experimenten verschiedener Forscher, daß in vielen Fällen die Entwicklung des unbefruchteten Eies durch irgendeinen entsprechenden Reiz ausgelöst werden kann. Für Seesterneier z. B. genügt einfaches Schütteln oder der Einfluß von Kohlensäure. Auch wurde bereits früher festgestellt, daß Seeigeleier nach chemischen Reizeinflüssen gegen drei Kernteilungen zustande bringen. Bei der Beurteilung dieser merkwürdigen Tatsachen ist zu beachten, daß die Entwicklung bei künstlicher Parthenogenese oft mißlingt, stets langsamer verläuft und nicht selten zu unregelmäßigen Strukturen führt. Hieraus erkennt man, daß die normale Vereinigung der Samenzelle mit der Eizelle zunächst den Zweck verfolgt, die Anregung zu einer neuen Gestaltung oder wenigstens zur Beschleunigung und zum geordneten Verlauf zu vermitteln.

Die natürliche Parthenogenese wurde besonders bei Gliederfüßern beobachtet, z. B. bei Schmetterlingen, Wespen, Bienen, Ameisen, Stabheuschrecken. Die natürliche Parthenogenese ist besonders bei Tieren wohl nie die ausschließliche Art der Vermehrung, sondern wird oft durch die gewöhnliche Fortpflanzung vermittelt zweier Keimzellen unterbrochen. Das beweisen z. B. Sommer- und Winter- oder Herbst Eier vieler Insekten. Durch zahlreiche Untersuchungen wurde nachgewiesen, daß in vielen Fällen der natürlichen Parthenogenese nur eine Polzelle abgeschnürt wird, während die andere, falls sie sich überhaupt bildet, den männlichen Kern zu ersetzen scheint. Daher tritt auch in diesen Fällen keine Reduktion der Normalzahl der Chromosomen ein.

Die Merogonie oder die Befruchtung kernloser Eifragmente ist ebenfalls eine Art Parthenogenese. Als Beispiel sei ein Experiment *Boveris* erwähnt. Es wurden Eier einer bestimmten Seeigelart (*Sphaerechinus granularis*) zu Fragmenten zerschüttelt und mit dem Samen einer anderen Art (*Echinus microtuberculatus*) befruchtet. Es bildeten sich zwei verschiedene Larven: zwerghafte, aber reine Echinusformen und Bastardformen von *Sphaerechinus* × *Echinus*. Woher die reinen Echinusformen? *Boveri* nahm an, daß sie aus der Vereinigung kernloser Eifragmente von *Sphaerechinus* mit dem Spermatozoon von *Echinus* entstanden seien. Denn *Echinus*-Spermatozoon und kernhaltige Eifragmente von *Sphaerechinus* hätten ja Bastardformen und keine



Larven mit reinen Echinuseigenschaften entwickeln müssen. Danach könnte also auch der Spermakern allein die Entwicklung eines Organismus beginnen. Nur muß das ihm fehlende Nährmaterial etwa durch Eifragmente ersetzt werden.

Fassen wir die Tatsachen zusammen, so ergibt sich der allgemeine Schluß, daß durch die Vereinigung der Keimzellen zunächst die Anregung zu einer neuen Embryonalentwicklung oder wenigstens zur Beschleunigung und zum geordneten Verlauf derselben gegeben werden soll. Vielleicht trägt die Samenzelle neue biochemische Hilfsmittel für die Eisegmentierung in das Ei hinein, um so den dotterbeladenen Eikern zur Tätigkeit anzuregen.

Die Anregung zur geordneten Neuentwicklung kann aber nicht der Hauptzweck der Befruchtung sein, da ja diese Anregung auch auf anderem Wege zu erreichen ist. Der Hauptzweck muß vielmehr in der Übertragung von Anlagen liegen, die durch die Eizelle und Samenzelle vermittelt werden. Denn nur durch solche Anlagen können die Tatsachen der Erbforschung ihre Erklärung finden.

Der Hauptzweck der Vereinigung der Keimzellen besteht somit in der fortgesetzten und vereinten Übertragung der Chromosomen oder Vererbungsträger beider Keimzellen. Die Chromosomen sind in diesem Fall so aufzufassen, daß sie zur Zeit der Teilung gleichsam die Quintessenz des Gesamtprotoplasma enthalten. Durch diese Annahme erklärt sich am leichtesten, daß auch dem Cytoplasma ein bestimmter Vererbungswert zukommen mag, der durch die Übertragung von Gebilden des Cytoplasma (Plasmon) noch nicht in genügender Weise gedeutet wird. Daß die Chromosomen eine führende Rolle in der Vererbung haben, ist unzweifelhaft. Denn die Chromosomen sind die einzigen sicher nachweisbaren Gebilde, die sich aus zwei Keimbahnen in der befruchteten Eizelle verbinden und trotz aller Wandlungen eine gewisse Unabhängigkeit und strukturelle Kontinuität bewahren, wie sie für materielle Vererbungsträger vorauszusetzen sind. Das beweist vor allem die grundsätzliche Unveränderlichkeit der Chromosomenzahl, ferner die Reduktion während der Reifungs-



phase, dann ihre in allen Kernteilungen ähnliche Verwandlung, im besonderen die Längsspaltung, die stets mit sichtlicher Sorgfalt durchgeführt wird, und die in der Teilungsphase stets wiederkehrende gleiche Größe und Gestalt; endlich die Tatsache, daß etwaige überzählige Chromosomen, die in bestimmten Fällen beobachtet wurden, in allen Kernteilungen wieder erscheinen.

Letzteres gilt besonders vom Geschlechtschromosom. Man muß nämlich in den Organismen die gewöhnlichen Chromosomen oder Autosomen von den Heterochromosomen unterscheiden. Der Unterschied der Geschlechter wird dadurch grundgelegt, daß in fast allen Fällen das weibliche Geschlecht außer den Autosomen zwei andersartige oder Heterochromosomen — auch X-Chromosomen genannt — enthält, von denen das Geschlecht abhängt, während das männliche Geschlecht außer den Autosomen nur ein Heterochromosom aufweist, das die Entstehung des männlichen Geschlechts bedingt. Das Wiedererscheinen der Heterochromosomen ist besonders in der Entwicklung der männlichen Keimzellen zu verfolgen.

Selbst wenn man nachweisen könnte, daß es im Cytoplasma Gebilde gibt, die durch Selbstteilung gleichzeitig auf die Tochterzellen übertragen werden und in der Abfolge der Generationen kontinuierlich wiederkehren, würde damit kein Grund geltend gemacht werden, der die Vererbungsfunktion der Chromosomen bezweifeln ließe.

Somit ist die Keimbahn wirklich die Trägerin des biologischen Ahnenerbes, und die vornehmsten Stoffteilchen sind die Chromosomen. Die Frage, wie man sich die Verbindung von stofflichen Grundlagen und Erbanlagen zu denken hat, läßt sich nicht lösen. Allzu grob wäre die Auffassung, die Chromosomen als wurzelhafte Verkörperung von Eigenschaften oder Reaktionsfähigkeiten auf Umwelteinflüsse anzusehen. Der Eigenart des Lebens entspricht es vielmehr, an komplizierte chemisch-physikalische Kräftekonstellationen zu denken, die als Hilfsursachen eine Reaktionsmöglichkeit auf Reize bedingen.

\*

\*

\*

Ich gehe nunmehr dazu über, das weitere Schicksal der befruchteten Eizelle, das heißt den Furchungsprozeß und die



Bildung der Keimblätter zu beschreiben. Sogleich nach der Befruchtung tritt die Eizelle in ein Stadium intensivster Tätigkeit, die sich in der raschen Folge von Kern- und Zellteilungen äußert. Man nennt diese Vorgänge auch den Furchungsprozeß, weil jede Teilung mit der Entstehung einer Furche auf der Oberfläche des Eies beginnt.

Ein günstiges Objekt ist das Frosch- oder Krötenei, bei dem man die ersten Furchungen mit der Lupe verfolgen kann. Das Froschei ist kugelig von Gestalt und hat eine grauweiße und eine braunschwarze Polgegend. Unter normalen Verhältnissen ist die erstere nach unten gekehrt. Die beiden ersten Furchen schneiden sich unter einem rechten Winkel in den beiden Polen. Die dritte Furche trennt die beiden Polgegenden voneinander und steht senkrecht auf den beiden ersten Furchen. Sie ist äquatorial, während die beiden ersten meridional sind. Durch diese Teilung zerfällt das Froschei in acht Zellen: vier kleine dotterarme am dunklen oder animalen und ebenso viele dotterreiche Zellen am hellen oder vegetativen Pol.

Auf ähnliche Weise geht bei allen mehrzelligen Tieren die Teilung der Blastomeren in schneller und geordneter Arbeit voran, bis schließlich eine Art Maulbeerhügel (Morula) von immer kleiner werdenden Zellkugeln entsteht, der zumeist eine mehr oder weniger große Höhlung, die sogenannte Keim- oder Furchungshöhlung, einschließt. Das so entstehende Gebilde setzt sich aus einer oder mehreren Zellagen zusammen und heißt gewöhnlich Keimblase oder Blastula.

Die Teilungen selbst können sehr verschieden sein. In dotterarmen Zellen sind sie meist total; in dotterreichen Zellen gewöhnlich partiell, indem der schwerfällige Nahrungsdotter ungeteilt bleibt. Die totale Teilung kann wieder äqual und inäqual (ungleich) sein. Die Teilung des Froscheies z. B. ist bei der dritten Furchung inäqual. Ebenso kann die Teilung entweder superficiell (oberflächlich) oder discoidal (scheibenförmig) sein, je nach der Anordnung des Dotters. Befindet sich nämlich der Dotter ursprünglich in der Mitte des Eies um den Kern gelagert, so teilt sich der Kern so oft, bis er aus 32 Tochterkernen besteht, ohne daß eine Teilung des Eies erfolgt. Damit rücken die Tochterkerne größtenteils in die Rindenschicht des Dotters, die alsbald in eine entsprechende Anzahl von Zellen zerfällt, während der mittelständige



Nahrungsdotter ungeteilt bleibt. In diesem Fall spricht man von einer partiellen superficiellen Furchung. Oft jedoch, wie z. B. beim Hühnerei und bei den Eiern der meisten Wirbeltiere, ist der Nahrungsdotter im vegetativen Teil des Eies angehäuft, während sich Kern und Bildungsdotter im animalen Teil des Eies befinden. Die Folge ist, daß sich die Furchung auf den animalen Teil beschränkt, der in eine Keimscheibe kleiner Zellen zerfällt, so daß der junge Embryo auf dem Nahrungsdotter schwimmt. Die Furchung ist discoidal.

Aus der Keimbahn entwickelt sich auf verschiedene Weise ein zweiseichtiges Gebilde, von dem jede Schicht wiederum aus einer oder mehreren Zellagen besteht. Für gewöhnlich sinkt ein Teil der Blastulazellschicht mehr oder weniger in die Furchungshöhle hinein. Dadurch entsteht ein doppelwandiger Becher, die sogenannte *Gastrula*, dessen äußere Zellschicht als äußeres Keimblatt oder *Ectoblast* und dessen innere Zellschicht als inneres Keimblatt oder *Entoblast* bezeichnet wird. Bei vielen niederen Tieren setzt nunmehr die Gewebe- und Organbildung ein. Bei den übrigen bildet sich zunächst noch ein drittes oder mittleres Keimblatt, der *Mesoblast*. In einem Falle, z. B. bei den Plattwürmern, entsteht durch Ausscheidung einer gallertähnlichen Masse ein neuer Zwischenraum zwischen dem äußeren und inneren Keimblatt, in den isolierte Zellen des letzteren einwandern. Dadurch entwickelt sich ein mittleres Keimblatt oder *Mesenchym*. Eine zweite Art der Entstehung des mittleren Keimblattes beruht, z. B. bei vielen Ringelwürmern, auf zwei seitlichen Ausstülpungen und Abschnürungen des inneren Keimblattes, wodurch eine mittlere Darmhöhle und zwei seitliche Leibeshöhlen voneinander abgegrenzt werden. Bei den Wirbeltieren vereinigen sich beide Bildungsweisen, um das mittlere Keimblatt zu formen.

Aus den drei Keimblättern werden durch Entfaltung und Ausstülpung gewisse Zellaggregate abgegrenzt, die sich allmählich in Gewebe und Organe umdifferenzieren. Diese weitere Entwicklung ist äußerst kompliziert und je nach der Tiergruppe verschieden. Im allgemeinen entstehen aus dem äußeren Keimblatt oder dem Hautsinnesblatt die Haut mit ihren Drüsen, das Nervensystem und die Sinnesorgane. Aus dem inneren Keimblatt oder dem Darmdrüsenblatt entstehen die Lungen und Verdauungsorgane, aus

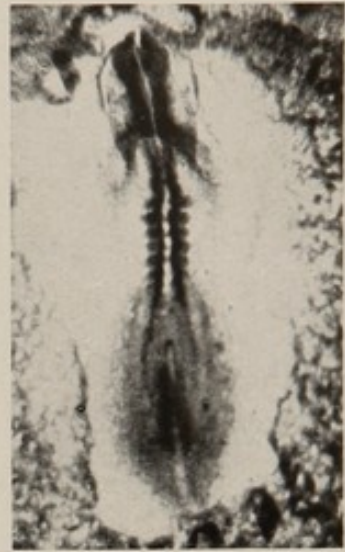




a



b



c

Abb. 40.

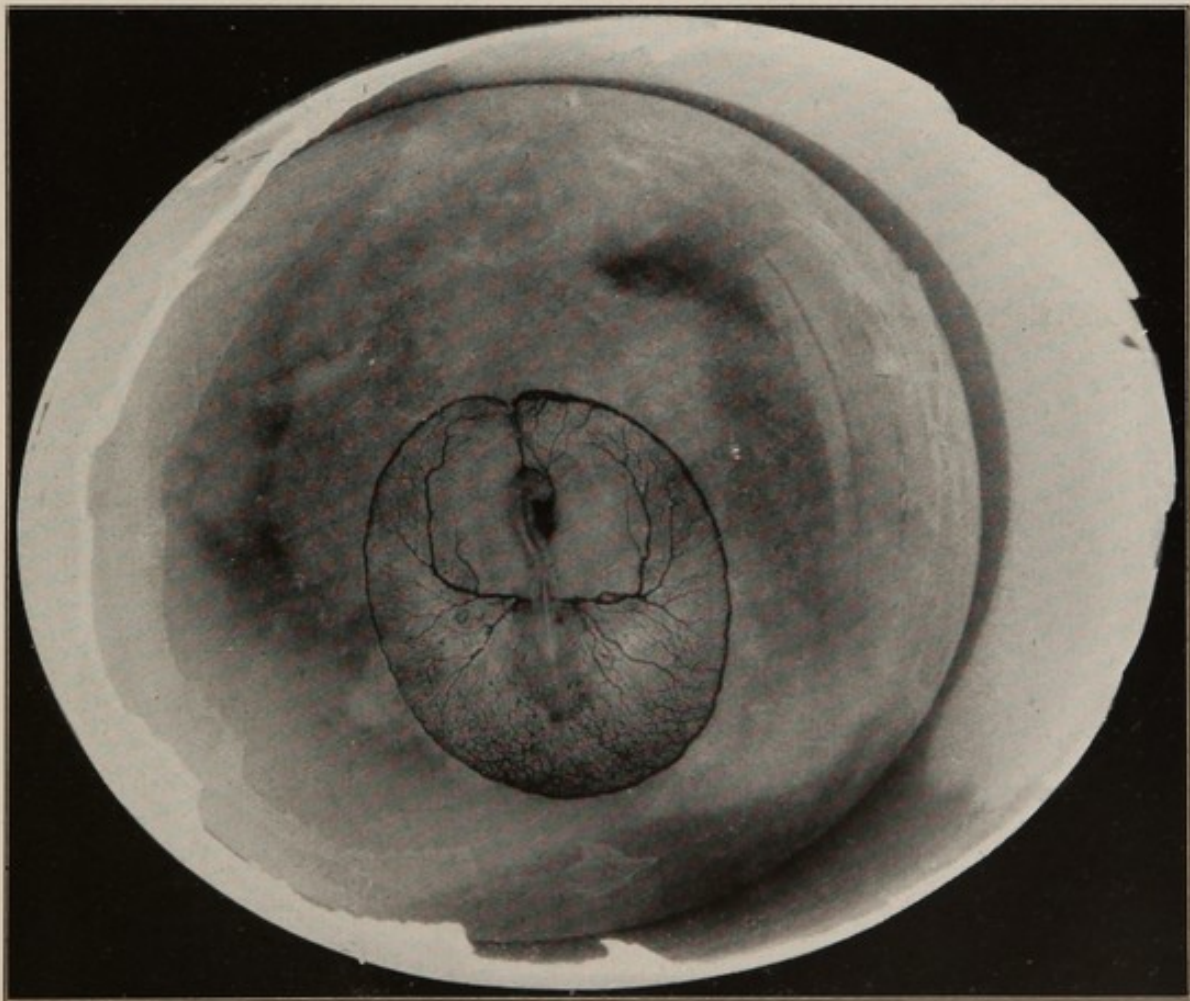
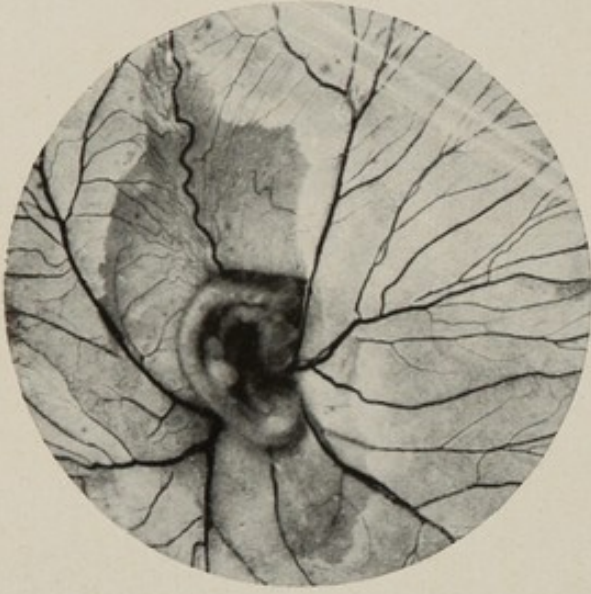


Abb. 41.

Abb. 40 bis 42. Erste Entwicklung des Hühnchens.





a



b



c



d

Abb. 42.



dem mittleren Keimblatt, dem bewegungs- und keimbereitenden Blatt, das Knochengestüt, Muskelsystem, Bindegewebe und alle Organe, die sich auf die Fortpflanzung beziehen.

Ein sehr lehrreiches Objekt zum Weiterverfolgen der Entwicklung ist das Hühnerei, das sich bei einer Temperatur von 38 bis 39° C in 21 Tagen zum Küchlein gestaltet. Vermittelt der sogenannten Eiweißchalazen schwimmt der leichtere Teil des Dotters mit der Keimscheibe oben, der brütenden Henne zugekehrt. Die Keimscheibe setzt sich aus den drei Keimblättern zusammen. Schon nach einigen Stunden der Bebrütung erscheint im äußeren Keimblatt eine Furche, die Primitivrinne, welche die mittlere Linie des Körpers andeutet. Man erkennt sie auf der beigegebenen Abbildung 40a (*Tafel*). Zu beiden Seiten der Primitivrinne erheben sich alsbald zwei längliche Rückenwülste. Zwischen ihnen erweitert sich die Primitivrinne zur breiten Gehirn-Rückenmark-Rinne. Diese wird nach und nach zur geschlossenen Röhre, indem die Faltenränder der Rückenwülste miteinander verwachsen (Abb. 40b [*Tafel*]). Die vordere Hälfte der Röhre erweitert sich zu den drei Gehirnblasen. Schon gegen Ende des zweiten Tages erscheinen in der vorderen Blase jederseits die Augenanlage und an der hinteren Blase



sich geschlossenen Blutkreislauf bis in die feinsten Verästelungen der Kapillaren. Abbildungen 42 a b c d (*Tafel*) sind ohne Erklärung verständlich.

Was die Vorgänge in der Pflanzenwelt angeht, so ist grundsätzlich kein Unterschied. Über die Fortpflanzung wurde bereits im letzten Abschnitt alles Wesentliche zusammengefaßt. Die Ontogenie oder Einzelentwicklung wird dadurch ermöglicht, daß bestimmte embryonale Gewebe, die man Meristeme nennt, als Ausgangspunkte für Gestaltungen noch lange erhalten bleiben. Nach *Eduard Strasburger* werden die Meristeme der embryonalen Anlagen und der Vegetationspunkte als Urmeristeme bezeichnet und alle aus diesen Urmeristemen hervorgehenden Meristeme als primäre. Selbst zwischen fertigen Geweben vermögen sich die primären Meristeme zu erhalten. Die ausgebildeten Gewebe nennt man Dauergewebe. Auch diese können zu sekundären Meristemen werden, wenn sie von neuem in Zellteilungen eintreten. Die Sonderung in ungleichartige Gewebe, deren Zellen sich durch lebhaftige Teilung vermehren, beginnt unter dem Vegetationspunkt einer höher organisierten Pflanze. Erst in größerer Entfernung vom Scheitel treten die besonderen Merkmale der Gewebe hervor, die sich immer schärfer abheben. Die Fertigstellung schreitet vom Scheitel gegen die Basis an Sprossen und Wurzeln fort.

\*             \*             \*

Die wichtige Frage, die hier eingehender dargestellt werden muß, bezieht sich auf die gestaltenden Ursachen der Entwicklung der befruchteten Eizelle. Die Beantwortung der Frage hat vielfache Wandlungen erfahren.

In den ersten Stadien der Zellforschung war man der Ansicht, daß die Keimzellen bereits alle Teilchen des künftigen Organismus in verkleinertem Ausmaß enthalten. Daher die Bezeichnung Präformations-, Evolutions- oder Entfaltungstheorie. Man sprach auch wohl von einer Einschachtelungstheorie, weil nach ihr alle künftigen Individuen derselben Art das eine im anderen eingeschlossen sein müßten. *K. F. Wolff* (1759) suchte an Stelle dieser ersten Präformationstheorie die Lehre von der Epigenesis zu setzen, welche die allmähliche Neubildung der



einzelnen Organe aus einem unorganisierten Stoff annahm. Die Voraussetzung unorganisierter Keimzellen sollte sich als falsch erweisen, der Gedanke der Epigenesis als richtig. Im Jahre 1874 wurde wiederum eine Art Präformationstheorie ins Leben gerufen, indem *Wilhelm His* das Prinzip der organbildenden Keimbezirke aufstellte. Danach sollten ganz bestimmte Teile des Eies zu ganz bestimmten Teilen des Embryos sich entwickeln. Das Prinzip von *His* fand eine Stütze in der Entdeckung des vegetativen und des animalen Eipoles. Es wurde jedoch schon 1883 wieder in Frage gestellt durch das von *E. Pflüger* verteidigte Prinzip der Isotropie des Eiplasma, welches die Gleichwertigkeit aller Teile des Eies für die Organbildung behauptete. Die Richtung der Organbildung des Embryos, so fügte *Pflüger* erklärend hinzu, werde durch die Schwerkraft bestimmt und nicht durch eine etwaige Selbstdifferenzierung. Der letzte Teil der Behauptung *Pflügers* wurde experimentell widerlegt, indem man trotz Ausschaltung der Schwerkraft eine durchaus normale Entwicklung erzielte. Das Prinzip der Isotropie dagegen sollte sich, wenn auch wesentlich modifiziert, bewähren.

Eine weit ausgedehnte Forschung führte zur letzten Periode der Ausdeutung unseres Problems, die durch die Vereinigung der Präformation mit der Epigenesis zustande kam. *Hans Driesch* hat diese Lehre mit dem Namen epigenetische Evolution bezeichnet. Nach ihr beruht die Entwicklung der befruchteten Eizelle als einer biologischen Einheit auf Selbstdifferenzierung (Präformation), während die Entwicklung der entstehenden Teile der wachsenden Embryonen teilweise durch Selbstdifferenzierung und teilweise durch abhängige Differenzierung (Epigenesis) zustande kommt. Das Ganze wäre somit eine selbstbildende Entfaltung tatsächlicher Anlagen, deren Gesamtheit einen organischen Formenkreis darstellt. Der Ausbau dieser Anschauung war begleitet von einem heftigen Kampf, ob die Entwicklung mechanisch erklärt werden könne, oder ob die Annahme einer besonderen Entelechie gefordert werden müsse.

Zur Begründung der wahren Anschauung über die gestaltenden Ursachen der Entwicklung sind vier Gruppen von Tatsachen zusammenzufassen. Zunächst muß der Einfluß äußerer Faktoren auf die Entwicklung bestimmt werden. Zweitens ist zu untersuchen, ob sich die Entwicklung bestimmten mechanischen Gesetzen und Regeln



fügt. Drittens muß die Frage erörtert werden, ob vielleicht irgendwelche äußeren Beziehungen zwischen den ersten Furchungen und dem Endergebnis der Entwicklung bestehen. Endlich sind jene Tatsachen und Experimente zu behandeln, welche für die positive Lösung unseres Problems maßgebend sein dürften.

\*                     \*                     \*

Unsere erste Frage lautet somit, ob die Reize der Umwelt einen spezifisch gestaltenden oder formativen Einfluß auf die Keimentwicklung ausüben, oder ob sie nur Bedingungen sind, ohne die sich die eigentlichen Ursachen aller Entwicklung nicht betätigen können.

Über den Einfluß der Schwerkraft und Zentrifugalkraft belehren uns Experimente an Froscheiern. Beide Kräfte lassen sich durch Rotation der Eier mittelst sich drehender Klinostaten vollständig ausschalten. Die Entwicklung ist und bleibt in jedem Fall durchaus normal, weshalb diesen Kräften keine notwendig richtende und die Differenzierung veranlassende Wirkung zuzuschreiben ist. Bei festsitzenden Tieren und Pflanzen besteht allerdings eine Abhängigkeit von der Schwerkraft. Doch handelt es sich in solchen Fällen nur um Reizwirkungen, auf die der selbsttätige Organismus entsprechend reagiert. Die Temperatur verzögert oder beschleunigt die Entwicklung, wenigstens innerhalb gewisser Grenzen. Das Optimum oder die günstigste Temperatur für die Entwicklung des Hühnereies ist 39° C. Bei 25° C steht die Entwicklung still. Bei 42° C folgt sehr bald Wärmestarre, die auf dem Koagulieren des Eiweißes beruht. Abweichungen von der normalen Temperatur oder einseitige Erwärmung führen zu Mißbildungen, die durch lokale Hemmungen entstehen. Sehr instruktiv sind die Veränderungen, welche *Driesch* durch Wärmeeinwirkung in der Entwicklung von Seeigelleiern erzielte. Im Zweizellstadium trennten sich die Zellen anormal voneinander und zeigten gezackte Ränder. Im Vierzellstadium waren sie untereinander verschoben, ebenso im Achtzellstadium. Im nächsten Stadium sollten die vier oberen durch Äquatoralfurchen vier kleine Zellen abtrennen und die vier unteren durch Meridionalfurchen acht gleichgroße Zellen bilden. Statt dessen entstanden sechzehn nahezu gleichgroße Zellen. Jetzt wurde die Wärme-



wirkung unterbrochen. Das schließliche Ergebnis waren normale Larven, die allerdings frühzeitig starben. Das Licht scheint keinen Einfluß auf die erste Entwicklung auszuüben. In den späteren Stadien wirkt violettes Licht beschleunigend, rotes und grünes Licht dagegen hemmend. Ob der Embryo einer beständigen Rotation unterworfen oder dauernd von derselben Seite beschienen wird, ist für seine Gestaltung gleichgültig.

Zu wertvollen Ergebnissen führten Experimente, in denen man die chemische Zusammensetzung der Gase oder Flüssigkeiten veränderte, welche den wachsenden Organismus unter normalen Umständen umgeben. Einige Beispiele mögen als Illustration dienen. Seeigeleier entwickeln sich gewöhnlich in einem kalkhaltigen Medium. Legt man sie in ein kalkfreies, so trennen sich die Blastomeren voneinander, ohne jedoch sofort abzusterben. Werden nun die losgelösten Blastomeren in ein kalkhaltiges Medium zurückgebracht, so entwickeln sich die isolierten Elemente entweder zu Teilembryonen, die sich später ergänzen, oder sofort zu normalen, wenn auch entsprechend kleineren Embryonen. Wird der Kalkgehalt des normalen Seewassers verringert, so bleibt das Kalkgerüst der Seeigellarven rudimentär; ebenso fehlt die Entwicklung der Arme oder Fortsätze der Larven. Ähnliche Veränderungen erzielt man durch Zusatz von Kaliumsalzen. Unter Einwirkung von Lithiumsalzen wird zugleich das zweite Keimblatt nach außen umgestülpt, so daß die Larve aus zwei blasenförmigen Abschnitten besteht. Je kürzer die Lithiumbehandlung dauert, und je weiter die Entwicklung fortgeschritten ist, um so größer ist die Aussicht, normale Larven zu erzielen. Gewöhnlich geht es indessen nicht ohne Schädigung ab. Durch Kalium- und Lithiumkulturen kann man auch Verschmelzungen und Verwachsungen zweier oder mehrerer Blastulae veranlassen, wodurch Doppel- und Mehrfachbildungen entstehen. Nicht minder lehrreich sind Hemmungsmißbildungen an Amphibieneiern mit verschiedener Dauer des Entwicklungsablaufes. Werden *Amblystoma*-, *Rana*- und *Chorophiluseier*, deren Entwicklung 100, 70 und 30 Tage in Anspruch nimmt, in bestimmten Salzlösungen aufgezogen, so unterbricht *Amblystoma* die Furchung für längere Zeit, nimmt sie aber später allmählich wieder auf, um normale Larven zu bilden. Bei *Rana* ist die Verzögerung kurz; doch die meisten Larven gehen zugrunde. *Chorophilus* läßt sich nicht stören, stirbt aber schon vor Verschuß der Medullarrinne.



Von großer Wichtigkeit für die Entwicklung ist der Sauerstoffgehalt des Mediums, da ohne Sauerstoff keine Kernteilung stattfinden kann. Sinkt daher die Sauerstoffzufuhr unter ein Minimum, so verzögert sich die Entwicklung und kommt schließlich zum Stillstand. Die gleiche Folge tritt bei stark vermehrter Sauerstoffzufuhr ein. Im übrigen führt Sauerstoffmangel zu Hemmungsmißbildungen. Werden Hühnerier bis auf einen kleinen Raum über der Keimscheibe überfirnißt, so entwickeln sich normale, aber sehr kleine Embryonen.

Aus den Beobachtungen ergibt sich, daß die äußeren Einflüsse, wie Wärme, Licht, chemische Zusammensetzung, Sauerstoffgehalt, nur notwendige Bedingungen sind, von denen die gestaltenden Kräfte des Organismus in der Entfaltung ihrer Tätigkeit abhängen, nicht aber die spezifisch gestaltenden Kräfte selbst. Werden die normalen Lebensbedingungen gestört, so tritt ein Plus oder Minus, eine Verlangsamung oder Beschleunigung, eine pathologische Verschiebung oder Störung der normalen Lebensvorgänge ein, die der Organismus nach Möglichkeit auszugleichen sucht. Gelingt dies nicht, so erliegt er dem Eingriff, bildet aber nie etwas spezifisch Neues.

Die Lebensmedien sind nur Bedingungen der Entwicklung, keine gestaltenden Ursachen. Wir sind also zur ursächlichen Erklärung der Keimentwicklung auf Kräfte angewiesen, die sich im werdenden Organismus selbst befinden. Es fragt sich, welches diese Kräfte sind, und ob sie gleich den Kräften der Physik und Chemie mechanischen Gesetzen gehorchen. Die letztere Frage findet ihre Antwort in einer Besprechung der Gesetze, die den Furchungsprozeß regeln sollen.

Zunächst ist hier das Prinzip zu erwähnen, das der Botaniker *Sachs* für Pflanzenzellen aufstellte. Danach steht die Achse der Kernspindel senkrecht auf der Teilungsrichtung. Tatsächlich läßt sich diese Regel ziemlich allgemein auf die Vegetationspunkte der Pflanzen anwenden. Auch bei Tieren findet das Prinzip zuweilen Bestätigung, wie z. B. für die ersten neun Teilungen der Seewalze *Synapta*. *Oskar Hertwig* hat deshalb eine tiefere Begründung der Regel versucht, indem er die beiden



Sätze aufstellte, daß der Kern stets die Mitte der sich betätigenden Protoplasmamasse einzunehmen sucht, und daß überdies die Achse der Kernspindel sich in der Richtung des größten Durchmessers der bei der Zellteilung aktiv tätigen Protoplasmamasse einstellt. Dieser letzten *Hertwigschen* Regel gab *Roux* die Fassung: die Kernspindel der Furchungszelle stellt sich in eine Richtung festesten Gleichgewichtes der von den Centrosomen ausgehenden traktiven Einzelwirkungen der Protoplasmamasse. Diese Richtung entspricht zumeist der längsten Zellachse. Für die Richtigkeit der Sätze wurden vor allem Beobachtungen über das Verhalten von Eiern angeführt, die zwischen zwei Glasplatten, etwa Objektträger und Deckgläschen, unter Druck gesetzt sind. So stehen die Spindeln bei Seeigeleiern anfangs ausnahmslos senkrecht zur Richtung des Druckes. Infolgedessen ist die dritte Furchung nicht äquatorial wie gewöhnlich, sondern meridional. Allein es gibt zahlreiche Ausnahmen, die auch auf experimentellem Wege festgestellt werden können. Man hat z. B. die kugeligen Eier von *Ascaris* durch Rollen in längliche verwandelt. Trotzdem stellt sich die Richtungs- spindel in die kürzeste Achse ein. In manchen Fällen teilt sich die Zelle der Länge nach, wie z. B. bei den zylindrischen Zellen des Kambiums der Pflanzen. Auch die Bildung der Polzellen entspricht nicht den aufgestellten Regeln, wie *Hertwig* selbst hervorhob.

Um wenigstens einige Ausnahmen zu erklären, versuchte *Plateau*, die *Hertwigschen* Regeln durch das Prinzip der kleinsten Fläche zu ergänzen. Nach diesem Prinzip wird in Schaumgeweben die Gesamtoberfläche der sich berührenden Blasen unter den gegebenen Verhältnissen zu einem Minimum. So scheinen die Furchungen der ersten Blastomeren mancher Weichtiere und Würmer der angeführten Regel zu entsprechen. In regelmäßig abwechselnden Drehungen folgen die Furchungen einander, wobei jede neuentstehende Zelle genau wie ein Öltropfen neben dem anderen sofort die Lage geringsten Widerstandes innerhalb der Gesamtmasse einnimmt. Aber sehr bald schon teilen sich die Blastomeren in scheinbar grober Verletzung des mechanischen Prinzipes der Oberflächenspannung, indem sie zur Erreichung einer bilateralen Struktur anderen Faktoren gehorchen, was für die Entwicklung der Eizelle von *Clavellina* und anderer Manteltiere von Anfang an gilt. Man muß eben bei der Erklärung der jedesmaligen



Zellage und Teilungsrichtung den Wachstumsvorgang als ein einheitliches Ganzes ins Auge fassen. Wie es in *Wilson's* Buch über die Zelle heißt, ist die Blastomere nicht einfachhin eine Zelle, die sich unter dem Druck rein mechanischer Bedingungen teilt. Sie ist überdies ein Bildner, der einen Stein hierhin, einen anderen dorthin legt, immer im Hinblick auf den weiteren Entwicklungsgang.

Nicht weniger ungenügend ist die *Balfoursche* Regel, die sich auf die Dotterverteilung gründet und die ungleiche Zellteilung und den Teilungsrythmus erklären soll. Sie lautet: Die Schnelligkeit der Furchung in irgendeinem Teil des Eies ist, allgemein gesprochen, proportional der Konzentration des daselbst befindlichen Protoplasma, während die Größe der Segmente im umgekehrten Verhältnis zur Konzentration des Protoplasma steht. Die Konzentration aber hängt von der Verteilung der Dotterkörnchen ab. Die Doppelregel *Balfours* paßt auf manchen Furchungsprozeß, aber die Ausnahmen beweisen, daß die Dotterverteilung nur ein untergeordneter Faktor sein kann. Einige Beispiele mögen genügen. Beim *Ascarisei* werden die Zellen des dotterarmen Poles die größeren und die des dotterreichen die kleineren. Der Ringelwurm *Nereis*, der nur wenig oder gar kein Nahrungsplasma enthält, bildet bei der vierten Teilung eine besonders große Zelle, deren Weiterentwicklung zuerst in drei ungleichen Teilungen, dann in einer gleichen Teilung, dann wieder in drei ungleichen Teilungen fortschreitet. Ebenso zeigt sich in der ersten Entwicklung gewisser Weichtiere und Würmer eine große Blastomere, die ganz plötzlich in regelmäßiger Folge eine große Zahl ganz kleiner Zellen bildet. Auch der Teilungsrythmus folgt durchaus nicht immer der *Balfourschen* Regel. In zahlreichen Fällen, z. B. bei Rudertierchen, teilen sich die größeren dotterreichen Zellen schneller als die dotterarmen. In anderen Fällen finden sich bedeutende Unterschiede im Teilungsrythmus, obschon der Deuteroplasmagehalt der gleiche ist. Tatsächlich läßt sich die Teilungsgeschwindigkeit ebenso wie die ungleiche Zellteilung nur verstehen im Hinblick auf das spezifische Endergebnis der Entwicklung. Dies wurde z. B. für gewisse Ringelwürmer und Weichtiere ausdrücklich nachgewiesen. Darum hat auch *zur Strassen* die Teilungsgeschwindigkeit der Zellen vom Grade ihrer Verwandtschaft abhängig gemacht. Zellen mit gleicher Bestimmung haben die gleiche Teilungsenergie.



Bei *Ascaris* z. B. haben die beiden ersten Furchungskugeln bereits verschiedene Teilungsenergien. Die Nachkommen der oberen Zelle liefern den Ectoblast und teilen sich gleich schnell. Die Nachkommen der unteren Zelle furchen sich zum Teil rasch, zum Teil langsam, je nach dem Organ, das aus ihnen entsteht. Nach *zur Strassen* bleibt indessen das einmal angenommene Tempo in jeder Gruppe konstant.

Jedenfalls lassen die zahllosen Ausnahmen der mechanischen Regeln erkennen, daß das ideale Schema des Herzustellenden, wie *Korschelt* und *Heider* sagen, jeden Schritt der Keimentwicklung beherrscht, oder wie *Wilson* sich ausdrückt: We cannot comprehend the forms of cleavage without reference to the end result — Man kann die Formen der Zellfurchung nur dann verstehen, wenn man das Endergebnis ins Auge faßt. Man nennt diese Beziehungen promorphologische und teilt sie in äußere und innere. Die letzteren gehören zu den wertvollsten Ergebnissen biologischer Forschung.

Zunächst einige Hinweise auf die äußere Promorphologie des Furchungsprozesses. Bereits *K. E. von Baer* erkannte, daß die Achse des Froscheies und ihre beiden Pole eine bestimmte Beziehung zum werdenden Froschkörper haben. Später entdeckte man, daß sich *von Baers* Beobachtungen auch auf die Eier vieler anderer Tiere anwenden lassen. So unterschied man einen vegetativen und einen animalen Pol. Der animale Pol heißt auch wohl der formative oder protoplasmareiche, während man den vegetativen Pol auch wohl den nutritiven oder den deuteroplasmareichen nennt. Wo das schwere Deuteroplasma in der unteren Hälfte des Eies liegt und die Polzellen am oberen Pol das Ei verlassen, kann man unschwer die Eipolarität bestimmen, wenngleich diese Regel Ausnahmen kennt. Die promorphologische Bedeutung der Eipolarität besteht nun darin, daß in weitaus den meisten Fällen eine bestimmte Beziehung zwischen der Eiachse und den späteren Körperachsen vorhanden zu sein scheint. Bei Ringelwürmern und Weichtieren z. B. bilden sich die am vorderen Rückenende gelegenen Gehirnganglien in einem Punkt, der dem oberen Eipol entspricht. Allein es fehlt nicht an Ausnahmen. Im Seeigeelei z. B. beobachtete *Wilson*, daß die erste Eiachse eine durchaus unbeständige und zufällige Beziehung zur Gastrulaachse habe. Gleichwohl ist *Wilson* geneigt, die Ausnahmen



vorläufig scheinbare zu nennen. Sicher kann die Eiachse experimentell verschoben werden, ohne das Endergebnis der Entwicklung zu beeinflussen. Immerhin läßt sich voraussetzen, daß unter normalen und ungestörten Entwicklungsverhältnissen die Eipolarität nicht selten eine wahre, wenn auch sekundäre Bedeutung hat.

Das gleiche gilt von der äußeren Promorphologie der Furchung. Die Furchung zeigt nämlich zuweilen bestimmte Beziehungen zu den Achsen und Hauptrichtungen des sich entwickelnden Embryos. Im Ei der Rippenquallen entspricht die erste Furche der Magenebene, die zweite der Tentakelebene. Und jede der vier ersten Blastomeren bildet einen späteren Quadranten des Embryos. In Seescheiden wird die erste Furche zur Medianebene des Körpers, die zweite Furche scheidet die vordere und hintere Körperhälfte voneinander. Auch bei den Kopffüßern bildet die erste Furche die Medianebene des Embryos, ebenso beim Froschei, eine Tatsache, die bereits 1854 von *Newport* festgestellt wurde. Zuweilen entspricht erst die zweite Furchung der späteren Medianebene, wie z. B. beim Ringelwurm *Nereis* und beim Bauchfüßer *Umbrella*. Allein auch hier wird die schöne Gesetzmäßigkeit durch Ausnahmen unterbrochen. Die Blastomeren des Meduseneies *Oceania amarta* stellen nach *Metschnikoff* eine wahre Anarchie dar. Ohne jede Ordnung liegen sie nebeneinander, indem sie sich kaum berühren. In anderen Fällen, wie bei manchen Knochenfischen, schneidet die Medianebene des Körpers die erste Furchung unter einem beliebigen Winkel. Auch kann durch künstliche Eingriffe, wie z. B. durch Druck, jede äußere Promorphologie der ersten Furchungen aufgehoben werden.

Weniger häufig ist eine dritte Klasse promorphologischer Beziehungen, die mehrere Eigenschaften zugleich umfassen. Die Eier des Kopffüßers *Loligo* sind länglich-oval, nicht unähnlich einem Hühnerei, das an einer Längsseite etwas abgeplattet ist. Diese Seite entspricht im späteren *Loligo* dem hinteren Teil, die gegenüberliegende Seite dem vorderen Teil, das spitzere Ende dem Rücken und das breitere der Bauchseite. Ebenso ergaben Untersuchungen an Eiern der Schabe *Periplaneta*, des Wasserkäfers *Hydrophilus* und anderer Insekten, daß die Eizelle die gleiche Richtungsverteilung besitzt wie der ausgebildete Organismus mit Kopf und Schwanzende, Bauch- und Rückenseite, Rechts- und Linksordnung.



Auf Grund der erwähnten Tatsachen glaubten deshalb einige Forscher, sich zur Präformationstheorie bekennen zu sollen, indem sie im Ei eine bestimmte primordiale Organisation voraussetzten, die sich im Lauf der embryonalen Entwicklung mehr und mehr entfaltet. Andere dagegen glaubten, daß das Ei zu Anfang isotrop und seine Promorphologie eine sekundäre Erscheinung sei, die in Abhängigkeit von anderen Faktoren entstehe. Damit wären wir bei der epigenetischen Evolution angelangt, welche Präformation und Epigenesis miteinander verbindet und so den Tatsachen am besten entsprechen dürfte.

Zur Erklärung von Beobachtungen ist es nützlich, zunächst zwei Begriffe festzuhalten, die von *Hans Driesch* in die Biologie eingeführt wurden, nämlich den Begriff der prospektiven Bedeutung und den der prospektiven Potenz. Die prospektive Bedeutung bezeichnet das tatsächliche Schicksal der Furchungskugeln, während die prospektive Potenz ihr mögliches Schicksal angibt. So haben z. B. die oben erwähnten Furchungskugeln des Seeigeleies die gleiche prospektive Potenz. Denn legt man sie in kalkfreies Wasser, so lösen sich die Zellen voneinander, und eine jede entwickelt sich zu einem normalen Seeigelchen. Prospektive Bedeutung ist also das, was jede Zelle beim normalen Verlauf tatsächlich wird. Prospektive Potenz kann nur festgestellt werden, wenn eine Blastomere durch künstliche Eingriffe oder natürliche Störungen in verschiedene Lagen und Verhältnisse kommt. Tatsächlich wird natürlich aus jeder Furchungskugel etwas Bestimmtes, und das ist dann ihre prospektive Bedeutung.

Gehen wir nunmehr zum eigentlichen Beweis über, den wir zunächst nur auf Versuche an Amphibieneiern gründen. Im Anschluß sollen dann andere Beispiele aus den übrigen Tiergruppen hinzugenommen werden.

Bereits 1883 gelang es *Wilhelm Roux*, mit einer erwärmten Nadel die eine der beiden ersten Furchungskugeln des befruchteten Froscheies zu zerstören, ohne die andere zu verletzen. Die Folge war, daß sich die unverletzte Hälfte zu einem seitlichen Halbembryo entwickelte.



Auf ähnliche Weise erzielte er aus dem vierzelligen Stadium einen Dreiviertelembryo. Später jedoch konnte *Roux* beobachten, wie sich der Halbembryo mit Hilfe des Materials der verletzten Blastomere zu einem normalen Individuum vervollständigte. Diese Versuche wurden von anderen Forschern bestätigt. *Oskar Hertwig* indessen widersprach *Roux* und behauptete, daß nach seinen Versuchen keine Halbbildung, sondern stets leidlich normale Ganzembryonen entstünden. *Morgan* löste den scheinbaren Widerspruch zwischen *Roux* und *Hertwig*. Nach *Morgans* Beobachtungen nämlich entstanden gewöhnlich Halbembryonen, wenn die verletzten Froscheier ihre natürliche Lage mit dem schwarzen oder animalen Pol nach oben beibehielten. Wurden dagegen die weißen oder vegetativen Pole nach oben gekehrt, so bildeten sich Ganzembryonen von halber Größe. Die Erklärung dieser bemerkenswerten Tatsache war schon vorher durch die Experimente von *O. Schultze* angedeutet worden. Sind nämlich die vegetativen Pole nach oben gekehrt, so entsteht, wohl unter Mitwirkung der Schwerkraft, eine Umordnung und Neuordnung des Eimaterials, während bei der normalen Pollagerung die ursprüngliche Anordnung bleibt. Demgemäß ist zu erwarten, daß die Experimente von *Roux* Halbembryonen lieferten, weil eben die unverletzten Blastomeren mit den verletzten verbunden blieben. Tatsächlich beobachtete man an Tritoneiern, daß zwei normale Embryonen von halber Größe entstehen, wenn die beiden ersten Blastomeren voneinander getrennt werden.

Aus diesen Tatsachen folgt zunächst, daß die Blastomeren des Froscheies von Anfang an eine verschiedene prospektive Bedeutung haben. Jede der beiden ersten Blastomeren enthält die Anlage und Kraft, sich zu einem normalen Halbembryo zu entwickeln. Das gleiche gilt von den vier ersten Blastomeren, von denen eine jede zur Bildung eines bestimmten Teiles des Embryos führt. Ihre Entwicklung beruht somit auf Selbstdifferenzierung. Diese Selbstdifferenzierung ist jedoch nicht unabhängig; denn die Tatsachen zeigen zweitens, daß die beiden ersten und auch die vier ersten Blastomeren an und für sich die gleiche prospektive Potenz besitzen. Jede von ihnen ist an und für sich imstande, ein Ganzembryo zu werden. Da sich aber die Blastomeren unter normalen Verhältnissen stets nur zu ganz bestimmten Teilen des



Embryos differenzieren, so folgt, daß ihre tatsächliche Entwicklung von ihrer Lage im Ganzen und vom Einfluß des Ganzen auf die Teile und der Teile aufeinander abhängig ist, mit anderen Worten, daß die typische Ganzheit das Ganze und alle Teile beherrscht. Somit beruht ihre Entwicklung nicht nur auf Selbstdifferenzierung, sondern zugleich auf abhängiger Differenzierung. Drittens zeigen die Tatsachen der prospektiven Potenz und der Regeneration verletzter Halbembryonen, daß die prospektive Bedeutung der Blastomeren keineswegs unabänderlich ist, sondern in jedem Fall mit einem spezifischen Endergebnis übereinstimmt und dementsprechend modifiziert werden kann. Mit anderen Worten: Die Entwicklung des Froscheies steht unter dem Einfluß einer „Direktive“, die trotz bedeutender Eingriffe in die Entwicklung, wenn irgend möglich, die prospektive Bedeutung der einzelnen Teile neu bestimmt und durch Umdifferenzierung ein typisches Entwicklungsergebnis zu erzeugen bemüht ist. Diese Auffassung widerspricht nicht dem Prinzip der kausalen Erklärung der Naturvorgänge. Sie ist nur ihre umfassende Ausdeutung. Außer den Wirkursachen ist die Annahme unbewußter Direktiven unausweichlich, wenn man den tatsächlichen Beobachtungen gerecht werden will.

In Wirklichkeit findet die Umwandlungskraft des Ganzen beim Froschei schon nach dem dritten Furchungsprozeß ihr Ende. Durch diese Furchung nämlich wird das Ei in vier obere animale und vier untere vegetative Zellen getrennt. Tötet man durch einen galvanischen Strom in verschiedenen Eiern bald die unteren, bald die oberen vier Zellen, so entwickeln sich die unverletzten vier Zellen ungestört weiter, um dann schließlich abzusterben, ohne daß Regulationen eintreten. Innerhalb der Keimblätter indessen können noch lange Umdifferenzierungen und Neubildungen stattfinden, so daß die einzelnen Zellen innerhalb der Keimblätter die gleiche prospektive Potenz bewahren dürften. So hat man im Blastula- und Gastrulastadium durch Anstich den Austritt verschiedener Zellgruppen veranlaßt. Die Keimblätter bildeten ihr Zellmaterial um und lieferten normale, wenn auch verkleinerte Embryonen. Selbst die zum Ausfluß veranlaßten Zellgruppen behaupteten eine gewisse selbständige Entwicklungskraft. Zerschnürt man endlich die Embryonen von Triton zur Zeit der Medullarplattenbildung in querer Richtung, so bildet das



vordere Stück einen normalen Kopf mit einem Stückchen Chorda. Das hintere Stück zeigt ebenfalls sehr bald eine neue Kopfanlage. Diese Umdifferenzierung unterbleibt, wenn man die Operation in einem späteren Stadium vornimmt.

Diese Fälle beweisen offenbar eine allmähliche Abnahme und Einschränkung der regulatorischen Umbildungsfähigkeit des Froschorganismus; sie beweisen indessen zugleich, daß jene durchaus vitale Fähigkeit wirklich vorhanden ist. Durch diese Fähigkeit tritt ein Organismus in augenscheinlichen Gegensatz zu jedem Maschinensystem, bei dem nach gewaltsamen Eingriffen von einer selbsttätigen, von der Ganzheit ausgehenden Umdifferenzierung nicht die Rede sein kann. Auch ist es dem jungen Organismus im Gegensatz zu unbelebten Gebilden eigen, daß seine Teile die gleiche prospektive Potenz besitzen können und zugleich eine verschiedene zweckmäßig variable Bedeutung haben. Die Anpassung an die jeweiligen Umstände erfolgt durch eine Selbstregulation, die sich im Hinblick auf ein spezifisches Gesamtergebnis auswirkt.

Es fragt sich, ob die am Froschei beobachteten Tatsachen auch bei den Eiern der anderen Tierklassen gefunden werden.

In der normalen Entwicklung haben die Furchungskugeln der Eier von Seeigeln von Anfang an eine bestimmte prospektive Bedeutung. Dies folgt daraus, daß isolierte Blastomeren sich zunächst weiterentwickeln, gerade als ob sie im normalen Zellverband wären. Schon vor der Befruchtung fehlt es nicht an Anzeichen einer definitiven Struktur, die für einen bestimmten Endzweck eingestellt erscheint. So zeigen unbefruchtete Halblastomeren und Bruchstücke von Eizellen halbe oder teilweise Furchungen. Auch ist die Polarität und Bilateralität der Blastula bereits in der ersten Zelle präformiert. Eingriffe in die Entwicklung zeigen jedoch, daß die prospektive Bedeutung der Blastomeren durchaus variabel ist. Bis zum Blastulastadium behalten die Furchungskugeln die gleiche prospektive Potenz, jede der 808 Zellen scheint imstande zu sein, sich an jeder beliebigen Organbildung zu beteiligen oder auch einen entsprechend verkleinerten Normalembryo zu liefern, weshalb *Driesch* die Seeigelblastula ein harmonisch-äquipotentiell System genannt hat.



Geradezu staunenswert ist das Umbildungsvermögen der einzelnen Teile eines Organismus und die Abhängigkeit der Entwicklung von einer Gesamtidee. Wird eine Seeigelblastula beliebig zerschnitten, so verwachsen alsbald die Wundränder. Die Bruchstücke bilden sich um zu kleinkugelligen Blastulae und entwickeln sich allmählich zu kleinen, aber normalen Embryonen. Zu winzig dürfen die Stücke allerdings nicht sein. Beträgt die Größe etwa  $1/16$  der Gesamtmasse, so kommt es schon nicht mehr zur Gewebebildung. Stücke, die nur halb so groß sind, sterben einfach ab.

Viele ähnliche Beispiele von regulatorischen Umdifferenzierungen liegen vor. *Loeb* brachte Eier der Echinodermengattung *Arbacia* in ein Medium, in dem die Eimembran platzte, so daß Zellen heraustraten. In vielen Fällen entstanden zwei normale Embryonen. Durch Schütteln gelang es *Driesch* bei einer anderen Gattung, die Furchungskugeln des achtzelligen Stadiums gänzlich gegeneinander zu verschieben, so daß sie getrennt nebeneinander lagen. Jede Zelle furchte sich anfangs, als ob sie noch mit anderen Zellen verbunden wäre. Später änderte sich der Entwicklungslauf, und es kam zur Bildung von normalen Larven. Ebenso erzielte *Driesch* durch die Schüttelmethode aus dem Zweizellenstadium zuerst Halbembryonen, die sich später zu normalen Embryonen umbildeten. Es liegen auch einige Fälle sogenannter Großbildungen vor, wo durch die Verschmelzung zweier Blastulae ein normales Individuum von doppelter Größe entstand. Nach dem Blastulastadium nimmt auch bei den Seeigeleiern die prospektive Potenz der Furchungskugeln beständig ab, wenngleich sie innerhalb bestimmter Organbezirke noch länger bestehen bleibt.

Von besonderem Interesse sind Versuche an Rippenquallen, in denen bereits sehr früh die prospektive Bedeutung gewisser Teile festgelegt ist. In der normalen Entwicklung entstehen durch die beiden ersten Furchen, die meridional verlaufen, vier gleichgroße Blastomeren, die den vier Quadranten des Körpers entsprechen. Durch die dritte Furche, die äquatorial verläuft, spaltet jede der großen Blastomeren eine kleine Blastomere ab, so daß das achtzellige Stadium eine gekrümmte Platte aus vier großen Zellen oder Makromeren an der konvexen Seite und aus ebenso vielen kleinen Zellen oder Mikromeren an der konkaven Seite darstellt. Nach der nächsten Furchung befinden sich an der kon-



kaven Seite acht Mikromeren, die sich lebhaft teilen und schon bald vier radiär verlaufende Zellstreifen bilden, aus denen vier Rippenpaare hervorgehen. Die Rippen bilden Wimper- und Ruderblättchen, die der Fortbewegung dienen.

Es fragt sich nun, welche Entwicklungsveränderungen durch künstliche Eingriffe im Rippenquallenei hervorgerufen werden. *Chun* trennte durch die Schüttelmethode die beiden ersten Blastomeren voneinander und erzielte Halblarven mit je vier Rippen und auch mit fast allen anderen Organen geteilt. Nur der Magenschlauch war in beiden Hälften vollständig, was auf regulatorische Vorgänge hindeutet. Solche Halblarven konnte man auch in der Natur nach stürmischem Wetter und aufgeregter See beobachten. Es ist bemerkenswert, daß später durch eine nachträgliche Regeneration die fehlenden Hälften ersetzt werden können. *Driesch*, *Morgan* und *Fischel* stellten Kontrollexperimente an, indem sie mittelst feiner Scheren oder durch Druck die Blastomeren isolierten. *Chuns* Ergebnisse wurden bestätigt. Durch Isolierung der beiden ersten Blastomeren entstanden Halbembryonen mit je vier Rippen, ebenso durch Isolierung der vier oder acht ersten Blastomeren Viertel- oder Achtelembryonen mit zwei oder einer Rippe. Man kann auch Dreiviertel-larven mit sechs Rippen erzielen. Ein isolierter Oktant lieferte, wie es heißt, eine kleine Larve mit nur einer Rippe. Im sechzehnzelligen Stadium ist die Rippenausbildung an acht bestimmte Blastomeren gebunden, von denen eine jede eine bestimmte Rippe hervorbringt. Die Ausbildung der Rippen beruht somit auf der Selbstdifferenzierung dieser Zellen. Dieses Ergebnis wurde noch weiter bestätigt durch *Fischels* Experimente, in denen eine durch Druck hervorgerufene Verlagerung der Mikromeren eine entsprechende Verlagerung der Rippen zur Folge hatte. Im übrigen ist jedoch auch hier die Abhängigkeit vom Ganzen nicht zu verkennen, indem gewisse Störungen durch Auseinanderdrängen der Blastomeren regulatorisch ausgeglichen werden.

Zahlreiche Experimente mit den Blastomeren anderer Tierkreise schließen sich den erwähnten Beispielen an. Bei den Hydromedusen machte man dabei Beobachtungen wie beim Tritonei. Bis zum Sechzehnzellenstadium haben die Blastomeren die gleiche prospektive Potenz, so daß aus jeder der sechzehn Furchungskugeln eine entsprechend verkleinerte Larve entstehen kann. Das gleiche gilt von den Blastomeren



des Zweizellenstadiums der Eier von Knochenfischen. Selbst bedeutende Verformungen vermögen den normalen Entwicklungsgang dieser Eier nicht zu beeinflussen. Die Versuche an Lanzettfischen beweisen, daß hier die Furchungskugeln bis zum Achtzellenstadium gleichwertig sind. Doch ist in diesem Stadium die Umdifferenzierungskraft wohl wegen des bedeutend verminderten Materials schon sehr geschwächt. Bei den Manteltieren entspricht die erste Furchung der späteren Medianebene, so daß zuerst Halbembryonen entstehen. Später jedoch entwickeln sich durch regulatorische Vorgänge ganze Blastulae und Larven von halber Größe, denen allerdings gewisse untergeordnete Organteile fehlen. Isolierte Blastomeren von Eiern der Weichtiere setzen ihren begonnenen Entwicklungsgang fort und werden zu Teil-embryonen. Später machen auch sie einen Versuch der Ergänzung, bei dem sich sogar gewisse Wimperansätze neu bilden. Dieselbe frühe Selbstdifferenzierung der Teile findet sich bei den Ringel- und Fadenwürmern. Selbst für die einzelligen Organismen gelten analoge Gesichtspunkte. Bei den Einzelligen nämlich hat jeder Teil des Karyoplasma, der von etwas Cytoplasma umgeben ist, die gleiche prospektive Potenz wie die ganze Zelle. Somit haben hier die Teile der Zelle eine höchst variable prospektive Bedeutung.

Es seien hier noch zwei seltsame Beispiele späterer Umdifferenzierung erwähnt, die die bisherigen Ausführungen restlos bestätigen. Das erste Beispiel ist die Linsenregeneration des Triton-*auges*. Bereits im Jahre 1745 hat *Bonnet* beobachtet, daß das ausgeschnittene Auge von Tritonlarven sich in zwei Monaten vollständig regeneriert. Dieselbe Tatsache wurde von *Colucci* im Jahre 1885 aufs neue festgestellt. Zugleich wies dieser Forscher auf die merkwürdige Regenerationsweise der Tritonlinse hin. In der normalen Entwicklung bildet sich nämlich die Linse aus einer Einsenkung des äußeren Keimblattes in die primäre Augenblase, die später den Rand der Linsenanlage becherförmig umgreift und deshalb auch Augenbecher genannt wird. Bei der Regeneration der Linse wird indessen nicht das Zellmaterial des äußeren Keimblattes, etwa das Hornhautepithel, verwandt, sondern der obere Irisrand des Augenbeckers selbst. Der Rand verdickt sich und zeigt bereits nach zehn Tagen einen deutlichen Linsenanfang, der nach zehn weiteren Tagen ziemlich stark ausgebildet ist und vierzig Tage nach



der Operation zur fertigen Linse wird. Die Tatsache wurde von anderen Forschern bestätigt. Das Zellmaterial des Augenbeckers behält also noch sehr lange eine zweckmäßige variable prospektive Potenz.

Das zweite Beispiel ist die Seescheide *Clavellina*. Der Körper ist 1 bis 2 cm lang. Er besteht aus einem Kiemenkorb mit den Ein- und Ausströmungsöffnungen für das Nahrungs- und Atmungswasser. Hinzu kommt ein hinterer Teil, der Darm, Herz und Fortpflanzungsorgane umschließt. Schneidet man den Kiemenkorb ab, so bildet er sich sehr bald in eine neue sehr kleine, aber normale *Clavellina* um. Der gleiche Umbildungsvorgang tritt ein, wenn man den Kiemenkorb in Teile zerlegt. Wahrscheinlich ist diese Neubildung dadurch ermöglicht, daß eine Reihe von Zellen mit einer vielfältigen prospektiven Potenz auch in den späteren Entwicklungsstadien der Seescheide erhalten bleibt — genau so wie bei dem eben beschriebenen Regenerationsvorgang der Tritonlinse.

Aus den Tatsachen ergibt sich, daß in allen wesentlichen Punkten Übereinstimmung herrscht. Man muß daher die Entwicklung der befruchteten Eizelle auf die Selbstdifferenzierung von vorhandenen Anlagen zurückführen, die in harmonischer Entfaltung ein spezifisches Gesamtergebnis herausbilden. Die Entwicklung der einzelnen Blastomeren geschieht durch eine zweckmäßige Vereinigung von Selbstdifferenzierung und abhängiger Differenzierung. Letztere wird durch die relative Lage der einzelnen Blastomeren zueinander und zum Ganzen bedingt. Der Einfluß des Ganzen auf die einzelnen Teile oder vielmehr die Abhängigkeit der einzelnen Teile vom Ganzen ist besonders zu Anfang der Entwicklung in die Augen springend, wie die zweckmäßige Variabilität der prospektiven Bedeutung beweist. Im Lauf der Entwicklung wird allerdings die prospektive Bedeutung bald früher bald später immer eindeutiger festgelegt, ohne jedoch vom Einfluß des Ganzen unabhängig zu werden. Sollten die Teile in ihrer Entfaltung sich dem Einfluß des Ganzen entziehen, müßte der Organismus zugrunde gehen.

Es fragt sich nun, wie das allmähliche Abnehmen der prospektiven Potenz zustande kommt. Mit anderen



Worten: Wie erklärt sich die gesetzmäßig verlaufende ontogenetische Differenzierung?

Die nächstliegende Antwort dürfte sein: durch erbungleiche Kernteilung. Die Chromosomen bilden ja das Substrat der Anlagen, die selbst wieder durch die Kernteilung auf die Tochterzellen übertragen werden. Erhalten beide erbgleiche Chromosomen, werden die Anlagen gleich sein; erhalten sie erbverschiedene, verschieden. Letzteres steht zu erwarten, wenn Differenzierungen eintreten; ersteres, wenn beide Teile die gleiche Anlagesumme äußern. Bei Rippenquallen z. B. wäre die Kernteilung schon sehr früh erbungleich, beim Seeigel wenigstens anfangs erbgleich. Die Lebensbedingungen dürften in jedem Fall nur eine hemmende oder fördernde Einwirkung haben.

Um den Tatsachen gerecht zu werden, sind jedoch beide Arten der Kernteilung zu verbinden. Nach welchen Gesetzen bald die eine, bald die andere eintritt, warum die erbungleiche Teilung bei einigen Organismen schon sehr früh, bei anderen erst später verwirklicht wird, wie es kommt, daß selbst in weitfortgeschrittenen Stadien der Entwicklung merkwürdigste Umdifferenzierungsprozesse stattfinden können, bleiben vorläufig ungelöste Probleme. Jedenfalls nimmt die prospektive Potenz der Keimzellen in der Ontogenie beständig ab und wird auf immer engere Bezirke eingeschränkt, wie die Entwicklung des Amphibieneies zeigt. Auch die frühe Differenzierung zwischen Keim- und Körperzellen von *Ascaris* und den Keim- und Nährzellen des Schwimmkäfers *Dytiscus* deuten dies an. Leider fehlen Beispiele von zwingender Beweiskraft. Die einzige erbungleiche Teilung, die ganz sicher erwiesen ist, ist die *Mendelsche Spaltung*. Bei der Annahme einer erbungleichen Teilung wird eine Regeneration nur dann stattfinden können, wenn die Anlagen in dem Gesamtbereich der regenerierenden Zellen zu finden sind. Selbst der Ausfluß von Zellen aus einer Amphibienblastula wird sich zu einem normalen, wenn auch zwerghaften Ganzen restaurieren können, wenn die Anlagen aus den drei Keimblättern vorhanden sind, andernfalls nur zu einem Teilstück, das alsbald abstirbt. Auch beim Tritonaugenbecher müssen wir in bestimmten Zellen Anlagen zur Linsenbildung voraussetzen. In den übrigen Geweben dürften sich diese Anlagen nicht finden, wie ja nach völliger Entfernung des Augenbechers keinerlei



Regeneration erfolgt. Das gleiche dürfte von der Seescheide *Clavellina* gelten, die allerdings auf den ersten Blick ein Beispiel für den Geltungsbereich der erbgleichen Teilung zu sein scheint. Indessen ist anzunehmen, daß nur aus jenen Teilen der zerschnittenen Seescheide ein neues Ganzes gebildet werden kann, die solche Anlagen zu allen Organen enthalten.

Der Haupteinwand gegen eine spezifisch komplizierte Chromosomenstruktur als Grundlage der Differenzierung gründet sich auf den Satz, daß, wie *Driesch* andeutet, die Differenzierung normal-proportional vor sich geht, mag an Keimmaterial genommen sein, was will. Dieser Satz bezieht sich auf die ersten Blastomeren von Organismen und kann selbst hier nicht ohne Einschränkung angenommen werden. Ich erinnere erneut an das Rippenquallenei. Daher kann jener Satz nicht als sichere Stütze der ausschließlich erbgleichen Teilung gelten.

Nach der hier vertretenen Anschauung ist somit die Entwicklung ein Entfaltungsprozeß von Anlagen, der unter der Voraussetzung bestimmter Lebensbedingungen durch eine gesetzmäßige erbgleiche und erbungleiche Kernteilung vermittelt wird. Das Eigentümliche der Entwicklung ist die unverkennbare prospektive Abhängigkeit der Kernteilung vom Endergebnis und vom Organisationsplan des Ganzen. Dadurch wird die Ontogenie eines Organismus zu einem selbsttätigen korrelativen Wachstumsprozeß, der in seiner Spezifität von äußeren Faktoren unabhängig ist und selbst bedeutende Eingriffe in den Entwicklungslauf im Sinn einer typischen Gesamtstruktur korrigiert. Es ist daher die Annahme einer „überstofflichen Direktive“, welche aus der typischen Ganzheit heraus die Haupt- und Seitenbahnen des Anlagenstromes naturnotwendig leitet und anpaßt, eine Anschauung, die mit den Tatsachen im Einklang ist. Gerade diese Direktive begründet den wesentlichen Unterschied zwischen einem lebendigen Organsystem und jedem rein chemischen oder physikalischen Mechanismus. Nach meiner Ansicht hat *Driesch* völlig recht, wenn er behauptet, daß kein typisch hochkomplizierter Mechanismus denkbar ist, der, wie eine Seescheide, beliebiger Teile beraubt werden kann, ohne seine geradezu unendliche Kompliziertheit zu verlieren. Es müßte ja fast jeder Teil den komplizierten Mechanismus ganz enthalten und zugleich jeden beliebigen und beliebig großen



Teil desselben. Weiter gibt es keinen Mechanismus, der sich wie ein Organismus fortgesetzt teilt und doch ganz bleibt, zerschlagen wird und sich selbst restauriert. Endlich trägt kein Mechanismus eine zweckstrebige Anpassungs- und Entwicklungskraft in sich selbst. Der Einwand jener, die sich auf die kolloid-chemische Natur lebendiger Systeme berufen, ist nur eine Verschleierung des Grundsätzlichen, das *Driesch* mit vorbildlicher Klarheit herausstellt. Wenn *Driesch* von Maschinensystemen spricht, dann meint er nicht etwa starre Gebilde, sondern jedweden Mechanismus, gleichgültig wie seine Zusammensetzung oder wie sein Aggregatzustand ist. Es ist auch nicht richtig, wenn man wegen der Annahme der Abhängigkeit der Teile vom Ganzen erklären wollte, daß die *Drieschsche* Deutung der Lebensvorgänge gegen die kausale Naturerklärung ist. Wie die Philosophie vergangener Zeiten schon längst erwiesen hat, sind eben die *causae efficientes* oder Wirkursachen von den *causae finales* oder zielstrebigem Ursachen zu unterscheiden. Die Annahme von *causae finales* hat nichts zu tun mit der Voraussetzung, die die Grundlage des Kausalprinzipes ist. Ich stimme mit *Max Hartmann* überein, daß es keine andere Methode, Naturwissenschaft zu treiben, gibt, als jene der generalisierenden und exakten Induktion, die die Einzelfälle unter allgemeine Gesetzmäßigkeit bringt, und daß Naturerkenntnis nur mit den Kategorien der Kausalität errungen werden kann. Was *Driesch* betont, ist nur eine Bestätigung jener Anschauungen, die von einer Reihe von abgeklärten Vertretern scholastischer Philosophie auf Grundlage kausaler Naturbetrachtung und unter Anwendung der „*inductio incompleta*“ von Lebensvorgängen behauptet wurde. In den Organismen ist ein Naturfaktor eigener Art, eine Entelechie oder Direktive, die neben das aus Physik und Chemie Bekannte als andersartige elementare Sonderheit hinzutritt und in der typischen Ganzheit als solcher ruht.

Um den Unterschied zwischen Mechanismus und Vitalismus klar herauszustellen, läßt sich folgende These formulieren: In lebenden Körpern ist ein überstoffliches Lebensprinzip anzunehmen, das sich vom Stoffe und seinen physikalischen und chemischen Kräften



wesentlich unterscheidet. Der Mechanismus behauptet, daß die lebendige Funktion nur graduell von den Kraftäußerungen des Stoffes verschieden ist, weshalb sie durch die Kräfte des Stoffes, die in besonderer Weise angeordnet sind, zu erklären wäre. Der Vitalismus dagegen behauptet, daß die lebendige Funktion auch nicht im ersten Anfang im anorganischen Stoff, gleichgültig wie er geordnet sein mag, zu finden ist, weshalb die Annahme eines ganz neuen Erklärungsprinzipes unerläßlich ist. Es ist ein Prinzip, das dem Ganzen eines Organismus seine Einheit des Lebens gibt.

Als Beweis für die vitalistische Anschauung mag folgende Überlegung dienen.

Die lebendige Funktion ist eine im eigentlichen Sinne immanente, d. h. sie besteht in einer autoprospektiven Tendenz des lebendigen Organismus, sich selbst zu entfalten und fortzupflanzen in einer typischen Form, und zwar so, daß der Ausgangs- und Zielpunkt in erster Linie das Ganze als solches ist und in Abhängigkeit vom Ganzen die Teile.

Denn allen Lebenserscheinungen ohne Ausnahme ist diese Tendenz eigentümlich.

Um das Wichtigste zusammenzufassen, sei zunächst an die Reiz- und Bewegungserscheinungen erinnert. Wenn irgendein Teil eines Organismus von einem Reiz getroffen wird, so reagiert der ganze Organismus, und zwar autoteleologisch, und nicht etwa der Teil als Teil. Die Assimilation, die ausschließlich vom Protoplasma vollzogen werden kann, erfüllt sich quantitativ und qualitativ je nach dem eigenen Bedürfnis der einzelnen Teile, und zwar unter dem besonderen Gesichtspunkt der Entwicklung und Fortpflanzung des Ganzen. Gleiches gilt von der Atmung und Ausscheidung und von dem Verbrauch des Organismus selbst, falls keine Nahrung mehr zur Verfügung steht. Doch vor allem tritt es in die Erscheinung, wenn ein Teil des Organismus verletzt wird. Die Zellteilung, die je nach den äußeren Bedingungen große Variabilität zuläßt, vollzieht sich sowohl mit Rücksicht auf die Art als auch auf den Rhythmus stets in strenger Abhängigkeit vom Ganzen, wiederum in Übereinstimmung mit einem prospektiven Organisationsplan, so daß alle einzelnen Teile und



im besonderen die Organe, die sich auf die Fortpflanzung beziehen, rechtzeitig unter dem Gesichtspunkt des Gesamtwohles des Organismus sich betätigen. Die prospektive Abhängigkeit vom Ganzen ist der wesentliche Gesichtspunkt, der allen Zellteilungen, soweit sie auch sonst sich voneinander unterscheiden mögen, gemeinsam ist. Wie im besonderen durch Eingriffe in den Organismus feststeht, hat dieser von Anfang an eine vielfältige prospektive Potenz, so daß fast jeder einzelne Teil sowohl das Ganze als auch jeden Teil des Ganzen hervorbringen kann. Trotzdem entwickelt sich tatsächlich jeder einzelne Teil zu einem bestimmten Teil des Gesamtorganismus. Folglich hängt die Entwicklung des Teiles immer von seiner Lage im Ganzen ab und vom Einfluß des Ganzen auf die Teile. Wenn Teile verletzt oder vom Organismus losgerissen werden, versuchen die übriggebliebenen, soweit sie noch vollständig und miteinander verbunden sind, sich auf neue Weise einzustellen und in dem Sinn zusammenzuwirken, daß ein Ganzes entsteht, das jedenfalls dem Wesen nach und in den Proportionen als normal bezeichnet werden muß. Wo immer dies nicht mehr möglich ist, hört der Organismus auf zu leben und verliert seinen komplizierten Aufbau und die labile Energie. Kein Teil kann außerhalb des Ganzen gedacht werden, weil er nicht bloß äußerlich, sondern innerlich vom Ganzen abhängt, damit er selbst lebt wie das Ganze. Die gleiche Beweisführung würde ihre volle Anwendung finden, wenn man nicht nur die Einzelentwicklung, sondern auch die Stammesentwicklung ins Auge faßt.

Daß aber diese immanente Tätigkeit auch nicht in den ersten Anfängen in anorganischen Gebilden zu finden ist, unterliegt gar keinem Zweifel. Gleichgültig, wie der Mechanismus eines toten Gebildes aufgebaut sein mag, stets ist seine ganze Tendenz im stabilen Gleichgewicht, immer der einfacheren und kristallisierten Struktur zu drängend. Außerdem handelt jeder Teil eines solchen Mechanismus immer nur als Teil, innerlich völlig unabhängig vom Ganzen oder den Teilen, die das Ganze zusammensetzen. Dies gilt auch von flüssigen Kristallen, wie bereits vorher in dem Abschnitt über den Bau von Zellen dargestellt wurde.

Die Natur der Lebensdirektive und die Art ihrer



Tätigkeit lassen sich allerdings kaum ahnen. Sie sind weder Materie noch materielle Energie, sondern ein „ens sui generis“, ein Sein eigener Art, das den vorhandenen Stoff mit der vorhandenen Energie in Richtungen leitet, die wir Leben nennen. Was das letzte bedeutet, kann konkret und positiv niemand sagen. Es umschließt ein Geheimnis der Natur, vor dem man Ehrfurcht haben sollte. Überheblich wäre es, wenn der Menscheng Geist allzufrüh den Anspruch erheben wollte, etwas durchschauen zu können, was erst nach tieferem Eindringen in die Natur einem späteren Geschlecht vorbehalten bleiben muß. Indessen sind auch die wesentlich negativen Erkenntnisse, zu denen unmittelbar auch die Annahme der Entelechie gehört, von hohem Wert, weil sie die Grenzmarken im Reich der Natur bezeichnen und zugleich uns nahelegen, daß es eine Fülle von Fragen geben wird, die deshalb unbeantwortet bleiben müssen, weil dem Menscheng Geist die Greifkraft fehlt. So ist es nicht verwunderlich, wenn ein so tiefer Physiologe wie *Armin von Tschermak* bekennt: „Hätte die Physiologie die Aufgabe, Lebensvorgänge durch restlose Zurückführung auf Erscheinungen am unbelebten Stoff zu erklären, sie hätte heute so gut wie noch nicht mit der Arbeit begonnen.“ Jedenfalls möge man beim Versuch, die Tatsachen der Vererbung und Entwicklung zu werten, diese Gedanken einsetzen und vertiefen. Es besteht sonst die Gefahr, beide Funktionen des Lebens im Stofflichen allein zu sehen, was im besonderen zum folgenschweren Irrtum würde, wenn man die biologische Geschichte der Menschheit darstellt und aus ihr ethische Forderungen für die Gestaltung der Zukunft ableitet.



## II. AUS DER ALLGEMEINEN ERB- UND ENTWICKLUNGSLEHRE

Erblehre und Entwicklungslehre ergänzen sich. Während die Erblehre das Beharrende in der Gestaltung der organischen Welt erfaßt, kümmert sich die Entwicklungslehre um die Veränderungen. Der vorliegende Abschnitt soll die Tatsachen und Gesetzmäßigkeiten zusammenfassen, die unter Voraussetzung der Ergebnisse der Zell- und Keimzellularforschung die allgemeine Erb- und Entwicklungslehre aufbauen. Erst nach gründlicher Einsicht in diese Gesetzmäßigkeiten werden wir imstande sein, so weit in die menschliche Erb- und Entwicklungslehre einzudringen, wie die Beurteilung jener Probleme erheischt, von deren Lösung das biologische Geschick der Völker der Zukunft abhängt.

### 1. Mendels Gesetz von der Autonomie der Erbanlagen

*Mendels* großzügiges Vererbungsexperiment mit der Gartenerbse *Pisum sativum*, das 1865 veröffentlicht wurde, ist grundlegend für die Gestaltung der allgemeinen Erblehre. *Mendel* war sich der Tragweite seiner langwierigen Untersuchungen bewußt. Er beabsichtigte nach seinen eigenen Worten, eine Frage zu lösen, welche für die Entwicklungsgeschichte der organischen Formen von nicht zu unterschätzender Bedeutung sei. Da, wie er selbst am Ende seiner Arbeit sagt, die Einheit im Entwicklungsplan des organischen Lebens außer Frage stehe, dürfe er hoffen, durch sein Vererbungsexperiment an Erbsen ein Grundgesetz zu finden, das für die Wiederkehr von Eigenschaften in den Vorfahren und Nachkommen von Hybriden entscheidend sei. Sonst hätte er niemals — abgesehen von mehrjährigen Voruntersuchungen — acht Jahre darauf verwandt, um aus Versuchen



mit über zehntausend Pflanzen die Gesetzmäßigkeit der Vererbung abzuleiten. Der Grund für die Wahl der Versuchspflanze liegt darin, weil aus dem Geschlecht der *Pisum* einige ganz selbständige Formen konstante, leicht und sicher zu unterscheidende Merkmale besitzen und bei gegenseitiger Kreuzung auch in den Hybriden vollkommen fruchtbare Nachkommen aufweisen. Weiter kann man eine Störung durch fremde Pollen leicht ausschalten, da die Befruchtungsorgane vom Schiffchen eng umschlossen sind und die Antennen schon in der Knospe platzen, wodurch die Narben noch vor dem Aufblühen mit Pollen überdeckt werden. Die künstliche Befruchtung wurde so vollzogen, daß man die nicht vollkommen entwickelten Knospen öffnete, das Schiffchen entfernte und jeden Staubfaden mittels einer Pinzette behutsam herausnahm, worauf dann die Narbe sogleich mit dem fremden Pollen belegt wurde. Am Ende der Probejahre wurden 22 Sorten ausgewählt, die sich ausnahmslos bewährten. Die vergleichenden Beobachtungen beziehen sich auf sieben differierende Merkmale, wie aus der eingefügten Tabelle, die auf Grundlage der *Mendelschen* Arbeit zusammengestellt wurde, ersichtlich ist.

Nun zu den Ergebnissen der Versuchsreihen.

*Mendel* ging von der Erfahrungstatsache aus, daß zwei einander entsprechende, aber voneinander unterschiedene (differierende) Merkmale von zwei Pflanzen in der Hybride (Bastard) sich zu einem neuen Merkmal vereinigen, welches gewöhnlich an den Nachkommen denselben Veränderungen unterworfen ist. Er stellte es sich zur Aufgabe, diese Veränderungen für je zwei differierende Merkmale zu beobachten und das Gesetz zu ermitteln, nach welchen die Veränderungen in den nachfolgenden Generationen eintreten.

Bei der Kreuzung von zwei Elternpflanzen, die sich in einem Merkmalspaare, z. B. Hochwuchs und Zwergwuchs, deutlich unterschieden, entstanden in der nächsten Generation Pflanzen, die nicht eine Zwischenform der beiden Elternrassen waren, sondern die in dem Merkmal Hochwuchs des einen Elter deutlich dominierten, während das Merkmal Zwergwuchs des andern Elter zurücktrat oder der Beobachtung entschwand. *Mendel* unterschied danach dominierende und rezessive Merkmale. In der Tabelle sind die dominierenden gegenüber den rezessiven durch Sperrdruck hervorgehoben. Dieses erste



Ergebnis der Mendelschen Versuche wird als Uniformität der Hybriden oder ersten Kreuzungsgeneration bezeichnet.

Merkmal (A=dominierend) (a=rezessiv)	Spaltungsgeneration				Prüfgeneration		
	Gesamtzahl der Versuchspflanzen	Anzahl der Dominierenden (A)	Anzahl der Rezessiven (a)	Verhältnis von A : a	Gesamtzahl der Pflanzen	Anzahl der konstant Dominanten (A)	Anzahl der spaltenden Hybriden (Aa)
1. Samen rund (A) oder kantig (a)..	255 mit 7324 Samen	5474	1850	2,96 : 1	565	193	372
2. Kotylen gelb (A) oder grün (a)...	258 mit 8023 Samen	6022	2001	3,01 : 1	519	166	353
3. Samenschale braun (A) oder weiss (a) Blüte violettrot oder weiss .....	929	705	224	3,15 : 1	100	36	64
4. Hülsen einfach gewölbt (A) od. eingeschnürt (a).	1181	882	299	2,95 : 1	100	29	71
5. Unreife Hülse grün (A) oder gelb (a) .....	580	428	152	2,82 : 1	100	40	60
6. Blüten seiten- (A) oder endständig (a).....	858	651	207	3,14 : 1	100	33	67
7. Pflanze hoch (A) oder niedrig (a)	1064	787	277	2,84 : 1	100	28	72
Summe	14949	14949	5010	2,98 : 1	1584	525	1059

Die Befruchtung der Pflanzen der ersten Kreuzungsgeneration fand durch Selbstbestäubung statt. Die aus diesem Samen entstehenden Pflanzen der folgenden Generation wurden für jedes einzelne Merkmal getrennt beobachtet und ausgezählt. Es stellte sich dabei heraus, daß neben dem dominanten Merkmal der einen Stammform — z. B. Hochwuchs —, das in den Hybriden ebenfalls aufgetreten war, auch das rezessive Merkmal der anderen Stammform — z. B. Zwergwuchs — in



die Erscheinung trat, und zwar in dem Zahlenverhältnis von durchschnittlich drei dominanten zu einer rezessiven Pflanze. Das Aufspalten des in der ersten Kreuzungsgeneration verbundenen Merkmalspaares in der folgenden oder Spaltungsgeneration ist das zweite Hauptergebnis der *Mendelschen Versuche*.

Wie verhalten sich die einzelnen Merkmale in der der Spaltungsgeneration folgenden und allen weiteren Generationen? Wiederum fand die Fortpflanzung der Spaltungsgeneration durch Selbstbestäubung statt. Aus den Pflanzen mit rezessivem Merkmal entstanden in der nächsten, der Prüfgeneration, nur Pflanzen, die das rezessive Merkmal aufwiesen. Aus den Pflanzen der Spaltungsgeneration mit dominantem Merkmal entstanden zu einem Drittel ebenfalls nur Pflanzen mit dem dominanten Merkmal. Aus den Samen der übrigen zwei Drittel dominanter Pflanzen der Spaltungsgeneration entstanden Pflanzen, die genau wie die Spaltungsgeneration teils Pflanzen mit dominantem, teils mit rezessivem Merkmal waren, und zwar wiederum in dem gleichen Verhältnis 3 : 1. Diese Generation, die gleichsam den Charakter der Merkmale zu prüfen hatte und daher auch als Prüfgeneration bezeichnet wird, gibt den Beweis, daß das dominante Merkmal der Spaltungsgeneration nicht bei allen Pflanzen die gleiche Beschaffenheit aufweist. Ein Drittel der dominanten Pflanzen ist in bezug auf das zu unterscheidende Merkmal rein und bleibt daher konstant; zwei Drittel, die den hybriden Charakter tragen, spalten auf. Für die sieben untersuchten Merkmalspaare ergab sich in der Prüfgeneration ein Verhältnis der reinen Dominanten zu den Hybriden von 1 : 2, wie aus der beigegebenen Tabelle im einzelnen ersichtlich ist. Das in der Spaltungsgeneration festgestellte Zahlenverhältnis der Dominanten zu den Rezessiven von 3:1 löst sich also auf in das Verhältnis von 1:2:1. Ein Teil bleibt konstant dominant, ein Teil konstant rezessiv, zwei Teile spalten auf in Dominante und Rezessive. *Mendel* drückte das Ergebnis seiner Versuche folgendermaßen aus: „Die Hybriden je zweier differierender Merkmale bilden Samen, von denen die eine Hälfte wieder die Hybridform entwickelt, während die andere Pflanzen gibt, welche konstant bleiben und



zu gleichen Teilen den dominierenden und rezessiven Charakter erhalten.“

Das Spaltungsgesetz hat nicht nur Gültigkeit für ein einziges Merkmalspaar, in dem sich zwei Individuen voneinander unterscheiden, sondern gilt auch dann, wenn in den Hybriden mehrere Merkmalspaare vereinigt sind.

*Mendel* kreuzte Erbsenpflanzen, die sich in der Form und Farbe der Samen unterschieden: die eine Elternrasse hatte runde-gelbe Samen, die andere kantige-grüne. Die Kreuzungsgeneration hatte nur runde-gelbe Samen; diese beiden Eigenschaften sind dominant über kantig-grün.

Nach Selbstbestäubung in der Kreuzungsgeneration entstanden in der folgenden Generation viererlei verschiedene Samen, die oft in einer gemeinsamen Hülle lagen. Aus 15 Pflanzen erhielt *Mendel* 556 Samen. Von diesen waren 315 rund und gelb; 101 kantig und gelb; 108 rund und grün; 32 kantig und grün. Das Verhältnis ist ungefähr 9:3:3:1.

Betrachtet man nun nur ein Merkmalspaar, so verhalten sich innerhalb der runden Samen die gelben zu den grünen wie  $315:108 = 3:1$  und innerhalb der kantigen wie  $101:32 = 3:1$ .

Ein gleiches Ergebnis zeigt sich, wenn man innerhalb der gelben bzw. der grünen Samen das Verhältnis der runden zu den kantigen feststellt. Innerhalb der gelben verhält sich rund zu kantig wie  $315:101 = 3:1$  und innerhalb der grünen wie  $108:32 = 3:1$ .

Jedes Merkmalspaar spaltet also unabhängig von dem anderen Merkmalspaar in einem Verhältnis von 3:1 auf. Das gilt auch, wie schon von *Mendel* festgestellt und dann in weiteren Forschungen bestätigt wurde, in den Fällen, wenn mehr als zwei Merkmalspaare in einem Bastard vereinigt sind.

Dieses Verhältnis von 3:1 läßt sich, wie durch die Ergebnisse in der Prüfgeneration festgestellt wurde, bei jedem Merkmal zerlegen in das Verhältnis von 1:2:1. Bezeichnet man das eine dominante Merkmal mit dem Buchstaben *A*, das entsprechende rezessive mit dem Buchstaben *a*, das zweite Merkmal mit *B* und *b*, so haben wir die beiden Verhältnisse



$1A:2Aa:1a$  und  $1B:2Bb:1b$ . Kombinieren wir die Ergebnisse beider Merkmale, so erhalten wir  $(1A + 2Aa + 1a) (1B + 2Bb + 1b) = 1AB + 2AaB + 1aB + 2ABb + 4AaBb + 2aBb + 1Ab + 2Aab + 1ab$ . Es sind demnach neunmal die beiden Eigenschaften  $A$  und  $B$  in der dominanten Form vertreten; dreimal  $A$  dominant,  $b$  rezessiv; dreimal  $a$  rezessiv,  $B$  dominant; einmal  $a$  und  $b$  rezessiv. Das Verhältnis beträgt also  $9:3:3:1$ , und dem entsprechen die oben angegebenen *Mendelschen* Versuchszahlen  $315:101:108:32$ .

Die einzelnen Merkmale verbinden sich also unabhängig von den übrigen Merkmalspaaren und können, voneinander gelöst, in der nächsten Generation neue Verbindungen eingehen. Dieses dritte Hauptergebnis der *Mendelschen* Versuche, die freie Kombination der einzelnen Merkmale, lautet in *Mendels* Formulierung folgendermaßen: „Die Nachkommen der Hybriden, in welchen mehrere wesentlich verschiedene Merkmale vereinigt sind, stellen die Glieder einer Kombinationsreihe dar, in welcher die Entwicklungsreihen für je zwei differierende Merkmale verbunden sind. Damit ist zugleich erwiesen, daß das Verhalten je zweier differierender Merkmale in hybrider Verbindung unabhängig ist von den anderweitigen Unterschieden an den beiden Stamm-pflanzen.“

Zusammenfassend kann man das von *Mendel* aufgestellte Gesetz als das Gesetz der Autonomie der Merkmale (Anlagen) in Spaltung und freier Kombination bezeichnen.

\*                     \*                     \*

Schon *Mendel* erkannte, daß es sich nicht eigentlich um Spaltung und Kombination der Merkmale, sondern der Anlagen handle, die in der Ei- und Samenzelle des Bastards gelegen sind. Er stellte die Hypothese auf, daß der Bastard zweierlei Keimzellen bilde, und zwar 50% „väterliche“, d. h. solche, die die Anlage für die väterliche Eigenschaft (z. B. Hochwuchs) in sich tragen, und 50% „mütterliche“,



die die Anlage für die mütterliche Eigenschaft (Zwergwuchs) haben. Diese von *Mendel* in genialer Weise aufgestellte Hypothese ist durch zahlreiche Versuche späterer Forscher und durch die Ergebnisse der Zellforschung in jeder Weise gesichert worden.

Nach der Befruchtung sind in der befruchteten Eizelle jeweils die beiden einander entsprechenden Anlagen aus Samen- und Eizelle vereinigt. Jedes Individuum erhält also von beiden Eltern her die einander entsprechenden Anlagen eines Anlagenpaares, die man auch als Allele oder Allelenpaar bezeichnet. Bei dem Allelenpaar Hochwuchs-Zwergwuchs sind in der Keimzelle des einen Elter (gleichgültig ob Vater oder Mutter) die beiden Anlagen für Hochwuchs, Symbol  $AA$ , enthalten, in der Keimzelle des andern Elter die beiden Anlagen für Zwergwuchs, Symbol  $aa$ . Das aus diesen beiden Eltern entstandene Individuum der Kreuzungsgeneration hat also in seinen sämtlichen Zellen die beiden Anlagen  $A$  und  $a$ . Wie die Zellforschung in eingehenden Untersuchungen nachgewiesen hat, erfolgt in der Reduktionsteilung eine Spaltung der beiden Anlagen. Es werden sowohl Ei- wie auch Samenzellen mit der Anlage  $A$  gebildet und solche mit der Anlage  $a$ . Bei der Vereinigung von Samen- und Eizelle können nun zusammenkommen: 1)  $A$  mit  $A$ ; 2)  $A$  mit  $a$ ; 3)  $a$  mit  $A$ ; 4)  $a$  mit  $a$ . Es entstehen viererlei Individuen: 1)  $AA$ ; 2)  $Aa$ ; 3)  $aA$ ; 4)  $aa$ , von denen 2) und 3) anlagemäßig gleich beschaffen sind. Es ergibt sich also ein Zahlenverhältnis von 1  $AA$  : 2  $Aa$  : 1  $aa$ . Da  $A$  (Hochwuchs) dominant ist über  $a$  (Zwergwuchs), so sind die Individuen 1), 2), 3) ihrem äußeren Erscheinungsbild nach gleich, d. h. hochwüchsig. Wir haben also dem Phänotyp nach das schon früher aufgestellte Verhältnis von 3 : 1. Individuen  $AA$  werden, mit sich selbst oder mit ihresgleichen befruchtet, immer nur Individuen  $AA$  hervorbringen, da die Anlage  $a$  gar nicht vorhanden ist; und ebenso werden Individuen  $aa$ , mit sich selbst oder ihresgleichen befruchtet, immer nur Individuen  $aa$  erzeugen. Diese Individuen sind reinerbig oder gleicherbig oder homozygot für die Anlage  $A$ , bzw. für die Anlage  $a$ . Dagegen werden die Individuen  $Aa$  und  $aA$  immer wieder nach dem *Mendelschen* Spaltungsgesetz aufspalten. Sie sind gemischterbig, ungleicherbig oder heterozygot.



Diese Ergebnisse lassen sich an den beigegebenen Abbildungen darstellen. Sie betreffen die von dem Vererbungsforscher *Correns* vielfach gezüchtete Nesselpflanze mit gezähnten und glattrandigen Blättern (Abb. 43). Das von *Mendel* aufgestellte Spaltungsgesetz ist in

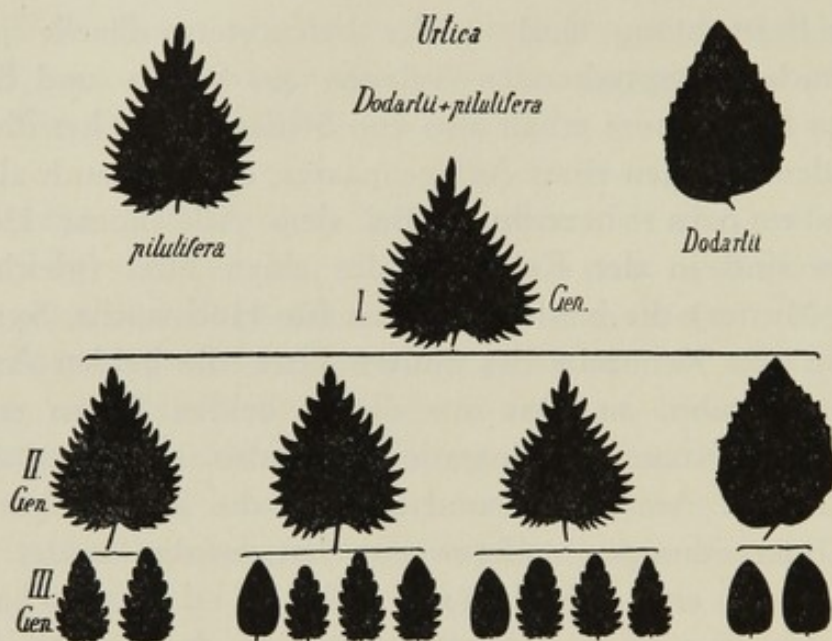


Abb. 43. Correns' Nesselbastard.

der aus der Kreuzung VI des Schemas (Abb. 44) sich ergebenden Nachkommenreihe besonders klar zu erkennen. Das Ergebnis aus den Verbindungen IV und V, wie sie von *Mendel* noch nicht vorgenommen sind, soll später erläutert werden.

Unterscheiden sich nun zwei Individuen nicht in einem, sondern in zwei Merkmalspaaren, z. B. in der Form und Farbe der Samen (die mit den Symbolen *A* und *B* bezeichnet sind: rund = *A*, kantig = *a*; gelb = *B*, grün = *b*), so haben die Nachkommen ( $F_1$ -Generation<sup>1</sup>) aus einer Kreuzung von einem Individuum des Anlagenbildes *AABB* mit einem Individuum des Anlagenbildes *aabb* die Erbformel *AaBb*. Da die Spaltung eines Anlagenpaares unabhängig von den übrigen Anlagenpaaren stattfindet, so entstehen viererlei Samen- und viererlei

<sup>1</sup> Man bezeichnet die reinrassigen Eltern als Parental- oder P-Generation; die Kreuzungsgeneration als erste Tochter- oder erste Filial- oder  $F_1$ -Generation; die folgenden Generationen dann fortlaufend als  $F_2$ -,  $F_3$ - usw. Generation.



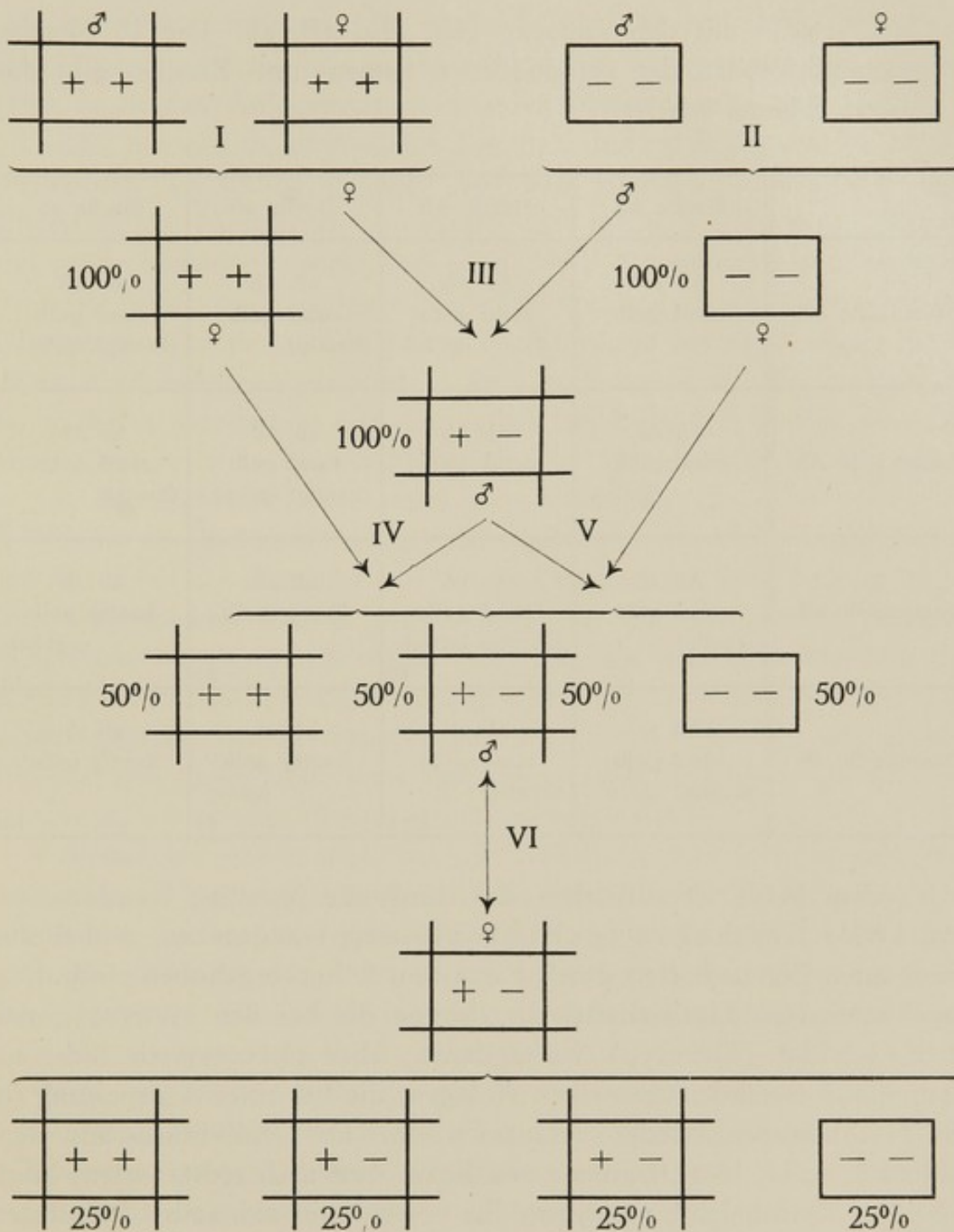


Abb. 44. Schema des dominanten und des rezessiven Erbgangs.

Die Rechtecke bedeuten den Phänotypus oder das Erscheinungsbild, das entweder gezähnt (überstehende Linien) oder ganzrandig (nicht überstehende Linien) ist, die + und - Zeichen das Dominante oder Rezessive in der Innenausstattung des Genotypus. ♂ = männliches Geschlecht, ♀ = weibliches Geschlecht. Die Pfeilverbindungen I bis VI zeigen ebenso viele Möglichkeiten des Erbgangs.



Eizellen, jeweils mit den Anlagen  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$ ,  $ab$ . Die 16 Kombinationsmöglichkeiten der verschiedenen Samen- und Eizellen gibt das eingefügte Schema wieder.

	Eizelle $AB$	Eizelle $Ab$	Eizelle $aB$	Eizelle $ab$
Samenzelle $AB$	<b>AB AB</b> <b>rund gelb</b> 1	<b>Ab AB</b> <b>rund gelb</b> (grün)	<b>aB AB</b> <b>rund gelb</b> (kantig)	<b>ab AB</b> <b>rund gelb</b> (kantig) (grün)
Samenzelle $Ab$	<b>AB Ab</b> <b>rund gelb</b> (grün)	<b>Ab Ab</b> <b>rund grün</b>	<b>aB Ab</b> <b>rund gelb</b> (kantig) (grün)	<b>ab Ab</b> <b>rund grün</b> (kantig)
Samenzelle $aB$	<b>AB aB</b> <b>rund gelb</b> (kantig)	<b>Ab aB</b> <b>rund gelb</b> (kantig) (grün)	<b>aB aB</b> <b>kantig gelb</b>	<b>ab aB</b> <b>kantig gelb</b> (grün)
Samenzelle $ab$	<b>AB ab</b> <b>rund gelb</b> (kantig) (grün)	<b>Ab ab</b> <b>rund grün</b> (kantig)	<b>aB ab</b> <b>kantig gelb</b> (grün)	<b>ab ab</b> <b>kantig grün</b>

In jedem Felde ist außerdem das durch die jeweilige Kombination entstehende Erscheinungsbild (Phänotyp) angegeben, wobei die dominanten Eigenschaften durch Fettdruck hervorgehoben sind. Die eingeklammerten Eigenschaften bezeichnen die bei den Heterozygoten im Erbbild (Genotyp) vorhandenen, aber phänotypisch nicht in Erscheinung tretenden rezessiven Anlagen, die bei einer Aufspaltung in den Nachkommen wieder herausmendeln. Die Individuen aus den Feldern 1, 6, 11, 16 (Diagonale von links oben nach rechts unten) sind in beiden Merkmalen homozygot. Sie bringen mit sich selbst befruchtet unverändert die gleichen Nachkommen hervor. Die Individuen 2, 5, 12, 15 sind homozygot in der Anlage  $AA$ , bzw.  $aa$ , heterozygot im Anlagenpaar  $Bb$ ; in dieser Anlage spalten ihre Nachkommen wieder auf. Die Individuen 3, 8, 9, 14 spalten in ihren Nachkommen auf im Anlagenpaar  $Aa$ , dagegen bleiben sie unverändert im homozygoten Anlagenpaar  $BB$ ,



bzw. *bb*. Die Individuen 4, 7, 10, 13 (Diagonale von rechts oben nach links unten) sind in beiden Anlagenpaaren heterozygot und spalten daher in beiden Anlagenpaaren in ihren Nachkommen auf.

Dieses theoretisch gewonnene Ergebnis hat auch *Mendel* in seinen praktischen Versuchen gehabt. Bei den Erbsenversuchen mit zwei differierenden Merkmalen — runde und gelbe Samen, bzw. kantige und grüne Samen — unterschied er in der  $F_2$ -Generation drei Gruppen. Die erste besitzt nur konstante Merkmale und ändert sich in der nächsten Generation nicht mehr. Die zweite Hauptgruppe enthält Formen, die in einem Merkmal konstant sind, in dem andern hybrid; sie variieren in der nächsten Generation nur hinsichtlich des hybriden Merkmales. Die dritte Gruppe ist in beiden Merkmalen hybrid und verhält sich genau so wie die Hybriden, von denen sie abstammt.

Was für ein und zwei Anlagenpaare bewiesen wurde, hat auch Gültigkeit für drei und mehrere Anlagenpaare. Jede befruchtungsfähige Samen- und Eizelle enthält stets nur eine der beiden Anlagen eines Anlagenpaares, nicht beide zugleich. Erst durch die Spaltung der Anlagen in der Reduktionsteilung findet das von *Mendel* aufgestellte Spaltungsgesetz der Merkmale seine ursächliche Erklärung, die grundsätzlich, wenn auch noch ohne den zwingenden Beweis durch die Zellforschung, schon von *Mendel* selbst gefunden wurde.

Während bei Merkmalen, die auf rezessiven Anlagen beruhen, das Anlagenpaar homozygot ist und Genotypus und Phänotypus übereinstimmen, kann man bei dominanten Eigenschaften nicht ohne weiteres sagen, ob das Anlagenpaar homozygot oder heterozygot für die betreffende Eigenschaft ist. Das kann nur durch eine Prüfung der Nachkommenschaft erfolgen, die nach dem Spaltungsgesetz bei Kreuzung von zwei für die gleiche Eigenschaft heterozygoten Individuen auch homozygot rezessive Formen aufweisen muß.

Zahlenmäßig noch klarere Ergebnisse erhält man, wenn man das Individuum, das man auf seine Heterozygotät hin prüfen will, mit seinem homozygot rezessiven Stammelter rückkreuzt, wie das auf Abbildung 44 Kreuzung V angegeben ist. Man erhält dabei 50% heterozygot dominante Formen und 50% homozygot rezessive. Bei Rückkreuzung mit dem homozygot dominanten Elter entstehen nur dominante Formen, und zwar zu 50% homozygot und zu 50% hetero-



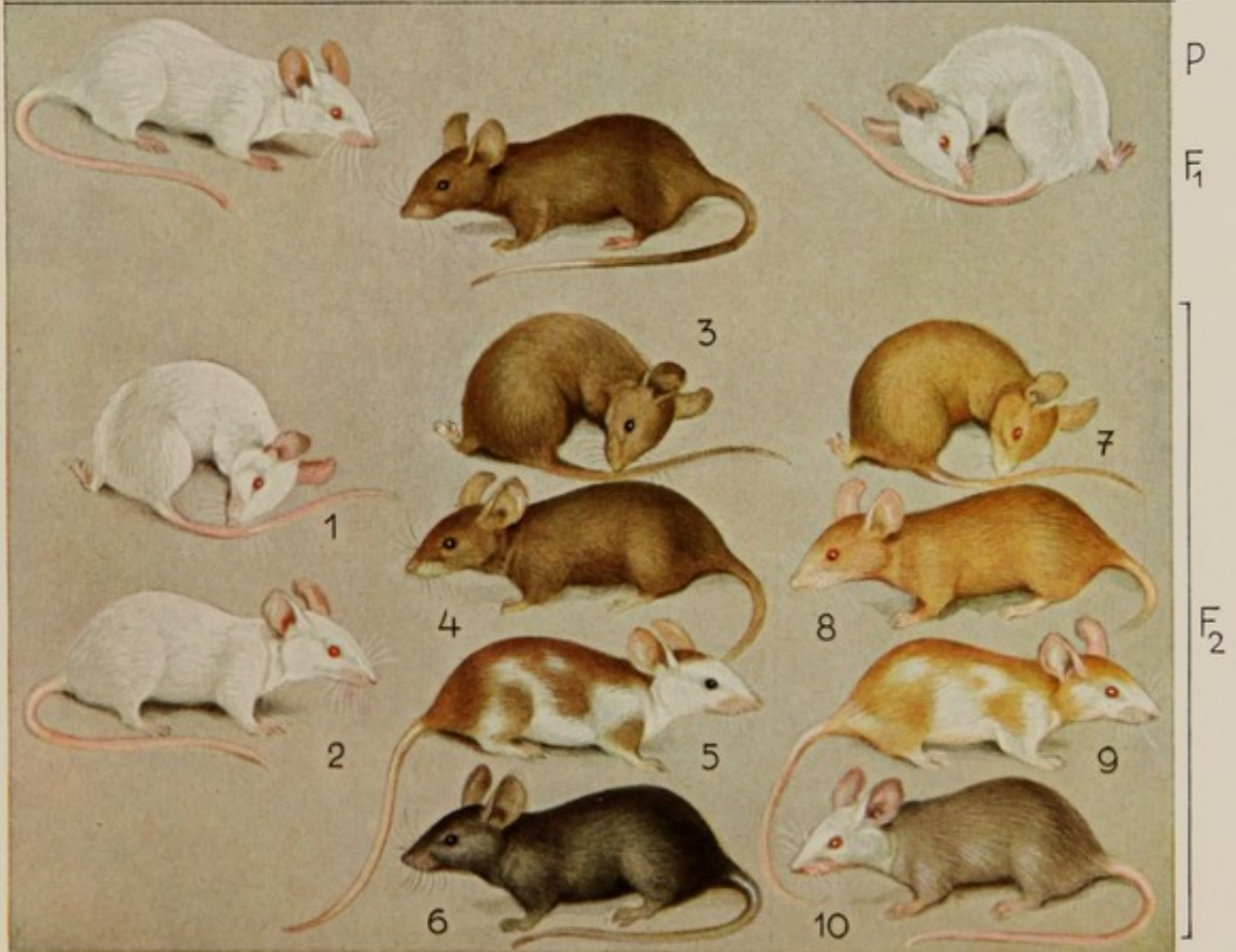
zygot (Abbildung 44, Kreuzung IV). Bei äußerlich dominanten Formen stimmen Phänotypus und Genotypus nicht immer überein.

Die von *Mendel* aufgestellten Gesetzmäßigkeiten waren die Ergebnisse von Versuchen, die er an sieben verschiedenen Eigenschaften der Gartenerbse vorgenommen hatte. In allen Eigenschaften zeigten die Individuen der  $F_1$ -Generation in Form, Farbe, Wüchsigkeit u. a. eine gleiche oder fast gleiche Beschaffenheit wie der dominante Stammelter. Das trifft, wie zahlreiche Versuche späterer Forscher erwiesen haben, nicht immer zu.

Kreuzt man z. B., wie *Carl Correns* das getan hat, eine homozygote rotblühende *Mirabilis jalapa* (japanische Wunderblume) mit einer homozygoten weißblühenden Pflanze, so zeigt die  $F_1$ -Generation rosa Blütenfarbe. Ein gleiches Ergebnis erzielte *Erwin Baur* bei der Kreuzung einer konstant rotblühenden Rasse vom Gartenlöwenmäulchen (*Antirrhinum majus*) mit einer konstant elfenbeinfarbenen Rasse. Die  $F_1$ -Generation war blaßrot. Die  $F_1$ -Individuen von *Mirabilis jalapa* und *Antirrhinum majus* gleichen also in der Farbe nicht einem der Stammeltern, sondern stehen zwischen diesen. Sie sind intermediär, wie das für *Antirrhinum majus* die Abbildung 45a (*Tafel*) zeigt. Die Intermediären verhalten sich bei der Fortpflanzung wie die dem Phänotypus nach dominante  $F_1$ -Generation der Gartenerbse: Auch die Intermediären spalten in der nächsten Generation auf in dem von *Mendel* angegebenen Zahlenverhältnis 1 (reinrassig) zu 2 (intermediär) zu 1 (reinrassig). Auch in den späteren Generationen erfolgt immer wieder die Aufspaltung. Es ist dies ein sicherer Beweis, daß nur dem Erscheinungsbild nach eine Vermischung der beiden elterlichen Stammrassen eingetreten ist. Die Anlagen selbst sind nicht miteinander vermischt, sondern bestehen mosaikartig nebeneinander, um bei der Reduktionsteilung als reine Anlagen in die Samen- und Eizellen überzugehen. Erst durch die in der Befruchtung erfolgende Vereinigung dieser beiden Anlagen ist die Möglichkeit zu einem intermediären Erscheinungsbild gegeben.

Den gleichen Vorgang beobachtet man an zwei und mehr Merkmalspaaren. Auch diese Tatsache erscheint einleuchtend, wenn man die Abbildungen 45b und c (*Tafel*) vergleicht. Abbildung b stellt eine Kreuzung dar von einer elfenbeinfarbig normalblühenden Pflanze mit





Vierfarbendruck „Der Große Herder“ XII

Abb. 45. Vererbungsversuche bei Gartenlöwenmäulchen und Mäusen  
(nach *Erwin Baur* und *Arnold Lang*).

a) mit einem Merkmalspaar (links oben); b) mit zwei Merkmalspaaren (rechts oben);  
c) mit mehreren Merkmalspaaren (unten).

ie Anzahl der möglichen Formen in der F<sub>2</sub>-Generation.







einer rotblühenden pelorischen mit strahlenförmig gebauter Blüte. Die  $F_1$ -Generation ist rosablühend und nur wenig von der normalen Form abweichend. Die  $F_2$ -Generation zeigt in 16 Exemplaren 6 verschiedene Formen: 3 elfenbeinfarbig und normal; 3 rotblühend und normal; 6 rosablühend und normal; 2 rosablühend und pelorisch; 1 elfenbeinfarbig und pelorisch; 1 rotblühend und pelorisch. Abbildung c zeigt eine Kreuzung der rotäugigen pigmentlosen Laufmaus mit einer rotäugigen gelbgrauen und weißgescheckten Tanzmaus. Die  $F_1$ -Generation weist schwarzäugige, einfarbig wildgraue, normallaufende Mäuse auf. Die  $F_2$ -Generation umfaßt verschiedene Gruppen: zunächst (in der Abbildung Nr. 1 und 2) rotäugige pigmentlose Lauf- und Tanzmäuse; dann (in der Abbildung Nr. 3, 4, 5, 6) schwarzäugige, dunkelfarbige Lauf- und Tanzmäuse; endlich (in der Abbildung Nr. 7, 8, 9, 10) rotäugige blaßfarbige Lauf- und Tanzmäuse.

Es sei zu diesen Ergebnissen aus der grundlegenden *Mendelforschung* hinzugefügt, daß eine Eigenschaft, die sich phänotypisch äußert, nicht immer auf nur eine Anlage zurückzuführen ist, sondern auch aus einer Verbindung von mehreren Anlagen hervorgehen kann. Daher die Unterscheidung zwischen *Monomerie* und *Polymerie*. Das Wort *Dimerie* würde auf zwei Faktoren hinweisen. Im Abschnitt über die menschliche Erblehre müssen wir auf diese Unterscheidung zurückkommen. Außerdem besteht die Möglichkeit, daß mehrere Eigenschaften von einer einzigen Anlage abhängen.

## 2. Die Gesetzmäßigkeit des höheren Mendelismus, vor allem Koppelung von Erbanlagen, Austausch von Erbanlagen und geschlechtsgebundene Vererbung

Der Erbforscher *Thomas Hunt Morgan* hat bereits seit 1910 eine Reihe von Untersuchungen durchgeführt, die für das tiefere Verstehen der *Mendelschen* Gesetze von größter Tragweite sind. *Hans Nachtsheim*, dem die Erblehre selbst wertvolle Bereicherungen verdankt, sagt im Vorwort seiner Übersetzung des *Morganschen* Buches über „Die stoffliche Grundlage der Vererbung“, daß seit den klassischen Untersuchungen *Mendels* der Mendelismus keine so weitgehenden Förderungen erfahren habe wie durch diese Arbeiten. Ja einige der von



*Morgan* formulierten Grundprinzipien der Vererbung seien neben die *Mendelschen* Gesetze zu stellen. Der Biologe *Goldschmidt* habe diese Grundprinzipien als höheren *Mendelismus* bezeichnet. Es werde dadurch treffend zum Ausdruck gebracht, daß es der gleiche Mechanismus sei, an dem sich diese wie jene Vererbung abspiele. Die wichtigsten Gesichtspunkte beziehen sich auf die Koppelung und den Austausch von Erbanlagen und auf geschlechtsgebundene Vererbung. Von der Zellforschung her hat *Curt Stern* in besonderer Weise den Austausch von Erbanlagen verdeutlicht.

Der Gedanke der Koppelung wurde bereits 1911 von *Bateson* und *Punnett* gelegentlich ihrer Untersuchungen von Kreuzungen der spanischen Wicke ausgesprochen. Es wurden zwei Rassen ausgewählt, von denen die eine blaue Blütenfarbe und längliche Pollenform miteinander verbindet, während die andere rote Blütenfarbe und runde Pollen aufweist. Die blaue Farbe und die längliche Pollenform verhalten sich gegenüber der roten Farbe und der runden Pollenform dominant. Die aus der Kreuzung entstandenen Pflanzen sind daher von blauer Farbe und haben einen länglichen Pollen. Nach den bereits auseinandergesetzten Anschauungen *Mendels* müssen im vorliegenden Fall viererlei Keimzellen entstehen: *AB* (Anlage zur blauen Farbe und zur langen Pollenform); *Ab* (Anlage zur blauen Farbe und zur runden Pollenform); *aB* (Anlage zur roten Farbe und zur langen Pollenform); *ab* (Anlage zur roten Farbe und zur runden Pollenform). Aus der Verbindung der Keimzellen entstanden im ganzen 495 Pflanzen mit blauer Farbe und langen Pollen; 22 Pflanzen mit blauer Farbe und runden Pollen; 23 mit roter Farbe und langen Pollen und 137 mit roter Farbe und runden Pollen. Man sieht sofort, daß das Verhältnis der Zahlen zueinander nicht das *Mendelsche* ist, d. h. nicht 9:3:3:1.

Um die Abweichung zu erklären, ist die Hypothese naheliegend, daß die Keimzellverbindungen *AB* und *ab* häufiger auftreten als die übrigen Verbindungen. Es scheint danach eine größere „Neigung“ oder „Bereitschaft“ zu bestehen, daß Anlagen, die in den reinrassigen Stammformen gemeinsam vorhanden sind, auch bei der Bildung der Keimzellen zusammenbleiben. Diesen Vorgang nennt man die Koppelung der Anlagen oder Faktoren oder Gene.



Was *Bateson* und *Punnett* ausgesprochen hatten, wurde von *Morgan* und seiner Schule ausgiebig begründet und bedeutend erweitert.

Entscheidend für diese Erfolge war genau wie bei *Mendel* ein besonders geeignetes Objekt. Es ist die Tau- oder Fruchtfliege *Drosophila melanogaster*. Ihr Aussehen und der Chromosomenbestand im Erbgefüge sind aus der Abbildung 46 ersichtlich, auf die ich später

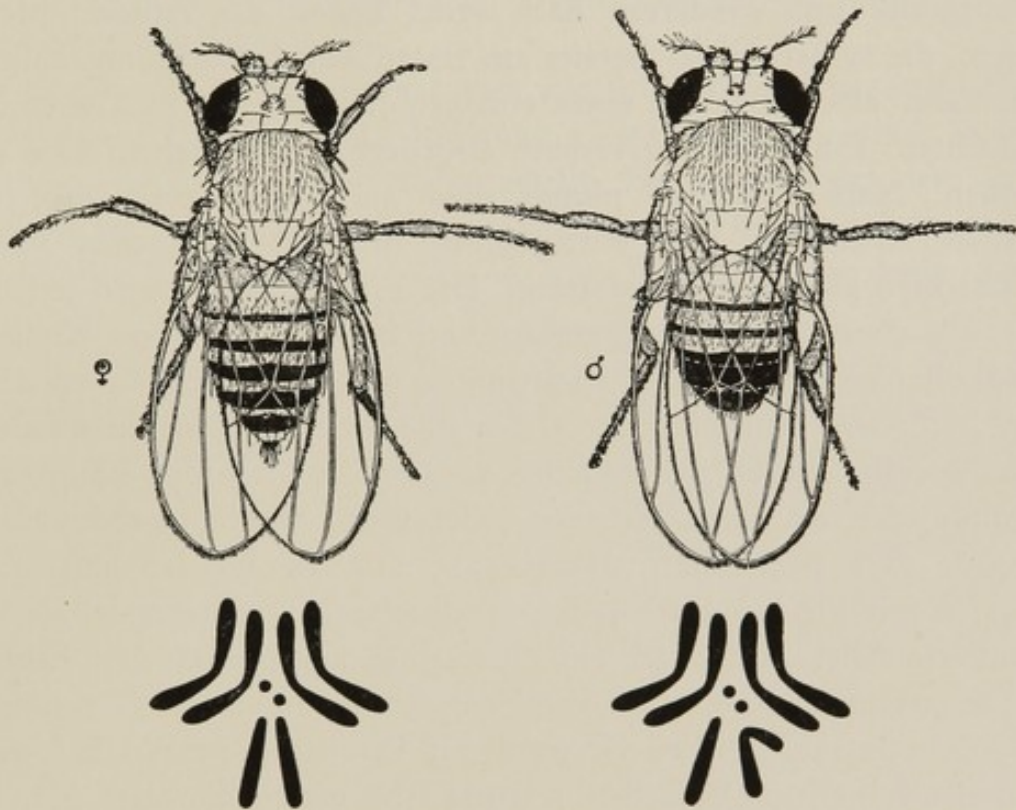


Abb. 46. Chromosomenausrüstung bei einem normalen Weibchen und Männchen von *Drosophila melanogaster* (nach *Morgan* u. a.).

Bezug nehmen werde. Bei der Bedeutung dieser Fliege für die Forschung sei darauf hingewiesen, daß sie sich mit Leichtigkeit im Laboratorium züchten läßt. *Timoféeff-Ressovsky*, auf dessen Forschungen wir im nächsten Abschnitt zurückkommen, hat in einem wertvollen Beitrag „*Drosophila* im Schulversuch“, der in der Zeitschrift „Der Biologe“ (1934) erschienen ist, die Einzelheiten der Experimente mit großer Klarheit beschrieben. Er hat auch jene Experimente besonders



zusammengestellt, die man in einem elementaren Vererbungspraktikum und in einem Sonderlehrgang über Genetik durchführen kann. In ein fertiges Futterglas, das Papiereinlagen enthält — die Zusammensetzung der Nahrung ist in dem genannten Beitrag genau beschrieben — werden die Elternfliegen gesetzt. Schon nach ein bis zwei Tagen erfolgt die Befruchtung. Die Eiablage ist besonders lebhaft am dritten bis achten Lebenstage. Bei einer Zuchttemperatur von 25° C schlüpfen die Larven bereits nach 24 Stunden aus. Nach weiteren sechs Tagen erfolgt die Verpuppung und wiederum nach sechs Tagen das Ausschlüpfen der Fliegen, die selbst wieder bereits am ersten Tag befruchtungsfähig sind. Man kann also innerhalb eines einzigen Jahres etwa 25 Generationen beobachten. Ein Kreuzungsversuch erfordert im allgemeinen zwei Generationen. Nach *Timoféeff* nimmt man am besten etwa fünf unfruchtete Weibchen und etwa sieben bis acht Männchen von der gewünschten erblichen Ausstattung. Die F<sub>1</sub>-Generation wird jeden Tag oder alle zwei Tage durchgesehen und in ein besonderes Kreuzungsprotokoll eingetragen. Die Kreuzungen müssen bei 25° C etwa zwölf Tage nach dem Schlüpfen der ersten Fliegen abgeschlossen werden, da später bereits Fliegen der nächsten Generation schlüpfen könnten. Die Symbole der einzelnen Anlagen oder Gene werden zweckmäßig auf folgende Art bezeichnet: Dominante Formen werden mit großen, rezessive mit kleinen Buchstaben geschrieben. Das normale, also nicht veränderte Allel wird durch ein Pluszeichen angedeutet. Die Erbformel wird so zusammengesetzt, daß die Gene zweier homologer Chromosomen weiblichen und männlichen Ursprungs in Bruchform geschrieben werden. Jeder Bruch stellt die Ausrüstung eines Chromosomenpaares dar. Wenn z. B. zwei rezessive Anlagen, die mit *a* und *b* bezeichnet werden mögen, in einem Chromosom weiblichen Ursprungs gekoppelt sind und die dazugehörigen normalen Anlagen in einem entsprechenden Chromosom männlichen Ursprungs, so würde der Bruch also geschrieben werden:  $\frac{ab}{++}$ .

Nun zu den Ergebnissen der Forschung selbst. Wie bereits näher ausgeführt, sind die Anlagen an bestimmte Gebilde des Zellkerns, die Chromosomen, gebunden. Da erfahrungsgemäß jedes Individuum mehr Anlagen aufweist, als es Chromosomen besitzt, so müssen in jedem Chromosom eine größere Anzahl von Anlagen oder



Genen vereinigt sein. *Drosophila melanogaster* z. B. hat vier Chromosomenpaare, in denen die mehreren hundert Anlagen, die man schon jetzt experimentell hat nachweisen können, lokalisiert sind. Bei der Reduktionsteilung weichen nun nicht die einzelnen Anlagen, sondern die Chromosomen als Ganzes auseinander. Anlagen, die in dem gleichen Chromosom gelegen sind, werden daher nicht voneinander getrennt, sondern gehen in die gleiche Keimzelle über. Sie sind miteinander gekoppelt. Allerdings ist die Koppelung, wie später genauer ausgeführt werden soll, in den meisten Fällen nicht eine vollständige.

Eine absolute Koppelung ergab sich aus folgendem Kreuzungsexperiment *Morgans*. Ich bitte, die Abbildung 47 ins Auge zu fassen. Es sind dort zwei verschiedene Fliegen dargestellt. Die eine gehört dem wilden Typ an. Sie ist von grauer Körperfarbe und hat lange Flügel. Auf der Abbildung steht sie oben an der rechten Seite. Links davon findet sich eine andere Form, die durch eine schwarze Körperfarbe und Stummelflügel charakterisiert ist. Die erbliche Ausrüstung beider ist durch eine kleine Ellipse wiedergegeben, die ein Chromosom darstellt. Die beiden Pluszeichen in dem einen Chromosom deuten an, daß die Eigenschaften des Wildtypus die normalen sind. Sie sind zugleich dominant. Die beiden Anlagen, aus denen der veränderte Typ hervorgegangen ist, sind rezessiv; sie werden durch die beiden Buchstaben *a* und *b* bezeichnet. Sämtliche Nachkommen aus dieser Kreuzung müssen den Wildtypus ergeben. Es sind also lange Flügel, verbunden mit grauer Farbe.

*Morgan* nahm nun eine Rückkreuzung vor, indem die Männchen aus dieser ersten Nachkommengeneration mit einem schwarzen stummelflügeligen Weibchen verbunden wurden. Die Chromosomenausrüstung ist wiederum genau gekennzeichnet, ebenso die möglichen Verbindungen zwischen den Chromosomen. Man erkennt daraus, daß in der  $F_2$ -Generation die beiden Ausgangstypen wieder in die Erscheinung treten, und zwar zu je 50%. Es ist also ersichtlich, daß die Anlagen sowohl zu grauer Farbe und langen Flügeln, als auch zu schwarzer Farbe und Stummelflügeln miteinander verbunden oder gekoppelt geblieben sind. Selbstverständlich brauchen die beiden gekoppelten Anlagen nicht beide dominant, bzw. rezessiv zu sein. Es



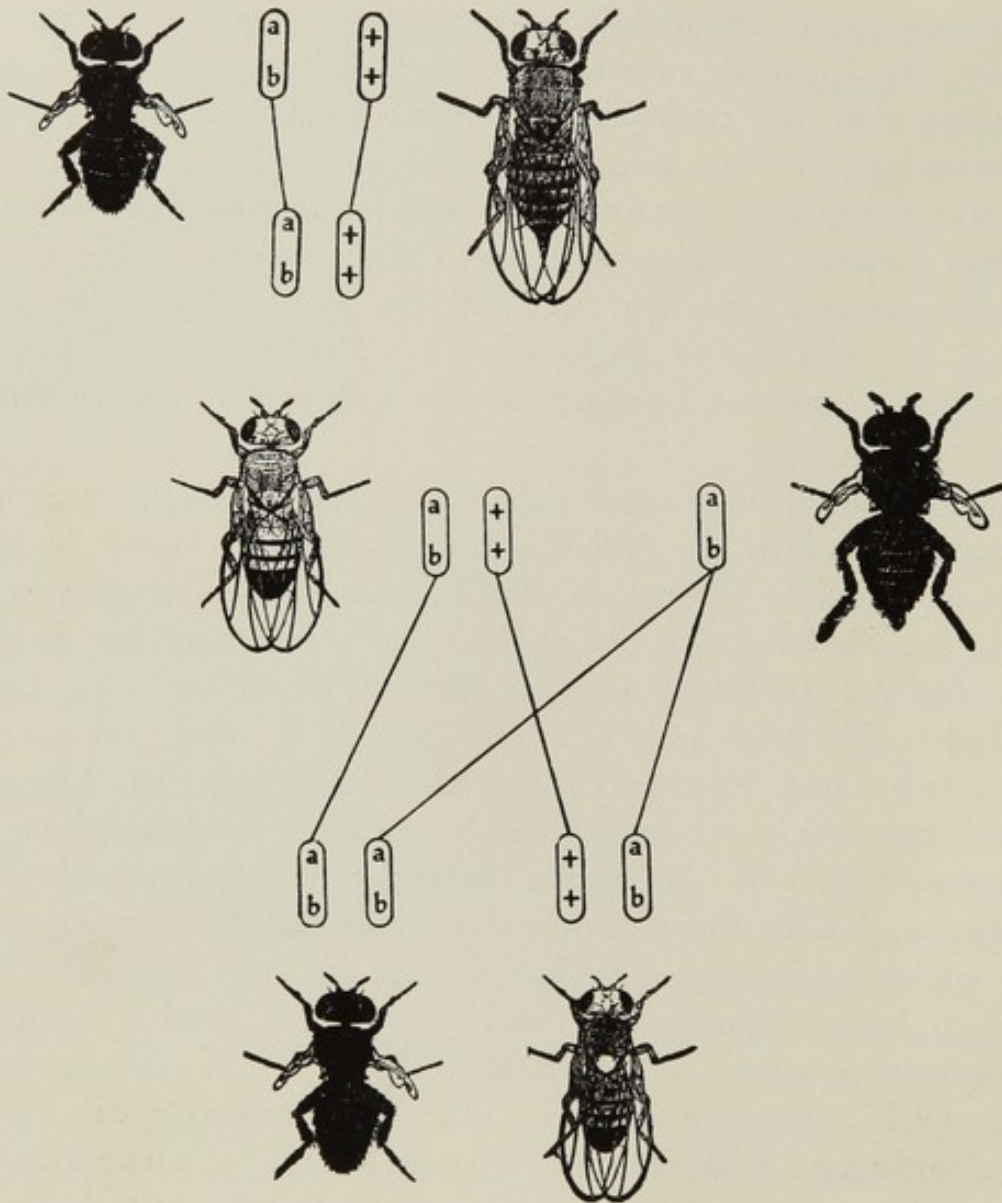


Abb. 47. Morgans Rückkreuzungsversuch zum Nachweis der Koppelung von Anlagen (nach Morgan).

können auch eine dominante und eine rezessive Anlage gekoppelt werden und bleiben.

Indessen ist die Koppelung nicht immer eine vollständige. Auch dies konnte *Morgan* durch eine ähnliche Kreuzung erweisen wie die eben erklärte. Sie ist in Abbildung 48 in allen Einzelheiten dargestellt. In diesem Falle wurde bei der Rückkreuzung ein doppelt rezessives schwarzes stummelflügeliges Männchen mit einem grauen langflügeligen Weibchen aus der  $F_1$ -Generation verbunden. Aus dieser Rückkreuzung



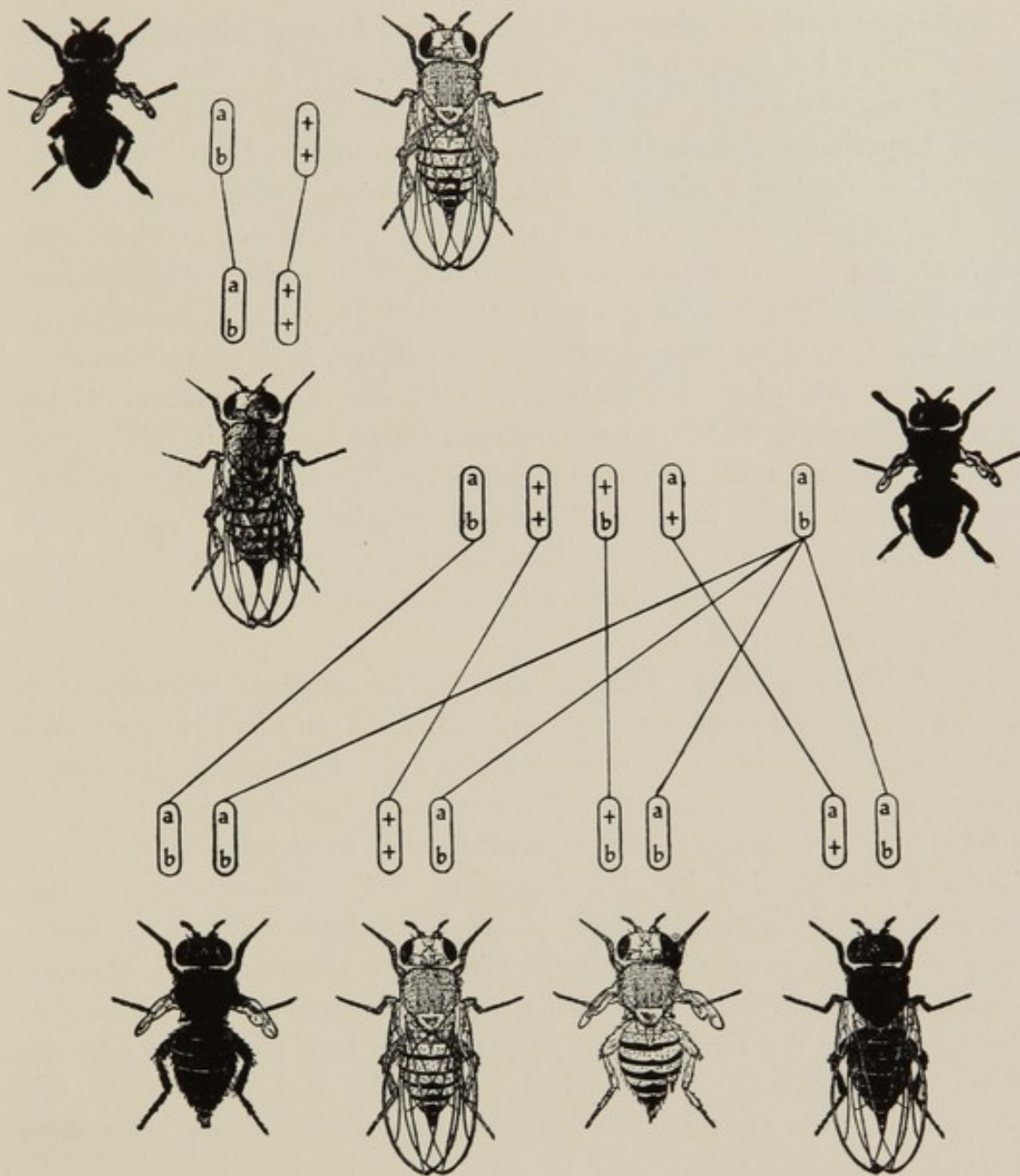


Abb. 48. Austausch von Erbanlagen bei gesprengter Koppelung (nach Morgan).

entstanden nicht, wie im ersten Versuch, nur zweierlei Sorten von Fliegen, die den Ausgangsfliegen glichen, sondern es wurden vier verschiedene Sorten gebildet: zwei Sorten, die den Ausgangstieren glichen, also schwarz-stummelflügelig und wildfarben-langflügelig waren. Außerdem entstanden als neue Kom-



binationen eine bedeutend kleinere Anzahl von Fliegen, die entweder wildfarben und stummelflügelig oder schwarz und langflügelig waren. Es müssen also die Anlagen, die im ersten Experiment gekoppelt geblieben waren, hier in einer Anzahl von Keimzellen vor der Reduktionsteilung gesprengt worden sein, so daß ein Austausch von Anlagen zwischen den Chromosomen möglich war. Aus der verschiedenen Anzahl der in den vier Kombinationen entstehenden Fliegen erkennt man das Verhältnis der Keimzellen, in denen ein Austausch stattgefunden hat, zu denen, in welchen kein Austausch vor sich ging. Im ganzen umfaßt die  $F_2$ -Generation 41,5% grau-langflügelige, 41,5% schwarz-stummelflügelige und je 8,5% grau-stummelflügelige und schwarz-langflügelige Tiere. Die Eigenschaften der schwarzen Farbe und der Stummelflügeligkeit auf der einen Seite und der grauen Farbe und der Langflügeligkeit auf der anderen Seite sind also nicht unbedingt miteinander gekoppelt, sondern in 17% wird die Koppelung gesprengt.

Es ist hervorzuheben, daß bei diesen Morganschen Versuchen ein Austausch von Anlagen nur in den weiblichen Fliegen auftrat, dagegen nicht in den männlichen. Hier war die Koppelung eine absolute. Zahlreiche Untersuchungen über die Koppelungserscheinungen der verschiedensten Merkmale haben immer wieder bestätigt, daß bei den Männchen der Taufliege eine absolute Koppelung der Anlagen besteht. Auch bei einigen anderen Objekten hat man in dem einen Geschlecht in sämtlichen Chromosomen absolute Koppelung feststellen können, während in dem anderen Geschlecht eine Durchbrechung der Koppelung erfolgte. Doch trifft diese Tatsache der absoluten Koppelung in dem einen Geschlecht, des Austausches von Anlagen in dem anderen für die meisten der bisher erforschten Objekte nicht zu.

Die mehreren hundert verschiedenen Eigenschaften unseres Objektes, die auf Koppelungserscheinungen hin geprüft wurden, lassen sich — von einigen später zu erwähnenden Ausnahmen abgesehen — in vier Koppelungsgruppen einordnen. *Drosophila melanogaster* besitzt in der befruchteten Eizelle vier Chromosomenpaare. Die Anzahl der Koppelungsgruppen entspricht also der halben Chromosomenzahl, ein Ergebnis, das aus der Überlegung zu erwarten ist, daß eine Koppelung



nur dann stattfinden kann, wenn die Anlagen in dem gleichen Chromosom gelegen sind. Liegen sie in verschiedenen Chromosomen, so erfolgt Spaltung und freie Kombination. Der von *Morgan* gewählte Ausdruck der „begrenzten Zahl der Koppelungsgruppen“ wird eindeutiger ersetzt durch die Fassung des *Drosophila*-Forschers *Curt Stern*, einem Schüler von *Morgan*, der von einer „Gleichheit der Zahl der Koppelungsgruppen mit der Zahl der verschiedenen Chromosomen“ spricht, wobei er ein Paar homologer Chromosomen nicht als zwei verschiedene Chromosomen, sondern als eine Einheit auffaßt.

In den letzten Jahren ist nun an einer Reihe von pflanzlichen und tierischen Objekten Koppelung der verschiedensten Merkmale festgestellt worden. Die Anzahl der Koppelungsgruppen entspricht nicht immer der Anzahl der verschiedenen Chromosomen, d. h. sie bleibt niedriger als diese, was damit zusammenhängen dürfte, daß eben noch nicht alle Koppelungsgruppen gefunden worden sind. Es ist jedoch kein Fall festgestellt worden, wo die Zahl der Koppelungsgruppen höher ist als die der verschiedenen Chromosomen, ein Ergebnis, das sehr stark für die *Morgansche* Theorie spricht.

Wie aus der Abbildung 46 zu ersehen ist, hat *Drosophila melanogaster* vier Paar Chromosomen von verschiedener Größe, die sich nach Messungen von *Bridges*, einem amerikanischen Forscher, wie 100 : 145 : 175 : 10 verhalten. Der verschiedenen Größe entspricht auch die verschiedene Anzahl der Faktoren, die in einer Koppelungsgruppe vereinigt sind. Nach einer bereits 1925 erfolgten Zusammenstellung verhält sich die Zahl der Erbanlagen in den vier verschiedenen Koppelungsgruppen wie 55 : 87 : 86 : 3. Diese Übereinstimmung von Chromosomengröße und Anzahl der Faktoren in einer Koppelungsgruppe ist wiederum ein Beweis für die *Morgansche* Chromosomentheorie der Koppelung.

Bei der eingehenden Erforschung des Faktorenaustausches stellte man fest, daß dieser bei den verschiedenen Merkmalen verschieden hoch ist. So beträgt er z. B. bei den von *Morgan* untersuchten Merkmalen wildfarben-langflügelig und schwarz-stummelflügelig 17%, bei anderen Merkmalen dagegen nur 1% und weniger, bei wiederum anderen gegen 50%. Man unterscheidet je nach den Austauschwerten feste und lose Koppelung. Andererseits zeigten wiederholt vorgenom-



mene Versuche über die Koppelung und den Austausch der gleichen Faktoren, daß der prozentuale Anteil der betreffenden Austauschtiere in allen Versuchen gleichblieb, wenn in den verschiedenen Versuchen die Umweltbedingungen (besonders Temperatur) dieselben waren. Bei *Drosophila melanogaster* wurde der Faktorenaustausch in der Nachkommenschaft größer, wenn die Pärchen in hoher oder niedriger Temperatur gehalten wurden. Auch das Alter der Tiere scheint nicht ohne Einfluß auf den Faktorenaustausch zu sein. Aus den Ergebnissen der Temperaturversuche hat man den Schluß gezogen, daß die Beeinflussung, die zum Austausch der Erbanlagen führt, nur während jener Zeit der Chromosomenumformung stattfindet, die oben als das Stadium der unwundenen, eng miteinander verbundenen Chromosomen der Reifeteilung beschrieben wurde.

Wenn auch über die Natur der Gene die Theorien der einzelnen Forscher noch auseinandergehen, so besteht doch Übereinstimmung darin, daß diese Anlagen in den Chromosomen lokalisiert sind. Es mag sein, daß die Chromosomen einen kettenartigen Aufbau aufweisen, der sich aus einzelnen winzigen Körnchen, den Chromomeren, zusammensetzt, die vielleicht den einzelnen Anlagen entsprechen mögen. Die Reihenfolge der Chromomeren in einem bestimmten Chromosom ist nicht eine willkürliche, sondern in den beiden homologen Chromosomen die gleiche, die sich außerdem bei allen Individuen des betreffenden Formenkreises wiederfindet. Bei dem vor der Reduktionsteilung stattfindenden Austausch der Anlagen sind es jedoch nicht die einzelnen Chromomeren, sondern, wie an den Ergebnissen der Versuche gezeigt werden konnte, immer größere Stücke eines Chromosoms, gleichsam ein „Block“, die ausgetauscht werden. Je weiter zwei Anlagen im Chromosom auseinanderliegen, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, daß bei einem Bruch des Chromosoms und darauf folgender anderer Verbindung die beiden Anlagen in zwei verschiedene Stücke kommen und damit ein Faktorenaustausch stattfindet. Mit anderen Worten: Die Koppelung zweier Anlagen ist um so schwächer, je weiter die Anlagen im Chromosom auseinanderliegen. Werden im Experiment für zwei Merkmale sehr hohe Austauschzahlen festgestellt, so ist der Schluß erlaubt, daß diese Anlagen im Chromosom weit auseinanderliegen müssen. Die



Höhe der Austauschzahlen ist gleichsam ein Gradmesser für die Entfernung der verschiedenen Anlagen untereinander.

Auf diese Weise hat man bei *Drosophila melanogaster* die einzelnen Anlagen an bestimmten Orten, „Loci“, der vier Chromosomen, den vier verschiedenen Koppelungsgruppen entsprechend, lokalisiert. Selbstverständlich muß dabei betont werden, daß die Zahl, die den Abstand zwischen zwei Anlagen angibt, kein absolutes Maß ist, sondern nur ein relatives Verhältnis zu dem Abstand mit anderen Anlagen ausdrückt. Eine solche Faktorenkarte für die wichtigsten Merkmale der *Drosophila melanogaster* zeigt Abbildung 49.

Wer diese Karte, deren Zeichnung noch längst nicht vollendet ist, ins Auge faßt, kann nur mit höchstem Staunen über die Wunder der Natur nachdenken. Was hier über eine Seite ausgebreitet ist, ist für das unbewaffnete Auge überhaupt nicht sichtbar. Und je mehr man die Technik entwickeln würde, um so feiner würden die Einzelheiten sein, die man in der Welt eines Chromosoms entdeckt. Dieser Gedanke wird besonders einleuchtend, wenn man überlegt, daß die Chromosomen einer *Drosophila* verhältnismäßig groß sind, während die Chromosomen in anderen Organismen, zumal auch beim Menschen, nicht nur an Zahl sehr viel größer, sondern auch in der Form so klein sind, daß ihre bloße Zählung Schwierigkeiten bereitet. Es ist schade, daß diese kleinste und wichtigste Welt für alle lebendige Gestaltung nicht so ohne weiteres erforscht werden kann wie z. B. der Sternenhimmel, der sich zu jeder Zeit über jedem Menschen wölbt. Um so mehr sollte man sich mühen, die Schwierigkeiten des Verständnisses zu überwinden, die jedes Einleben in diesen Abschnitt mit Notwendigkeit einschließt.

\*                      \*                      \*

Eine besondere Darstellung verlangt die Faktorenkoppelung in den Geschlechtschromosomen. Bevor jedoch auf diese eingegangen werden kann, muß der lebendige Mechanismus der Geschlechtsvererbung erörtert werden.

Schon *Mendel* hatte — auf Grund der beobachteten Tatsache, daß bei zweigeschlechtigen Pflanzen die Anzahl der männlichen und der weiblichen Nachkommen ungefähr gleich groß ist — die Annahme aus-



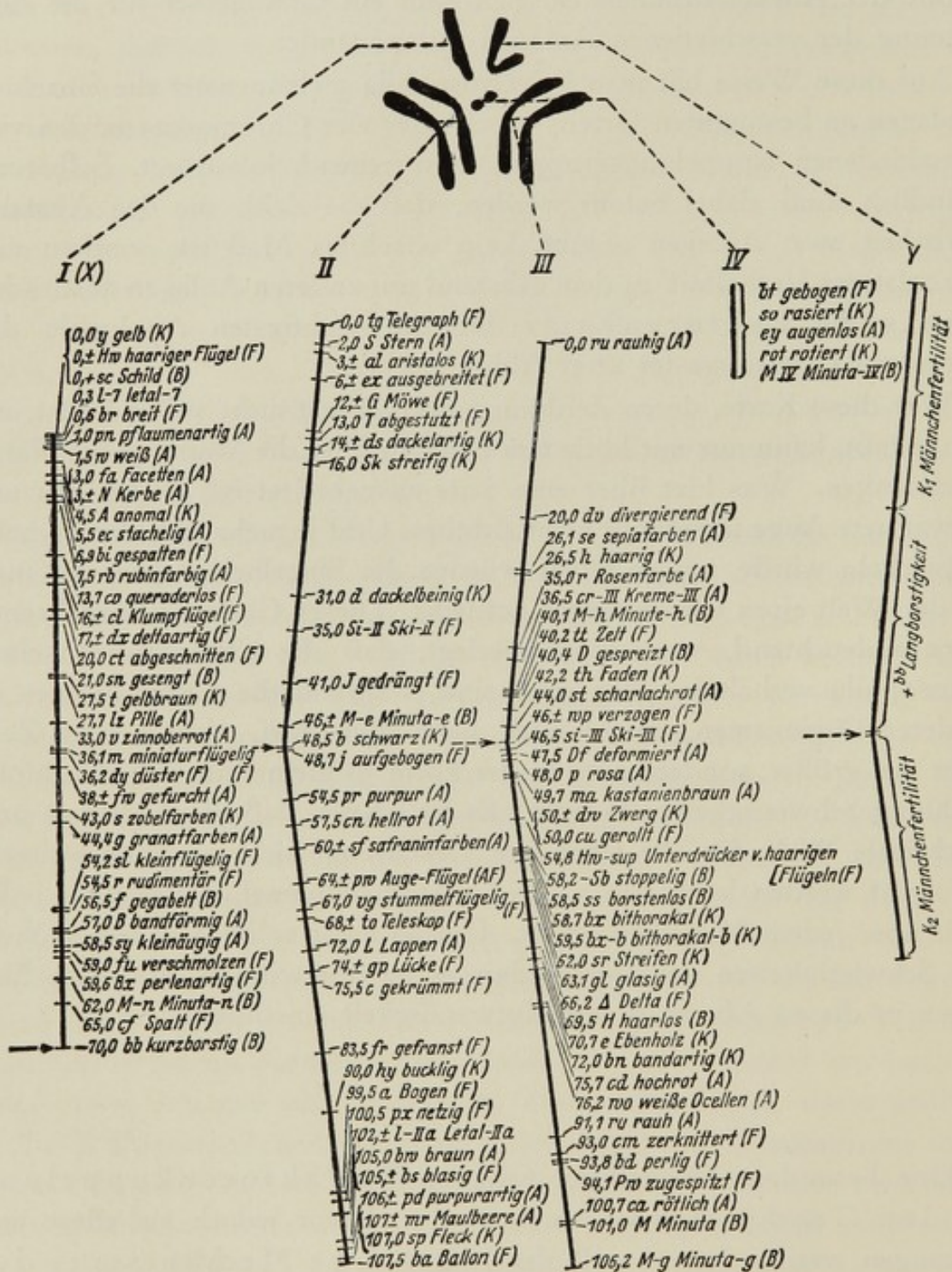


Abb. 49. Faktorenkarte der wichtigsten Merkmale von *Drosophila melanogaster* (nach Stern).



gesprochen, daß auch das Geschlecht sich nach dem Spaltungsgesetz vererbt. *Carl Correns* war der erste, der nach zahlreichen experimentell durchgeführten Kreuzungen mit Pflanzen, bei denen die Getrenntgeschlechtigkeit über die Gemischtgeschlechtigkeit dominiert, eine Theorie der Geschlechtsvererbung entwickelte, die im Lauf der Jahre durch die von anderen Forschern an anderen Objekten festgestellten Tatsachen gestützt und bestätigt wurde.

*Correns* bestäubte Pflanzen einer getrenntgeschlechtigen Zaurübe mit dem Pollen einer anderen gemischtgeschlechtigen. Die Kreuzung ergab nur weibliche Pflanzen. „Das Weibchen bildet also nur einerlei Keimzellen, solche mit weiblicher Tendenz.“ Weiter bestäubte er Pflanzen der gemischtgeschlechtigen Zaurübe mit dem Pollen der getrenntgeschlechtigen. Aus dieser Kreuzung erhielt er zu ungefähr gleichen Teilen männliche und weibliche Pflanzen. „Das Männchen bringt also zweierlei Keimzellen, Männchenbestimmer und Weibchenbestimmer, in annähernd gleicher Zahl hervor.“ Durch Kombination der Versuche war es nunmehr möglich, den Vorgang der Befruchtung eines Weibchens der getrenntgeschlechtigen Zaurübe mit einem Männchen der gleichen Art zu deuten. Das Weibchen bildet, wie festgestellt, nur eine Sorte von Keimzellen mit weiblicher Tendenz. Sie ergeben mit dem Spermakern eines weibchenbestimmenden Pollenkernes ein Weibchen, mit dem Spermakern eines männchenbestimmenden Pollenkernes ein Männchen. Die männchenbestimmende Tendenz des Spermakernes ist stärker als die weibchenbestimmende des Eikernes; sie dominiert, während die weibchenbestimmende Tendenz rezessiv ist.

Da bei der Neuentstehung eines Weibchens zwei Keimzellen mit gleicher Tendenz zusammenkommen, so werden auch bei der Reduktionsteilung im Weibchen immer nur Keimzellen gleicher Art, mit weibchenbestimmender Tendenz, gebildet werden können. Beim Männchen dagegen, das seine Entstehung dem Zusammenkommen einer Keimzelle mit weibchenbestimmender Tendenz und einer Keimzelle mit männchenbestimmender Tendenz verdankt, bilden sich nach der Reduktionsteilung auch zweierlei Keimzellen: solche mit weibchenbestimmender und solche mit männchenbestimmender Tendenz. Der Vorgang der Geschlechtsbestimmung entspricht einer Rückkreuzung, wie sie oben wiederholt beschrieben wurde.



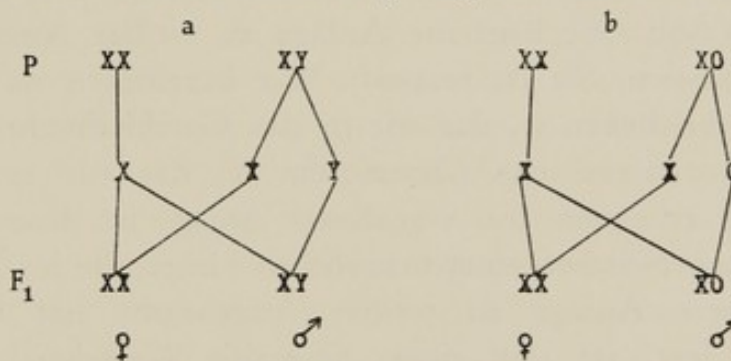
Die auf genetischem Wege gewonnene Theorie von *Correns* ging dahin, daß das weibliche Geschlecht homozygot oder homogametisch für die Geschlechtsanlage, das männliche dagegen heterozygot oder heterogametisch ist. Diese auch aus anderen pflanzlichen und tierischen Objekten abgeleitete Theorie konnte durch die Zellforschung, wiederum sowohl an pflanzlichen wie auch an tierischen Zellen, bestätigt werden.

Das Chromosomenbild des am eingehendsten erforschten tierischen Objektes, der *Drosophila melanogaster*, zeigt im männlichen und weiblichen Geschlecht ganz deutlich eine verschiedene Zusammensetzung. Ich verweise von neuem auf Abbildung 46. Drei Paar Chromosomen stimmen in Größe und Form in beiden Geschlechtern überein. Das vierte Paar weist Unterschiede auf: Im weiblichen Geschlecht besteht es aus zwei einander gleichen stäbchenförmigen Chromosomen, im männlichen Geschlecht ist ebenfalls ein solches stäbchenförmiges Chromosom vorhanden, sein Partner jedoch ist bedeutend kleiner und an dem einen Ende deutlich hakenförmig umgebogen. Diese beiden in den beiden Geschlechtern verschiedenen Chromosomen werden als Heterochromosomen oder als Geschlechtschromosomen bezeichnet, da die Vererbungsversuche ergeben haben, daß in ihnen die Geschlechtsanlage lokalisiert sein muß. Die im weiblichen Geschlecht vorhandenen einander gleichen Geschlechtschromosomen werden dabei als X-Chromosomen bezeichnet; das von diesem in der Form abweichende Chromosom der männlichen Individuen als Y-Chromosom. Jede weibliche *Drosophila melanogaster* hat also in ihren Zellen neben den drei Autosomenpaaren noch zwei X-Chromosomen. Das männliche Geschlecht hat den gleichen Autosomensatz und außerdem ein X-Chromosom und ein Y-Chromosom. Bei der Reduktionsteilung bilden die weiblichen Tiere nur eine Sorte von Keimzellen, die alle das Chromosom X enthalten. Die Männchen dagegen bilden zwei Sorten von Keimzellen: weibchenbestimmende mit dem X-Chromosom und männchenbestimmende mit dem Y-Chromosom.

Durch weitere Untersuchungen hat man auch bei einer großen Anzahl anderer Objekte die geschlechtsbestimmenden Heterochromosomen erkennen können. Allerdings liegen in vielen Fällen die Ver-



hältnisse nicht so günstig wie gerade bei *Drosophila melanogaster*. Die Schwierigkeit der Zuordnung zweier entsprechender Chromosomen, d. h. je zweier Autosomen und der dann übrigbleibenden Geschlechtschromosomen, wächst an und für sich mit der Anzahl der überhaupt vorhandenen Chromosomen. Dazu kommt noch, daß die Unterschiede in Form und Größe zwischen dem X-Chromosom und dem Y-Chromosom häufig nicht sehr scharf sind. In anderen Fällen dagegen ist das Y-Chromosom, verglichen mit dem X-Chromosom, sehr klein; ja in vielen Fällen fehlt es völlig, so daß die Zahl der Chromosomen im männlichen Geschlecht um eines niedriger ist als im weiblichen Geschlecht. Doch ist in beiden Fällen — bei Vorhandensein des Y-Chromosom und bei seinem Fehlen — grundsätzlich der gleiche Tatbestand festzustellen. Das weibliche Geschlecht ist das homogametische, das männliche Geschlecht das heterogametische. Und ebenso ist in beiden Fällen die Art der Geschlechtsvererbung die gleiche, wie das folgende Schema a und b verdeutlicht (wobei das fehlende Y-Chromosom durch 0 [Null] bezeichnet wird).



Auf experimentell genetischem Wege hat man aber festgestellt, daß nicht immer das männliche Geschlecht das heterogametische sein kann. Die Ergebnisse bestimmter Kreuzungen bei Tauben und Hühnern, sowie auch bei Schmetterlingen sind nur dann verständlich, wenn das weibliche Geschlecht das heterogametische und das männliche das homogametische ist. Das gleiche trifft zu für einige Erdbeerarten. Soweit das Zellbild eine Analyse zuließ, bestätigte diese, besonders bei Schmetterlingen, das genetisch gewonnene Ergebnis. Dagegen ist bei den bisher untersuchten Säugetieren das männliche Geschlecht einwandfrei das heterogametische.

Genau wie in den übrigen Chromosomen sind auch in den



Geschlechtschromosomen bestimmte Gene lokalisiert. Es ist ohne weiteres einleuchtend, daß das heterogametische Geschlecht in den Fällen, wo überhaupt kein Y-Chromosom vorhanden ist (X0-Typ), diese im Geschlechtschromosom lokalisierten Anlagen nur in einfacher Ausstattung besitzt. Aber auch bei den Individuen, bei denen ein Y-Chromosom neben dem X-Chromosom besteht, haben eingehende Kreuzungen einwandfrei zeigen können, daß das Y-Chromosom, wenn überhaupt in ihm Anlagen lokalisiert sind, im allgemeinen nicht die gleichen Gene enthält wie das X-Chromosom, so daß auch bei dem männlichen XY-Typ die im Geschlechtschromosom lokalisierten Anlagen nur in einfacher Zahl vorhanden sind, während die homogametischen Weibchen die Anlagen in doppelter Zahl besitzen. Diese verschiedene Ausstattung mit Genen im Geschlechtschromosom, die man auch als geschlechtsgebundene Anlagen bezeichnet, ändert den früher angegebenen Erbgang in charakteristischer Weise ab.

Wir wollen wiederum an der Hand von Abbildungen den Erbgang einer geschlechtsgebundenen Anlage verfolgen. Bei unserer Fliege (Abb. 50) liegt die Anlage zu weißer Augenfarbe im Geschlechtschromosom. Sie ist rezessiv. Wir bezeichnen sie daher mit einem klein geschriebenen *w*, das wir in das Geschlechtschromosom X hineinschreiben, während das Chromosom Y, das wir an der oben gebogenen Form erkennen, frei von dieser Anlage ist. Kommt es nun zu einer Kreuzung zwischen einer männlichen Fliege, die im X-Chromosom die rezessive Anlage zu weißer Augenfarbe hat und deren Y-Chromosom „leer“ ist, und einem normalen Weibchen, für dessen rote Augenfarbe die dominanten Anlagen — daher mit groß geschriebenem *W* bezeichnet — in den beiden Geschlechtschromosomen vorhanden sind, so werden sämtliche Männchen und Weibchen in der  $F_1$ -Generation die rote Augenfarbe haben. Werden nun die so entstandenen Männchen und Weibchen miteinander gekreuzt, dann müssen, wie wir aus der Abbildung sehen, 75% der Nachkommen rotäugig sein; nur 25% sind weißäugig. Man erkennt auch, warum sämtliche Weibchen rotäugig sein müssen, während von den Männchen die Hälfte rotäugig und die Hälfte weißäugig ist. Bei der Hälfte der Männchen wird die Anlage zur weißen Augenfarbe infolge des leeren, d. h. anlagefreien Y-Chromosoms nicht überdeckt.



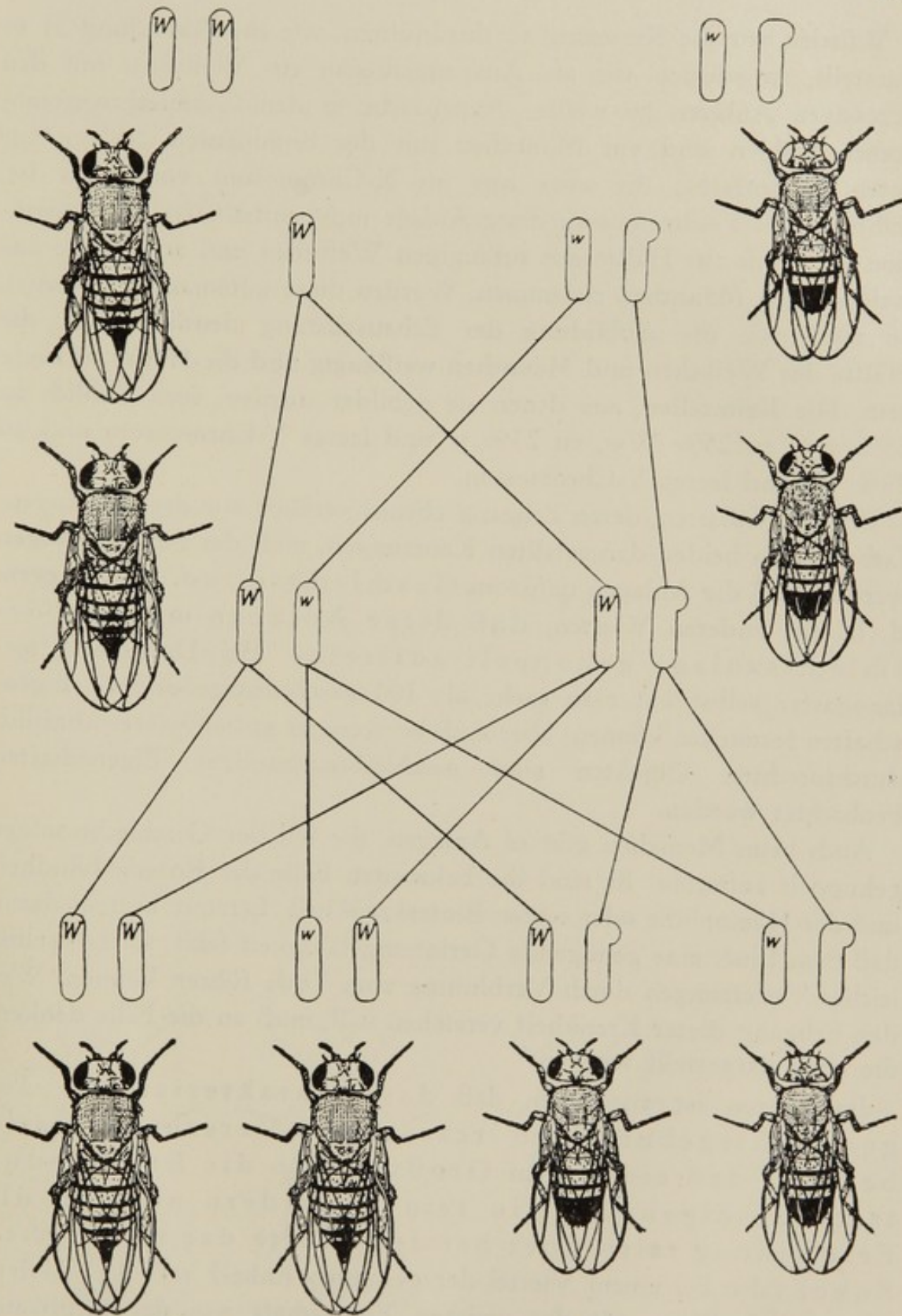


Abb. 50. Geschlechtsgebundene Vererbung (nach Morgan).



Würden wir die Kreuzung so durchführen, wie die Abbildung 51 es darstellt, so würden wir als Ausgangsfliegen ein Weibchen mit den rezessiven Anlagen zu weißer Augenfarbe in den Geschlechtschromosomen wählen und ein Männchen mit der dominanten Anlage zur roten Augenfarbe, die aber nur im X-Chromosom vorhanden ist, während das Y-Chromosom diese Anlage nicht enthält. Die  $F_1$ -Generation setzt sich zur Hälfte aus rotäugigen Weibchen und zur Hälfte aus weißäugigen Männchen zusammen. Werden diese miteinander gekreuzt, so muß, wie die Abbildung der Erbausrüstung deutlich zeigt, die Hälfte der Weibchen und Männchen weißäugig und die Hälfte rotäugig sein. Die Keimzellen, aus denen sie gebildet wurden, sind nämlich zu 25%  $ww$ , zu 25%  $Ww$ , zu 25%  $w$  und leeres Y-Chromosom und zu 25%  $W$  und leeres Y-Chromosom.

Bei Eigenschaften, deren Erbgang ebenso verläuft wie der der Augenfarbe in den beiden dargestellten Kreuzungen, muß der Schluß gezogen werden, daß die Anlagen dafür im Geschlechtschromosom liegen, d. h. mit anderen Worten, daß diese Anlagen mit der Geschlechtsanlage gekoppelt auftreten. Bei *Drosophila melanogaster* selbst hat man mehr als 100 geschlechtsgebundene Eigenschaften feststellen können; aber auch bei weniger gut erbwissenschaftlich durchforschten Objekten sind geschlechtsgebundene Eigenschaften beobachtet worden.

Auch beim Menschen gibt es Anlagen, die mit der Geschlechtsanlage gekoppelt auftreten. Es sind die bekannten Fälle der Rotgrünblindheit und der Hämophilie oder echten Bluterkrankheit. Letztere besteht darin, daß dem Blute eine genügende Gerinnungsfähigkeit fehlt, so daß selbst leichte Verletzungen durch Verblutung zum Tode führen können. Wer den Erbgang dieser Krankheit verstehen will, muß an die Fälle denken, die eben dargestellt wurden.

Im ganzen ist zu sagen, daß das Charakteristische der geschlechtsgebundenen rezessiven Vererbung darin besteht, daß eine beim Großvater in die Erscheinung tretende Eigenschaft in seinen Kindern nicht in die Erscheinung tritt, aber bei der Hälfte der männlichen Enkel (also bei einem Viertel der gesamten Enkel) wieder sichtbar wird. Diese mit der gleichen Eigenschaft wie der Großvater



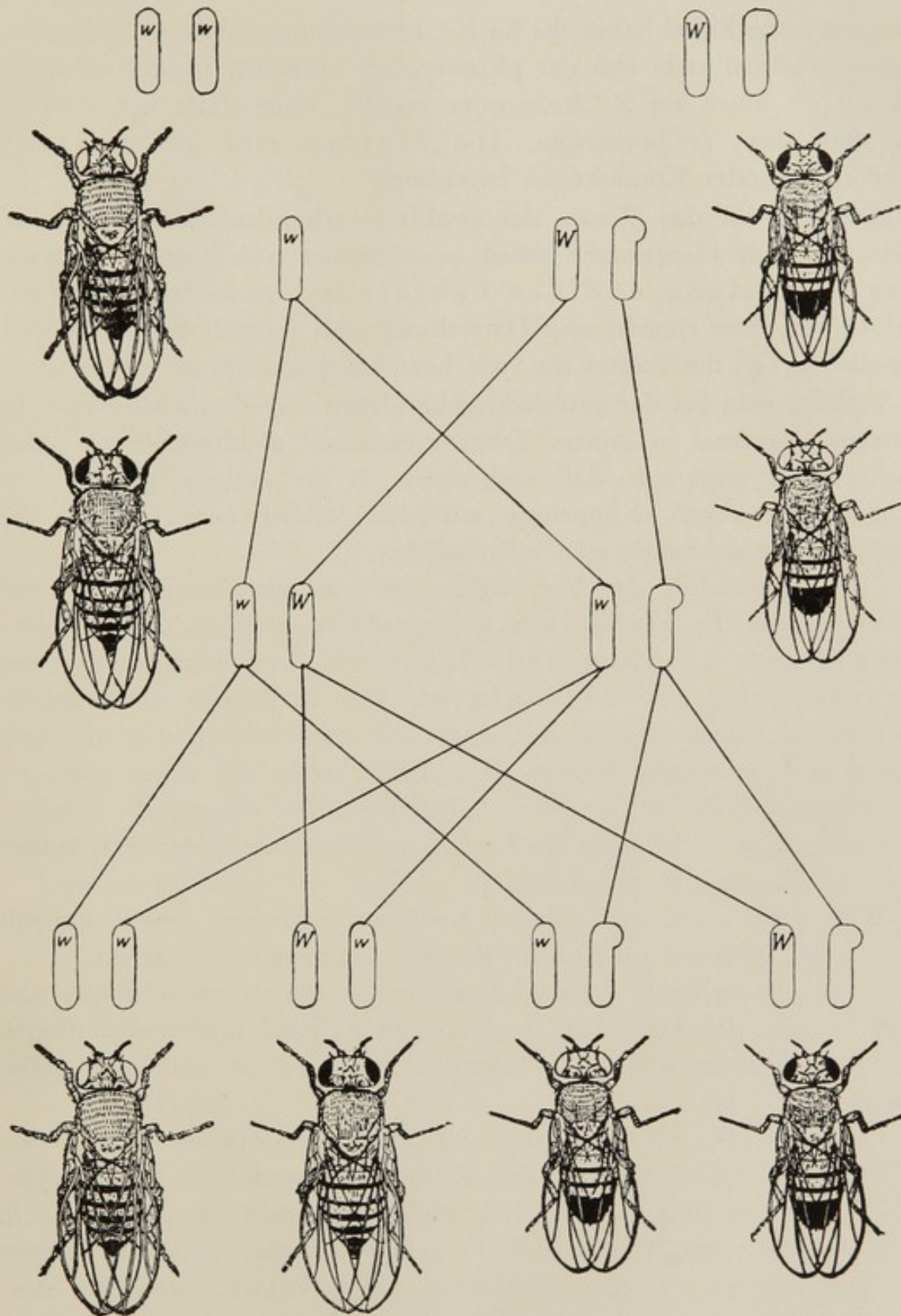


Abb. 51. Geschlechtsgebundene Vererbung (nach Morgan).



ausgestatteten Enkel haben die im X-Chromosom lokalisierte Anlage zu ihrem Merkmal stets von der phänotypisch normalen Mutter erhalten, da nur sie ihnen ein X-Chromosom vererbt. Vom Vater her erhalten sie nur das Y-Chromosom. Die Mutter wird als Anlage-Trägerin oder Konduktorin bezeichnet.

Nachdem wir das Wesen der geschlechtsgebundenen Vererbung an Beispielen uns klargemacht haben, sei nunmehr auch hier die Frage der Koppelung und des Faktorenaustausches kurz berührt. Von einer eingehenden Darstellung muß abgesehen werden, weil sie diesen Teil des Buches für viele Leser zu sehr belasten würde.

Verfolgt man bei der geschlechtsgebundenen Vererbung nicht nur ein einziges Merkmal in seinem Erbgang, sondern gleichzeitig zwei oder mehrere, so zeigt sich, daß auch diese, da die Anlagen im gleichen Chromosom liegen, Koppelung aufweisen. Aber auch hier ist die Koppelung nicht immer eine vollständige.

Zum Verständnis der Vorgänge möge man die Abbildung 52 ins Auge fassen. Es handelt sich um eine Kreuzung zwischen gelbflügeligen weißäugigen Fliegen mit dem wilden Typ, der grauflügelig und rotäugig ist. Wir bezeichnen die rezessive Anlage zu gelben Flügeln mit einem klein geschriebenen *g*, die entsprechende dominante Anlage zu grauen Flügeln mit einem groß geschriebenen *G*. Für die rezessive Anlage zu weißer Augenfarbe behalten wir das kleine *w* bei, ebenfalls für die entsprechende dominante Anlage zu roter Augenfarbe das große *W*.

Wie man sieht, erfolgt die Kreuzung zwischen einem doppelt rezessiven Weibchen und einem doppelt dominanten Männchen.

In der  $F_1$ -Generation haben sämtliche Weibchen graue Flügel und rote Augen, die Männchen dagegen gelbe Flügel und weiße Augen. Wer die Erbausstattung ins Auge faßt, wird sofort verstehen, warum das so sein muß.

In der  $F_2$ -Generation finden wir vier verschiedene Sorten von Fliegen, und zwar sowohl bei den Weibchen als auch bei den Männchen. Die Weibchen sind in der ersten Reihe dargestellt, die Männchen in der zweiten. Die Fliegen sind 1) gelb-weißäugig; 2) grau-rotäugig; 3) gelb-rotäugig; 4) grau-weißäugig. Die weitaus größte Anzahl, 99%, sind gelb-weißäugig und grau-rotäugig; nur



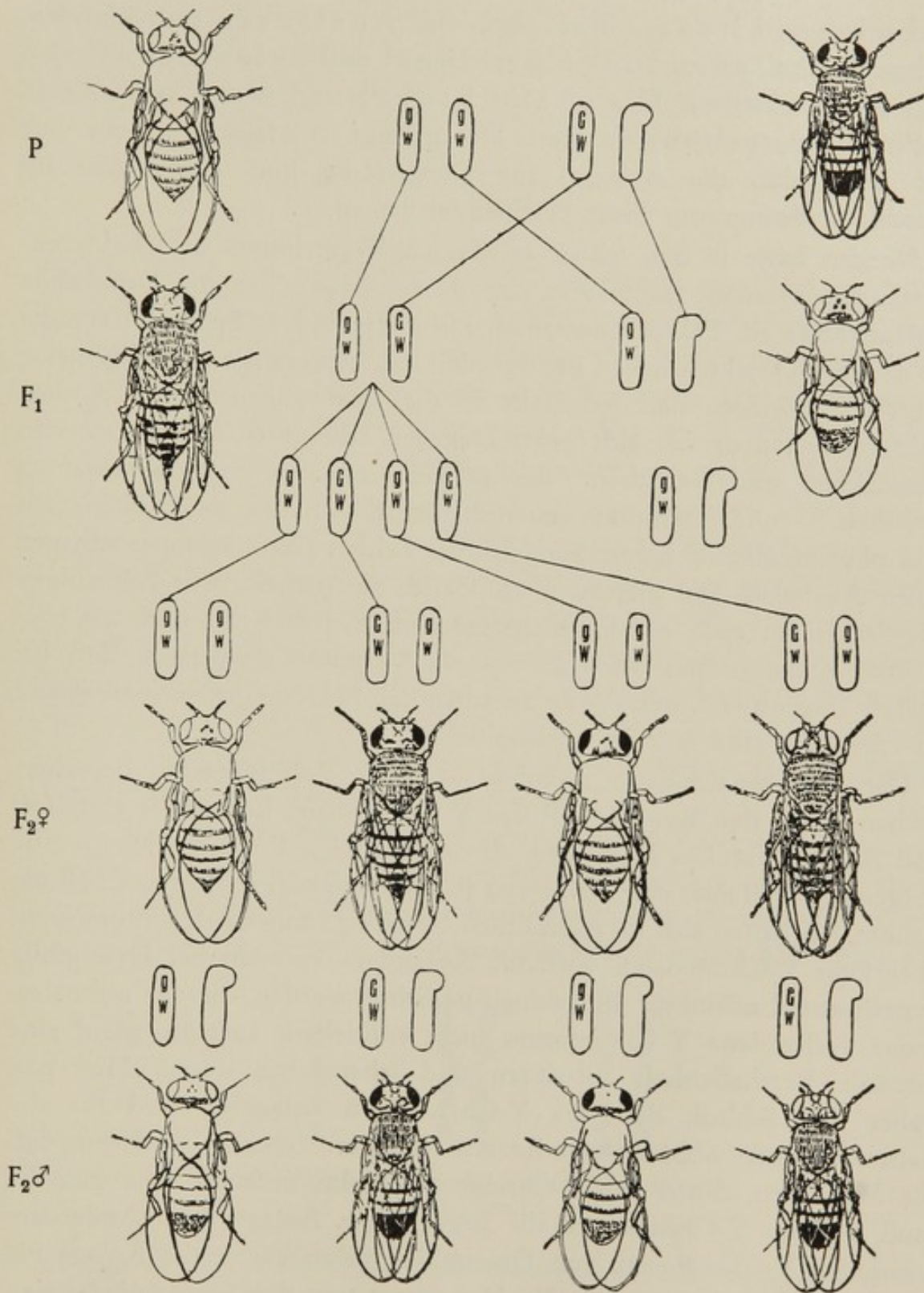


Abbildung 52.

Koppelung und Faktorenaustausch in der geschlechtsgebundenen Vererbung (nach Morgan).



bei einem kleinen Teil hat ein Austausch stattgefunden, indem die Anlagen für gelbe Flügel und rote Augenfarbe und die Anlagen für graue Flügel und weiße Augenfarbe neu verbunden sind. Der geringe Austauschwert von nur 1% zeigt, daß die Anlagen für Körperfarbe und Augenfarbe im Geschlechtschromosom dicht beieinander liegen.

*Morgan* hatte in den früher erwähnten Koppelungs- und Faktorenaustauschsversuchen festgestellt, daß in den Männchen von *Drosophila melanogaster* ein Faktorenaustausch nicht stattfindet. Spätere Versuche an anderen Objekten haben gezeigt, daß das keineswegs eine allgemeine Regel ist, sondern daß jedenfalls in den Autosomen von Männchen Faktorenaustausch vor sich geht. Dagegen scheint es für die meisten pflanzlichen und tierischen Objekte zuzutreffen, daß ein Austausch zwischen X- und Y-Chromosom nicht stattfindet. Die morphologischen und physiologischen Unterschiede dieser beiden Chromosomen scheinen einen Austausch fast allgemein unmöglich zu machen. Nur bei einigen Zierfischen ist auch ein Faktorenaustausch zwischen X- und Y-Chromosom nachgewiesen worden, was die Vermutung nahelegt, daß bei diesen Tieren die Unterschiede zwischen den beiden Chromosomen nicht so erhebliche sind wie bei *Drosophila*.

Der Faktorenaustausch zwischen X- und Y-Chromosom bei Zierfischen liefert den Beweis, daß das Y-Chromosom keinesfalls stets frei von Anlagen ist. Die Hypothese des anlagefreien Y-Chromosom wurde aufgestellt, weil man eine Reihe von pflanzlichen und tierischen Objekten kannte, bei denen sich im männlichen Geschlecht nur ein X-Chromosom, aber kein Y-Chromosom vorfand. Außerdem konnten bei *Drosophila* experimentell männliche Individuen gezüchtet werden, die das normalerweise vorhandene Y-Chromosom nicht enthielten, aber trotzdem eine normale Beschaffenheit aufwiesen und lebensfähig waren. Man zog daher den Schluß, daß das Y-Chromosom anlagefrei und für die Lebensfähigkeit nicht notwendig sei. Weitere Versuche erwiesen, daß die Männchen, denen das Y-Chromosom fehlte, unfruchtbar waren. Es muß also im Y-Chromosom die gegenteilige Anlage sein. Außerdem wurde im Y-Chromosom von *Drosophila melanogaster* die Anlage für Langborstigkeit festgestellt. Die Hypothese von dem stets anlagefreien Y-Chromosom muß also fallen gelassen werden.



Aus den Darlegungen geht hervor, daß auch bei der geschlechtsgebundenen Vererbung die Koppelung von Anlagen und ihre Sprengung für den Austausch von Anlagen erwiesen ist. Beide Gesetzmäßigkeiten haben eine große Bedeutung für die Gestaltung der organischen Welt.

\*                      \*                      \*

Vielleicht werden die folgenden Ausführungen manchem Leser zu schwer erscheinen, um sie in Ruhe durchzuarbeiten. Indessen möge man nicht vergessen, daß es sich um Ergebnisse der Forschung handelt, die für das tiefere Verständnis der vollkommenen Übereinstimmung zwischen der Zellehre und der Lehre von der Vererbung äußerst wertvoll sind. Ich halte es für unerlässlich, wenigstens in kurzer Zusammenfassung Wesentliches herauszuheben. Man möge Bild und Text dauernd vergleichen, dann wird sich das Verständnis von selbst erschließen.

Im Abschnitt über die außerordentliche Kernteilung wurde dargetan, daß ihr Wesen in der Trennung ganzer, und zwar homologer Chromosomen voneinander besteht. Ehe diese Trennung sich vollzieht, beobachtet man, wie sich die Chromosomen gegenseitig umwinden. Der Gedanke, daß bei dieser Gelegenheit Stücke von Chromosomen ausgetauscht werden, ist durchaus naheliegend, zumal die Ergebnisse der experimentellen Erbforschung diesen Austausch fordern.

Will man nun den Austausch selbst nachweisen, dann muß man nach Beispielen suchen, wo die homologen Chromosomen an mehr als einer Stelle Unterschiede zeigen. Denn sonst könnte man sie nach dem Austausch nicht wiedererkennen. Ein geeignetes Schema ist die Abbildung 53.



Abb. 53. Doppelt verschiedengestaltige Chromosomen  
(nach Stern).

Man sieht, wie eines der beiden Chromosomen oben gebogen und unten eingekerbt ist. Der Austausch betrifft die untere Hälfte der beiden Chromosomen, während die obere Hälfte unverändert bleibt.



Nun hat man zwei Rassen von *Drosophila melanogaster* entdeckt, deren Kreuzung Geschlechtschromosomen mit doppelten Unterschieden ergab. Bei der einen Sorte war das X-Chromosom in zwei gleichgroße Stücke zerbrochen, bei der anderen trug es oben angeheftet den langen Arm des Y-Chromosom. Die Abbildung 54 a b zeigt das Schema des Chromosomenbestandes der beiden Grundstämme, die Abbildung 55

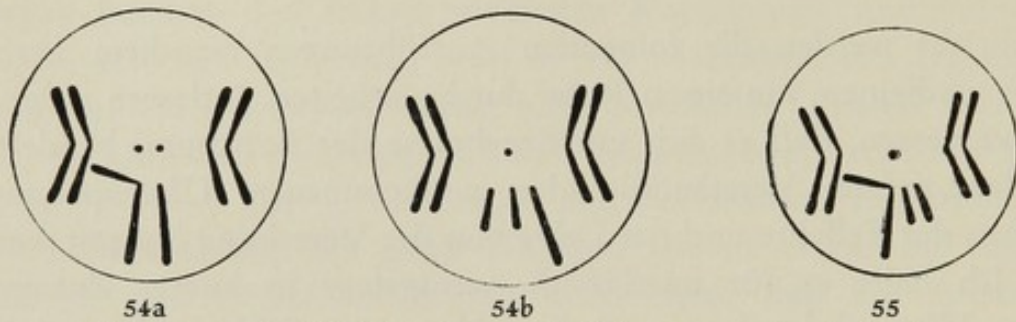


Abb. 54 u. 55. Veränderte X- und Y-Chromosomen (nach Stern).

den durch Kreuzung entstandenen neuen Stamm mit doppelt verschiedenen X-Chromosomen, indem das eine X-Chromosom einen angehefteten Y-Arm trägt und das andere X-Chromosom in zwei gleiche Stücke zerbrochen ist.

Stern ging von der Überlegung aus, daß, wenn ein Austausch von Chromosomenstücken im stabförmigen, langen X-Chromosom mit angeheftetem Y-Arm stattfinden würde, zwei verschiedene Typen entstehen müßten: der eine Typ mit einem normalen X-Chromosom, der andere Typ mit einem X-Chromosom-Bruchstück und einem angehefteten Y-Arm. Das Schema der Abbildung 56 zeigt die beiden Chromosomen vor, während und nach dem Austausch.



Abb. 56. Ein Austauschschema (nach Stern).

Zwei Hauptversuche wurden durchgeführt: der erste zum Nachweis, daß tatsächlich ein Austausch von Chromosomenstücken erfolgt; der zweite, daß der Austausch von Faktoren



nach der Sprengung der Koppelung auf dem Austausch von Chromosomenstücken beruht. Beide Versuche werden mit großer Klarheit von Stern selbst in seinem Werk „Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch“ (1933) beschrieben. Wer gleichzeitig, wie schon oft hervorgehoben wurde, die Abbildungen betrachtet, wird Gang und Beweiskraft der Untersuchungen verstehen und werten.

Der erste Hauptversuch wird durch das Schema der Abbildung 57 klar.

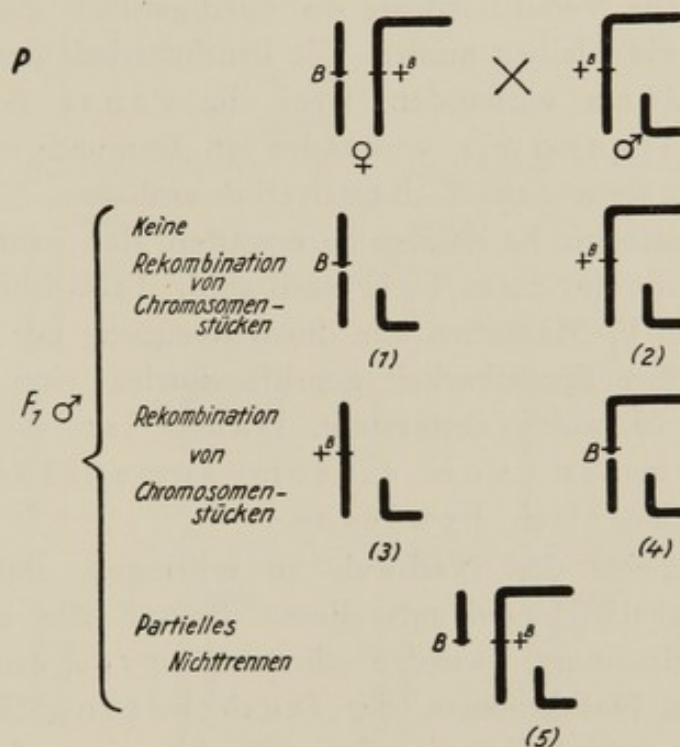


Abb. 57. Sterns erster Hauptversuch zum Chromosomenstückeaustausch (nach Stern).

In der ersten Reihe sind die Geschlechtschromosomen der Eltern-Generation (P) wiedergegeben: zuerst bei der weiblichen (♀), dann bei der männlichen (♂) Keimzelle.

In der weiblichen Zelle finden wir ein gebrochenes X-Chromosom und ein X-Chromosom mit angeheftetem Y-Arm; in der männlichen Zelle ein X-Chromosom mit angeheftetem Y-Arm und ein um die Hälfte verkürztes Y-Chromosom. Das große B in der Mitte bedeutet Anlage zur bandförmigen Gestalt des Auges, während die Anlage zum normalen Rundauge mit +B bezeichnet ist.



Es folgt die zu erwartende Zusammensetzung der  $F_1$ -Generation.

In der ersten  $F_1$ -Zeile finden sich die beiden Nichtaustauschklassen der männlichen Fliegen, die je ein X-Chromosom unverändert erhalten haben (Nr. 1 und 2), in der zweiten  $F_1$ -Zeile finden sich, wie man sieht, neue Typen, die durch Austausch entstanden sein müssen (Nr. 3 und 4). Von der dritten  $F_1$ -Zeile sei abgesehen, da sie hier für das Verständnis des Ganzen entbehrlich ist.

Der tatsächliche Versuch wurde so durchgeführt, daß ein Teil der Männchen steril bleiben mußte. Die Fruchtbarkeit der Männchen ist nämlich nur dann vorhanden, wenn die ganze Ausrüstung des Y-Chromosom irgendwie vorhanden ist. Demnach müßten 1 und 3 steril bleiben, da sie nur ein Y-Bruchstück enthalten, 2 und 4 dagegen müssen fruchtbar sein. Es ist also zu erwarten, daß bandäugige Männchen auftreten, die nur zum Teil steril sind. Tatsächlich wurde unter 771 bandäugigen  $F_1$ -Männchen, die durch Kreuzung mit unbefruchteten Weibchen auf ihre Fruchtbarkeit geprüft wurden, eine kleine Anzahl fruchtbarer Männchen festgestellt. Damit ist, wie Stern folgert, das Vorkommen von Chromosomenstücktausch erbwissenschaftlich bewiesen.

Um nun zugleich den Nachweis zu erbringen, daß auch der Chromosomenbefund mit diesem Befund der experimentellen Erblehre übereinstimmt, wurden die entsprechenden Keimzellen in den Nachkommen der fruchtbaren Männchen untersucht. In 12 von 14 Fällen, in denen Nachkommenschaft vorhanden war, zeigte sich in zahlreichen Präparaten zweifelsfrei, wie Stern sagt, die Anwesenheit der beiden X-Bruchstücke, von denen das eine einen angehefteten Y-Arm trug. Es ist dies eine bis dahin unbekannte Chromosomenform, die erst durch Chromosomenstücktausch entstanden ist.

Wir kommen zum zweiten Hauptversuch, der in der Abbildung 58 sehr übersichtlich dargestellt ist. Bei diesem Versuch werden gleichzeitig Faktorenaustausch und Chromosomenstücktausch verfolgt. Das Ergebnis ist eine absolute Parallele.

Die Beschreibung der Abbildung läßt den Gang des Versuches klar erkennen. Das Bild zerfällt in drei Teile: Der obere Teil gibt die



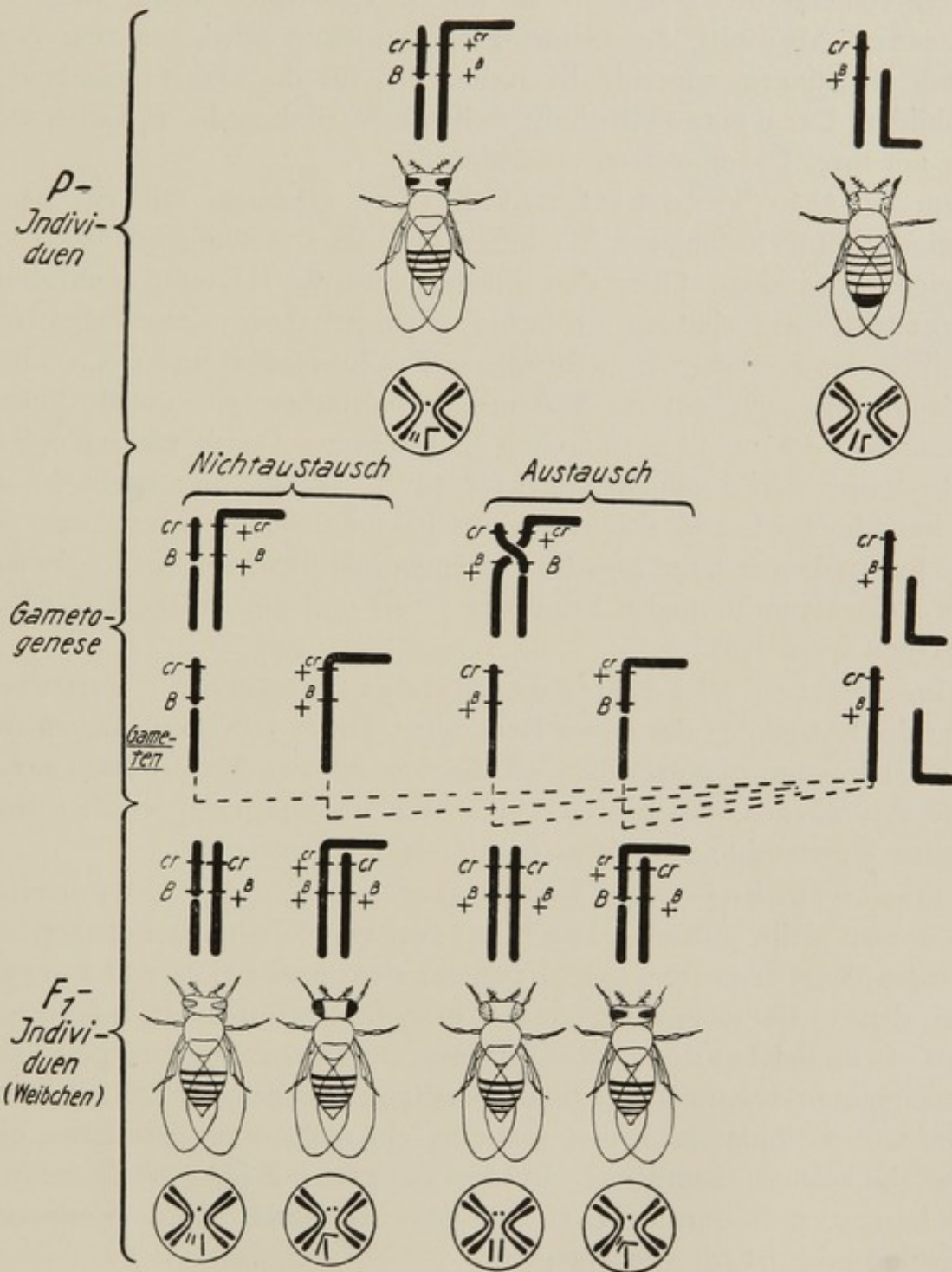


Abb. 58. Sterns zweiter Hauptversuch zum Chromosomenstücktausch (nach Stern).



Eltern-Generation wieder. Sie ist mit P bezeichnet. Dann folgt ein zweiter Abschnitt, der Gametogenese genannt wird, um zum Ausdruck zu bringen, wie sich die Keimzellen für die nächste Generation umbilden. Der dritte Abschnitt stellt die Weibchen der  $F_1$ -Generation dar mit ihrer Chromosomenausrüstung.

Im ersten Abschnitt des Bildes erkennen wir ein bandäugiges, dunkelrotäugiges Weibchen und ein rundäugiges, nelkenrotäugiges Männchen. Über den Fliegen sind die Heterochromosomen dargestellt, wie sie auf Grund vorausgegangener Kreuzungen sein mußten: im Weibchen ein gebrochenes X-Chromosom und ein X-Chromosom mit angeheftetem Y-Arm; im Männchen ein ungebrochenes normales X-Chromosom und ein Y-Chromosom. Das Weibchen enthält heterozygot den dominanten Faktor für Bandaugigkeit, der wiederum als  $B$  bezeichnet ist, und den rezessiven Faktor nelkenfarbiges Auge, der die Buchstaben  $cr$  trägt. Das Männchen enthält in seinem X-Chromosom die Anlage zum normalen Rundaugigkeit ( $+B$ ) und die Anlage für nelkenfarbiges Auge ( $cr$ ).

Im zweiten Abschnitt des Bildes finden wir die Darstellung von der Entstehung der neuen Keimzellen. Durch punktierte Linien sind die Verbindungen angegeben. Außerdem ist zwischen Nichtaustausch und Austausch unterschieden. Alle diese Verbindungen wurden durch eigene Untersuchungen Sterns im einzelnen festgestellt.

Das Ergebnis der Kreuzung ist die  $F_1$ -Generation. Wie man sieht, müssen vier Klassen von Weibchen unterschieden werden. Was erwartet wurde, ist aufgetreten: zwei Hauptklassen, bei denen die Koppelung nicht gesprengt worden ist, und zwei Austauschklassen. Die letzteren umfassen rundäugige-nelkenrotäugige und bandäugige-dunkelrotäugige Fliegen. Die Fliegen der Nichtaustauschklassen haben entweder ein nelkenrotes Bandaugigkeit oder ein dunkelrotes Rundaugigkeit. In der letzten Zeile sind die zugehörigen Keimzellen mit ihrer typischen Chromosomenausrüstung schematisch wiedergegeben.

Es wurden die  $F_1$ -Weibchen nach ihrem tatsächlichen Aussehen klassifiziert und dann in ihrer Chromosomenausrüstung mikroskopisch untersucht. Im ganzen konnte die Chromosomenausrüstung von 374 Fliegen an Hand von über 1800 völlig klaren Zellbildern bestimmt werden.



213 herausgegriffene Fliegen, die nach ihrem Aussehen zur Kopplungsklasse gehörten, besaßen sämtlich Nichtaustausch-Chromosomen. Alle 156 Tiere dagegen, die auf Grund ihres Aussehens als Fliegen mit gesprengter Koppelung bestimmt wurden, besaßen Austausch-Chromosomen, und zwar von einer Form, wie sie in den Weibchen der P-Generation überhaupt nicht vorhanden gewesen sind.

Die beiden Hauptversuche *Sterns* stellen eines der reichsten Blätter aus den Dokumenten des höheren Mendelismus dar. Sie enthalten den geradezu genial ausgedachten Beweis, daß die Parallelität zwischen experimenteller Erblehre und der dazugehörigen Keimzellularforschung eine vollständige ist. Damit haben wir einen neuen Höhepunkt in der Forschung erreicht.

Wir wollen uns nunmehr dem Entwicklungsgedanken wieder zuwenden, um die Beziehung von Erbänderung und Stammesentwicklung zu prüfen.

### 3. Erbänderung und Stammesentwicklung

Bei dem raschen Fortschritt der Erblehre fand die Frage der Entwicklung der organischen Stämme nicht jene Aufmerksamkeit, die man aus der vorausgegangenen Zeit eines *Darwin* hätte erwarten sollen. Trotzdem hat man die Frage nie aus den Augen verloren. Ja man hat Gesetzmäßigkeiten entdeckt, die in gewissem Sinne mit den Entdeckungen *Mendels* verglichen werden können. Der gegenwärtige Abschnitt soll zunächst im Anschluß an die vorausgehenden Darlegungen die Ursachenfrage der Entwicklung erörtern. Sodann soll das tatsächliche Ausmaß stammesgeschichtlicher Entwicklung im Licht der Ursachenfrage mit strenger Ablehnung aprioristischer Verkettungen organischer Formen eine zusammenfassende Darstellung finden. Denn das, worauf es ankommt, ist nach einem Ausspruch des bekannten Erforschers der fossilen Insekten, *Handlirsch*, das Bemühen, hypothetische Ahnen von Organismen durch wirkliche zu ersetzen.

Die *Mendelschen* Spaltungen sind sehr geeignet, um die tatsächlich vorhandenen Erbanlagen zu offenbaren. Doch zur Bildung von Formen im Sinn der Entwicklung können sie nur dann dienen, wenn durch



Auslese und Isolierung die abgespaltenen Formen erhalten bleiben. Und selbst in diesem Fall handelt es sich nicht um neue Formen im eigentlichen Sinn. Um die Entwicklung zu erklären, sind andere Variationen in der Gestaltung der Organismen ins Auge zu fassen.

Im ganzen sind zwei verschiedene Arten von Variabilität auseinanderzuhalten. Die eine Art zeigt den Reichtum der Entfaltungsweite vorhandener Anlagen, die unter dem auslösenden oder hemmenden Einfluß von Lebensbedingungen sichtbar werden. Die andere Art beruht auf Veränderungen des Erbgefüges selbst. Während man die erste Art gewöhnlich als individuelle Variabilität oder modellierende Modifikation bezeichnet, hat man für die andere Art vor allem das Wort Mutation gebraucht, das allerdings ursprünglich in der paläontologischen Forschung Anwendung gefunden hat. Statt Mutation sagt man wohl auch spontane Abweichung. Da man der individuellen Variabilität in der Verbindung mit der Auslese große Bedeutung beigemessen hat, sei diese zunächst genauer umschrieben.

Die individuelle Variabilität umfaßt alle fluktuierenden Ungleichheiten von Individuen und Organen, z. B. die Größe der Blätter eines Baumes, den Zuckergehalt der Rüben und andere morphologische und physiologische Merkmale. Sie kann eine räumliche und zeitliche sein (Covarianten und Devarianten), ferner eine quantitative nach Maß und Gewicht, eine meristische nach Zahl und eine individuell qualitative wie z. B. die partielle Variabilität der Berg- und Talform einer Pflanze. Sie wird im allgemeinen daran erkannt, daß alle Ungleichheiten, welche sie einschließt, um einen Mittelwert schwanken, von dem sie im umgekehrten Verhältnis zu ihrer Häufigkeit abweichen — eine Regel, die allerdings zunächst auf die quantitative und meristische Variabilität Anwendung findet.

Die Abhängigkeit der individuellen Variabilität von den Lebensbedingungen ist aus einer Reihe von Beispielen klar ersichtlich. So kann man bei Tal- und Bergpflanzen geradezu von einer besonderen Tracht sprechen und das selbst dann, wenn es sich um ein und dasselbe Individuum handelt, das man zur Hälfte in der Ebene, zur Hälfte in den Bergen wachsen läßt. Im Gegensatz zur Talpflanze wird die Versuchshälfte in den Bergen zur Zwerggestalt mit



kleinen chlorophyllhaltigen Blättern und kräftigen Wurzeln. Sie muß nämlich das Nährmaterial für das ganze Jahr in wenigen Monaten herstellen. Vertauscht man den Standort der Versuchshälften, so kehren sich auch die Formverhältnisse um. Ähnliche Anpassungen, die sich gewöhnlich auf die vegetativen Organe beziehen, finden sich in der Ausbildung der Laubblätter je nach der Feuchtigkeit oder dem schattigen oder sonnigen Standort. Selbst die Blätter ein und desselben Baumes sind je nach den Beleuchtungsbedingungen verschieden. Ich erinnere an die Schatten- und Sonnenblätter der Buche.

Auch bei Tieren haben Licht und Temperatur einen bedeutenden Einfluß auf Pigmentbildung und Färbung der Körperoberfläche. So kann man Männchen- und Weibchengewand des Bergfalters Apollo durch Kälte und Wärme miteinander vertauschen. Ebenso kann man durch Temperaturveränderungen aus den Schmetterlingspuppen der Sommerform die Winterform oder wenigstens Zwischenformen nach Belieben züchten. Die Dreigestalt des Bläulings — *Lycaena Agestis* — dürfte sich durch die Klimaverhältnisse völlig erklären. Während in Deutschland A und B als Sommer- und Winterformen abwechseln, lösen sich in Italien B und C als Sommer- und Winterform ab. Afrikanische Strauße, die bei ihrer Ankunft in Hamburg nicht in geheizten Häusern untergebracht werden, erliegen durchaus nicht der Winterkälte. Die Federn des Federkleides bieten Schutz genug, indem sie breiter und länger und in den einzelnen Fiederchen äußerst dicht wachsen.

Besonders klar wird die Eigenart individueller Variabilität durch die Betrachtung der verschiedenen Formen des *Wasserknöterichs*. Bei der Wasserform sind die Stengel hohl, lang und horizontal. Unterhalb der Knoten liegen Adventivwurzeln, die Blätter sind lang gestaltet, breit, ohne Schließzellen an der Unterseite, schwimmend. Bei der Landform sind die Stengel mit Mark gefüllt, kürzer und aufrecht, mit verdickten Knoten. Die Blätter sind kurz gestielt, behaart und schmal, mit Schließzellen an der Unterseite. Die Dünenform hat kriechende Stengel mit stark verdickten Knoten, die Blätter sind sehr stark behaart und etwas klebrig. Im Botanischen Garten zu Brüssel pflanzte man die Zweige einer Dünenpflanze teilweise in angefeuchteten Sand, teilweise in nassen Sand und teilweise in Wasser und erzielte in den einzelnen



Fällen die typische Form der verschiedenen Umwelt. Ein Beispiel ähnlicher Natur ist der Gamander Ehrenpreis. Zwischen den Blütenständen und Laubzweigen dieser Pflanze bestehen mannigfache Unterschiede. So sind die Blütenstände im Wachstum begrenzt (größte Länge 25,5 cm, größte Blütenzahl 26), Blattstellung  $\pm 2/5$ , Stengel gleichmäßig allseitig behaart. Die Laubzweige dagegen sind im Wachstum unbegrenzt, Blattstellung gegen- und kreuzständig, Stengel zweizeilig behaart, in übereinanderliegenden Nodien um  $90^\circ$  gedreht. Zudem sind Blattgröße und -form in beiden gänzlich verschieden. Trotzdem lassen sich Blütenstände und Laubzweige innerhalb von vierzehn Tagen durch entsprechende Kultur willkürlich ineinander überführen. Auch die breitflächigen und feinzerschlitzen Blätter des Wasserhahnenfußes sind durch die Umwelt bedingt. Das gleiche gilt von den überraschenden Veränderungen, die der Pilzforscher *Rick* an einigen brasilianischen Pilzen beobachtete. Der gelbbraune, langstielige *Ganoderma renidens* z. B. ist identisch mit der kurzstieligen, ganz gelben Form *Ganoderma formosissimum* und diese wieder mit der ungestielten, schwammigen, braun- bis blutroten Varietät *Ganoderma pachyotis*. Der Pilz nimmt die Form von *G. formosissimum* an, wenn er im Überschwemmungsgebiet höher am Stamm sitzt, während in der Wurzelgegend *G. pachyotis* zur Ausbildung kommt.

Bedeutend sind ferner die Veränderungen, die durch den Einfluß der Nahrung in Form, Farbe und Entwicklung herbeigeführt werden können. Die Randblütenzahl der Kornblume ist größer oder kleiner je nach der Üppigkeit der Pflanzen. Durch Aufziehen von Maispflanzen in verschiedenen Nährflüssigkeiten ändert sich die Gestalt dermaßen, daß die systematische Diagnose der Gattung *Zea* durchaus versagt. In Eisenlösungen ergrünen chlorotische Blätter von Pflanzen, während sie in Salzlösungen fleischig werden. Der normale Entwicklungsgang einer Farnpflanze durchläuft die Stadien Spore, Prothallium, Zygote, Farnpflanze. Durch veränderte Kulturbedingungen kann jedoch die Entwicklung nach dem Schema: Spore, Prothallium, Spore abgekürzt werden. Beim Wasserschimmel kann man durch einfache Änderung der Nahrung seltsame Verschiebungen im Rhythmus der Entwicklung hervorrufen.

Auch aus dem Tierreich liegen zahlreiche Beispiele vor. Werden



junge englische Austern ins Mittelmeer versetzt, so bilden sie gleich den Mittelmeeraustern Schalen mit auseinanderweichenden Strahlen. Schmetterlinge mit verschiedener Farbe und Zeichnung lassen sich aus den gleichen Raupen erzielen. Gimpel und andere Vögel werden schwarz, wenn man sie mit Hanfsamen füttert. Der grüne Papagei kleidet sich in rote und gelbe Federn, wenn er das Fett gewisser welsartiger Fische frißt. Kanarienvögel werden rot, wenn man ihnen Cayennepfeffer als Nahrung bietet. Ob Bienen- und Ameiseneier zu Königinnen oder Arbeiterinnen werden, hängt wenigstens teilweise von der Nahrung ab. Auch in Termitennestern werden die Zahlenverhältnisse von Arbeitern und Soldaten durch Nahrungsveränderungen bestimmt. Es können auch im Notfall Ersatzköniginnen nachgezüchtet werden.

Aus solchen Beispielen folgt, daß eine möglichst vollkommene Einschmiegung der Erbanlagen in die Umwelt der Zweck der individuellen Variabilität ist, weshalb auch der Abänderungsspielraum oder die individuelle Plastizität in der Natur größer sein kann als in der Kultur. Durch die Beständigkeit der Lebensbedingungen können daher individuelle Abweichungen eine relative Beständigkeit aufweisen. So kann es geschehen, daß sich beim glücklichen Zusammentreffen von Auslese und Isolierung Formen erhalten, die trotz gleicher erblicher Ausstattung als verschiedene systematische Arten und Gattungen erscheinen. In Wirklichkeit handelt es sich gar nicht um solche Verschiedenheiten, sondern es sind immer nur biogeographische Modellierungen innerhalb einer bestimmten Variationsweite. Die Merkmalverschiebungen und -einschmiegungen sind je nach der Eigenart der Lebensbedingungen hin- und herläufig und, soweit die Erfahrung reicht, an eine in den Erbanlagen selbst begründete Variationsweite gebunden.

Durch Auslese kann man selbstverständlich jede Stufe innerhalb einer Variationsweite festhalten. Berühmt ist der sogenannte Schlanstedter Roggen, der seit 1867 gezüchtet wird. Ähren und Körner sind doppelt so groß wie beim gewöhnlichen Roggen, und die Ernte ist früher, mit einem bedeutend reicheren Ertrag pro Hektar. Indessen gelingt es nur durch unaufhörliche Auslese, die düngergierige Rasse auf der Höhe zu halten. Obstbäume, Oliven, Kastanien kehren unabhängig von der Auslese zum wilden Typus zurück. *De Vries*



brachte die zwölf bis vierzehn Reihen der Maiskolben auf zwanzig Reihen Mittelwert. Durch fortgesetzte Auslese hielt er die Maiskolben durch vier Jahre auf derselben Höhe. Nach Aufhören der Auslese sank die Reihenzahl der Kolben in drei Jahren auf vierzehn bis sechzehn. Eine Verschiebung der Mittelwerte, die man gelegentlich beobachtet hat, darf nicht zu dem Schluß verleiten, als ob in langen Zeiträumen Veränderungen durch Auslese erzielt und befestigt werden könnten. *Johannsens* kritische Experimente über Samengröße und relative Breite von Bohnen und über die Schartigkeit der Gerste haben dargetan, daß dem nicht so ist. *Johannsen* weist nach, daß „eine Rasse, eine Bevölkerung, ein Bestand irgendeiner Art“, kurz eine „Population“ nicht immer als eine Einheit aufzufassen ist, sondern „verschiedene selbständige, voneinander recht stark abweichende Typen“ enthalten kann, „welche sich also durchaus nicht bei unmittelbarer Beobachtung der empirischen Kurven oder Tabellen zu zeigen brauchen“. Berücksichtigt man nun die Typen selbst oder die reinen Linien, so erkennt man, daß der Rückschlag tatsächlich ein vollkommener ist. „Das gewöhnliche, wohlbekannteste Selektionsresultat: sukzessiver Fortschritt in der Selektionsreihe im Laufe einiger Generationen beruht auf der mit jeder Generation fortschreitenden Reinigung der betreffenden abweichenden Linien. Und es wird nun leicht verstanden, daß die Wirkung der Selektion nicht über gewisse Grenzen hinausgeführt werden kann. Sie muß nämlich aufhören, wenn die Reinigung, die Isolation der betreffenden, am stärksten abweichenden Linien praktisch gesprochen vollführt ist.“

Die individuelle Variabilität kann daher auch unter vollem Einsatz der Auslese niemals zur Entstehung neuer organischer Formen führen. Diese können vielmehr nur auf eine einzige Art hervorgebracht werden: nämlich dadurch, daß das Erbgefüge selbst von innen heraus auf Einwirkung von außen Veränderungen erleidet. Dies führt uns unmittelbar zu den Mutationen und ihrer Entstehung.

\*                     \*                     \*

Schon lange werden Veränderungen in der Natur beobachtet, die plötzlich auftreten und sich als erblich erweisen. Ihre Entstehung ist



nicht auf Kreuzung oder Spaltung zurückzuführen. In dem Fall würde man nicht von Mutationen, sondern von analytischen Variationen sprechen. In den niederländischen Viehschlägen z. B. werden zuweilen von schwarzgezeichneten Milchkühen rotbunte Kälber geboren. Diese plötzlich auftretende Farbveränderung erklärt sich nach *Lotsy* aus der Tatsache, daß man vor einigen Jahrzehnten rote Durham-Tiere zur Verbesserung der Viehschläge eingeführt hatte. Auch die neuen Formen, die *de Vries* in seiner Züchtung der Nachtkerze *Oenothera lamarckiana* fand, sind höchstwahrscheinlich analytische Variationen. Darauf hat schon *Bateson* aufmerksam gemacht, indem er erklärte, daß ihr Ursprung auf einer unerwarteten Kreuzung beruhen mag — „they may owe their origin to some unexpected original cross“. *Lotsy* gibt den Grund an, indem er auf die Vielförmigkeit gewisser Nachkommen der *Oenothera lamarckiana* hinweist. So entstand *Oenothera sublinearis* aus den 1895 ausgesäten Samen der *Oenothera lamarckiana*. Es blühte nur eine Pflanze, die nach Selbstbestäubung 31 Nachkommen lieferte. Diese gehörten zu acht verschiedenen Formen. *De Vries* selbst gesteht, daß er eine so vielförmige Zusammensetzung der Nachkommenschaft in seinen sämtlichen Kulturen fast nie wieder gesehen habe. Eine frühere Kreuzung etwa von *Oenothera lamarckiana* und *Oenothera sublinearis* würde genügen, um die Vielförmigkeit zu erklären, die später in die Erscheinung trat. Es ist auch bemerkenswert, daß nirgendwo ein Organisationsfortschritt eingetreten ist. Die beobachteten Pflanzen sind entweder stärker oder schwächer, mit breiteren oder schmälern Blättern. Die Blumen werden größer und dunkler gelb oder kleiner und blasser. Die Früchte werden länger oder kürzer. Die Oberhaut wird unebener oder glatter. Die Buckeln auf den Blättern nehmen zu oder ab. Die Samen werden größer oder kleiner, reichlicher oder spärlicher. So bewundernswert die Arbeit eines *de Vries* ist, der die Kultur der *Oenothera* für acht Generationen durchführte und im ganzen 50 000 Pflanzen beobachtete, so haben wir in den 800 entstandenen Formen noch keinen Beweis für eine echte Mutation, da die Annahme der Kreuzung und späteren Aufspaltung zur Erklärung der neuen Formen genügt.

Auch die vielen anderen Beispiele, die man sonst wohl aufgezählt findet, können eigentlich nur dann als sichere Beweise für die Entstehung von Mutationen gelten, wenn ihre Vorgeschichte genügend



bekannt ist. Ich verzichte deshalb darauf, die Beispiele aus der älteren Literatur hier aufzuzählen.

Als gründlich erforscht dürfen jene Fälle gelten, in denen die typische Mutation klar unterschieden wird von der Kombination. In dieser Hinsicht sei auf die Forschungen von *Erwin Baur*<sup>2</sup> über das Gartenlöwenmäulchen und auf die Forschungen von *Nachtsheim*<sup>3</sup> über die Entstehung von Kaninchenrassen verwiesen, deren Ergebnisse mit den Untersuchungen von *Morgan* und seiner Schule über natürliche Mutationen übereinstimmen.

Vom Gartenlöwenmäulchen *Antirrhinum majus* konnte schon *Erwin Baur* sagen, daß jede Anlage bekannt ist. Infolgedessen kann man aus reinen Linien und aus der Zusammensetzung von reinen Linien jede weitere Kombination herbeiführen und das Aussehen genau voraussagen. Ähnliches gilt weitgehend von den Kaninchenrassen, besonders wenn man Haarform und Haarfarbe ins Auge faßt. Wie *Nachtsheim* in einer seiner Arbeiten<sup>3</sup> schreibt, gelang es ihm, rund zwanzig Faktoren, die Farbe, Zeichnung und Haarcharakter beeinflussen, auf Mutationen zurückzuführen. Die bunte Fülle von Rassen, die wir heute beobachten, sei durch die verschiedenen Kombinationen dieser zwanzig Faktoren zusammen mit den entsprechenden Allelen des Wildkaninchens entstanden. *Nachtsheim* geht so weit, daß er ähnlich wie *Baur* erklärt: „Da wir die genetische Konstitution der meisten Kaninchenrassen, soweit Haarmerkmale in Frage kommen, heute kennen, haben wir die Rassenbildung nunmehr in der Hand. Wir können sagen, was an neuen Typen sich noch schaffen läßt, und wie der Weg ist, um diese neuen Typen zu gewinnen. Es hat mehr als fünfzehn Jahre gedauert, ehe man aus den beiden vielgezüchteten Rassen der Blauen Wiener und Havannas einen neuen Kombinationstyp, das Feh, schuf, und doch handelt es sich hier um eine ganz einfache Kombinationsaufgabe, die sich heute innerhalb von zwei Jahren ohne Schwierigkeiten lösen läßt.“ Ohne die Sicherheit, die sich aus der theoretischen Kom-

<sup>2</sup> Artumgrenzung und Artbildung in der Gattung *Antirrhinum*. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre LXIII 1932, 256 bis 302.

<sup>3</sup> Die Entstehung der Kaninchenrassen im Lichte ihrer Genetik. Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie XIV, 53 bis 109. Vgl. ferner: Vom Wildtier zum Haustier, Berlin 1936.



bination von Anlagen für das tatsächliche Entstehen der Phänotypen bewährt hat, könnte man allerdings auch bei diesen Formen nicht behaupten, daß es sich um eigentliche Mutationen handelt, da ja deren Entstehung nur aus Ort und Zeit des ersten Auftretens geschlossen wird.

Dieses gilt nicht von den Mutationen, die auf künstlichem Wege durch Veränderung der normalen Lebensbedingungen hervorgerufen wurden und sich dann als solche auch erbbiologisch bewährten. Damit habe ich die wichtigste Forschungsreihe erreicht, die wesentlich auf den Schüler *Morgans*, *H. J. Muller*, zurückgeht. *Muller* selbst hat auf dem fünften Internationalen Kongreß für Vererbungswissenschaft Berlin 1927 seine bis dahin erzielten Erfolge unter dem Titel „The problem of genic modification — das Problem der Erbänderung“ zusammengefaßt. Seine bedeutsame Entdeckung besteht darin, daß er mit Hilfe von quantitativ meßbaren Veränderungen in den Lebensbedingungen, z. B. Röntgenstrahlen, Erbänderungen in den Versuchsorganismen hervorgerufen hat. Durch Bestrahlung von Versuchsfiegen aus der Gruppe der *Drosophila* erzielte er eine große Zahl von Mutationen, die auch in der Weiterführung der Geschlechter genau so dem *Mendelschen* Gesetz folgen wie die spontan entstehenden Mutationen bei *Drosophila* und wie die Mutationen von *Erwin Baur* und seiner Schule. Von besonderer Wichtigkeit ist, daß *Muller* in seine Versuche auch jene Veränderungen einbezogen hat, an denen die spätere Nachkommenschaft zugrunde geht. Man nennt diese Veränderungen *lethale*. Er hat dies deshalb getan, weil die übrigen Mutationen viel zu selten sind, um eine zahlenmäßig genaue Analyse zu ermöglichen. Wie groß die experimentelle Grundlage von *Mullers* Berechnungen ist, ist aus einem Beispiel ersichtlich, das zwei Versuchsreihen zusammenfaßt. Unter 6016 Chromosomen von Kontrollfliegen, die den Röntgenstrahlen nicht ausgesetzt wurden, fanden sich fünf lethale Mutationen, während bei 1918 Chromosomen, die dem genau gemessenen Einfluß von Röntgenstrahlen unterworfen wurden, 201 lethale Mutationen festgestellt werden konnten. Besonders bemerkenswert ist in dieser Gruppe eine Reihe von 1177 Chromosomen, die eine doppelte Bestrahlungsdosis erhielten und 143 Mutationen, das ist einhundertfünfzigmal so viel wie bei den Kontrolltieren, aufwiesen. *Muller* faßt die Ergebnisse seiner Arbeit bis zum Internationalen



Kongreß 1927 durch folgende Aufzählungen kurz zusammen: Die Wirkkraft der Röntgenstrahlen im Sinne der eigentlichen Erbänderungen, dann die Tatsache, daß diese Wirkkraft abhängig ist von der Intensität der Strahlen, ferner die Hereinbringung von Veränderungen, die Unfruchtbarkeit zur Folge haben, endlich die Verschiebungen in der linearen Anordnung der Faktoren innerhalb der Vererbungsträger und die Ausscheidung von Chromosomenteilen durch die Strahlung.

Die Untersuchungen *Mullers*, die bis zur Gegenwart fortgesetzt wurden, fanden seit 1927 eine reiche Bestätigung und Ergänzung durch Versuche, die auf eine Reihe anderer Forscher zurückgehen. Besonders hervorgehoben seien die Untersuchungen von *Erwin Baur*<sup>4</sup> und seinem Mitarbeiter *Hans Stubbe*<sup>5</sup>, ferner die Ergebnisse der Untersuchungen von *Victor Jollos*<sup>6</sup> und *N. W. Timoféeff-Ressovsky*<sup>7</sup> über Mutationen, die eine gewisse Richtung aufweisen, was für die Frage der Entwicklung von größter Bedeutung sein muß. Die Versuche wurden hauptsächlich mit Röntgenstrahlen, mit ultraviolettem Licht und mit Wärmebehandlung durchgeführt. Hinzu kommt das Zentrifugieren in chemischen Lösungen. Übereinstimmend wurde festgestellt, daß die künstlich hervorgerufenen Mutationen sich nicht von jenen unterscheiden, die von selbst entstehen. Innerhalb bestimmter Grenzen ist die Häufigkeit der Mutationen sowohl von der Intensität

<sup>4</sup> Mutationsauslösung bei *Antirrhinum majus*. Zeitschrift für Botanik 23, 1930, 677 bis 702. — Der Einfluß von chemischen und physikalischen Reizungen auf die Mutationsrate von *Antirrhinum majus*. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre LX 1932, 467 bis 473.

<sup>5</sup> Untersuchungen über experimentelle Auslösung von Mutationen bei *Antirrhinum majus* I, II, III, IV. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre LVI 1930, 1 bis 37, 202 bis 232; LX 1932, 474 bis 513; LXIV 1933, 181 bis 204.

<sup>6</sup> Genetik und Evolutionsproblem, Leipzig 1931; Inherited changes produced by heat-treatment in *Drosophila melanogaster*. Genetica 16, 1934, 476 bis 494. Vgl. das Sammelreferat „Mutationen und Modifikationen nach Hitzebehandlung“ von *Ida Frischeisen-Köhler* in der Zeitschrift „Der Züchter“ 8, 1936, 243 bis 248.

<sup>7</sup> Gerichtetes Variieren in der phänotypischen Manifestierung einiger Genovariationen von *Drosophila funebris*. Die Naturwissenschaften 1931, 493 bis 497. Über die Vitalität einiger Genmutationen und ihrer Kombinationen bei *Drosophila funebris* und ihre Abhängigkeit vom „genotypischen“ und vom äußeren Milieu. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre LXVI 1934, 319 bis 344. Weitere Arbeiten siehe im letztgenannten Beitrag und am Ende dieses Buches.



der Reize abhängig als auch von der Bereitschaft der Gene, die eine mehr oder weniger große Veränderlichkeit besitzen. Man spricht daher von labilen und stabilen Genen. Die Art der Mutation scheint wesentlich von der Natur der Gene selbst abzuhängen, da die Verschiedenheit der Reize keine Unterschiede einzuschließen scheint. Es ist bemerkenswert, daß in manchen Fällen die Mutation erst nach einigen Generationen in die Erscheinung trat. *Timoféeff-Ressovsky* unterscheidet in der phänotypischen Gestaltung erblicher Anlagen drei Faktorengruppen: zunächst das Hauptgen oder die Hauptgene, die die spezifische Wirkung bei einem Merkmal ausüben; dann Modifikationsgene, die die Intensität der phänotypischen Manifestierung (Penetranz [Durchschlag] und Expressivität [Ausdrucksgrad]) beeinflussen, und endlich Gene, die die Gewebsbereitschaft in bezug auf die Wirkung eines bestimmten Hauptgenes und die Struktur einzelner Bezirke des reagierenden Organs (Spezifität) beeinflussen und dadurch die Variationsrichtung und Variationsbreite eines Merkmals bestimmen. Unbestätigt sind jene Ergebnisse von *Jollos*, die sich auf „gerichtete“ Mutationen beziehen, d. h. auf künstlich entstandene Abänderungen, die infolge gleicher Reizwirkung Allele einer Allelenreihe hervorrufen, die in bestimmter Richtung sich auswirkt. Aus einer Zucht der rotäugigen *Drosophila*-Wildform entstand z. B. zunächst eine dunkeleosinäugige Form, aus dieser bei weiterer Einwirkung der Reizquelle eine helleosinäugige, die selbst wieder unter der gleichen Einwirkung zuletzt über eine Elfenbeinfarbe hinaus die rein weiße Farbe erreichte. *Jollos* weist darauf hin, daß Rückschläge von der helleren zur dunkleren Farbe nicht erfolgten — auch nicht als Folge von Kälteeinwirkung. Bei weiterer Zucht ohne Reizwirkung blieb die erreichte Ausbildungsstufe unverändert. Ein abschließendes Urteil über die Ergebnisse, die *Jollos* erzielte, ist noch nicht möglich. Und doch wäre für die gesamte Entwicklungsfrage die Lösung des aufgeworfenen Problems von größter Tragweite. So viel läßt sich bereits heute erkennen, daß es sich bei allen Mutationen, die natürlich entstehen oder künstlich hervorgerufen werden, immer nur um Veränderungen handelt, die die Höhe der Organisationsstufe nicht überschreiten. Das gilt auch von den Erscheinungen der multiplen oder vielfältigen Allelie, die darauf beruht, daß die einzelnen Chromosomen bestimmten Veränderungen im gleichen Genabschnitt unterworfen werden und in der veränderten Form die



verschiedensten Verbindungen eingehen. So kennt man z. B. bei *Drosophila melanogaster* von der Anlage für die dominante rote Augenfarbe des Wildtypus zehn multiple allele Gene, die alle Übergänge von rot bis weiß ergeben. Dabei zeigt sich das Gen für jeweils stärkeren Pigmentgehalt dominant gegenüber den anderen.

Ergänzend sei noch hingewiesen auf die umfassenden Untersuchungen „Zum Problem Alkohol und Nachkommenschaft“ (1930) über den erbändernden Einfluß des Alkohols, die von *Agnes Bluhm* an 32 000 Mäusen in einer Reihe von Jahren durchgeführt wurden. Durch fortgesetzte Alkoholisierung männlicher Tiere konnte sie in Nachkommen, die dem Einfluß des Alkohols entzogen blieben, Schädigungen hervorrufen, wie z. B. eine erhöhte Anfälligkeit gegenüber infektiösem Darmkatarrh. Zugleich ergibt sich aus der Abnahme der in den beiden ersten Generationen erhöhten Sterblichkeit, daß durch das alkoholisch geschädigte Sperma im Ei eine Abwehrreaktion ausgelöst wurde, die die Bildungsneigung von Abwehrstoffen im Eiplasma im Lauf der Generationen erhöht. Diese Dauermodifikation wird als spezifische angenommen, die sich nur auf Darmkatarrh bezieht.

Auf Grundlage der Ergebnisse experimenteller Mutationsforschung darf man zur Erklärung der Entwicklung der Arten voraussetzen, daß die lebendigen Gene, die die eigentliche Ursache der Entwicklung in sich tragen, unter dem Dauereinfluß veränderter Lebensbedingungen Veränderungen erleiden. In sehr vielen Fällen führen diese Änderungen zum Untergang, aber in anderen Fällen zur Veränderung der Formen, die über den Rahmen der individuellen Variabilität hinaus als neue, erblich bedingte zu bewerten sind. Die Wandlung dürfte indessen stets nur ein Anderssein bedeuten, nicht aber ein Höhersein. Diese Erkenntnis erleichtert das Verständnis für die tatsächliche Entfaltung der organischen Welt. Was durch die historische Methode an wirklichen Ergebnissen großen Stiles vorliegt, sei im folgenden zusammengefaßt. Es offenbart mit aller Deutlichkeit, welche ungeheure Arbeit noch zu leisten ist, um das Problem der Entwicklung, die als Tatsache nicht zu leugnen ist, ursächlich zu lösen.

\*

\*

\*



Um die Stammesgeschichte beurteilen zu können, muß ein kurzes methodisches Wort vorausgeschickt werden. Das große Archiv der geologischen Schichten ist sehr lückenhaft; seine Schriftstücke sind arg verstümmelt und durchaus nicht immer eindeutig, weder zeitlich noch systematisch. Nahezu drei Viertel der Erdoberfläche sind mit Meer bedeckt, ein Teil mit ewigem Eis. Vom Übrigen blieb nur ein Bruchteil von Woge und Wetter verschont, und von diesem Bruchteil sind wiederum nur Ausschnitte der Forschung zugänglich und wenigstens teilweise untersucht. Dazu kommt, daß im allgemeinen nur die Hartteile von Organismen erhalten blieben, und auch diese mußten, zumal in den stark metamorphen ältesten Gesteinen, zugrunde gehen. Im besonderen war die Erhaltung der Landbewohner großen Zufälligkeiten unterworfen. So finden wir z. B. Reste kleiner Vierfüßer, wie Frösche, Salamander, zuerst und sehr reich im obersten Karbon; in der mesozoischen Zeit fehlt fast jede Spur (ausgenommen ein Froschexemplar aus dem Jura Spaniens); im Tertiär erscheinen wieder zahlreiche Vertreter. Ferner waren die Organismen der vergangenen Tage bis in die graueste Vorzeit zurück nach geographischen Provinzen verschieden und haben nicht selten, durch Klimawechsel und Meeres- wie Festlandsverschiebungen veranlaßt, ihre Verbreitungsgebiete verändert. Beispiele bieten die Eiszeiten, deren mehrere im Diluvium nachgewiesen sind. Auch im Perm gab es für Indien, Südafrika und Australien eine weit ausgedehnte Eiszeit. Die älteste wurde an der Grenze von Silur und Kambrium entdeckt. Die Wirkungen solcher Eiszeiten waren bedeutend. Nordische Meermuscheln zogen ins Mittelmeer. Heute wohnen sie wieder an den Küsten Grönlands. Arktische Pflanzen wanderten zum Süden, und Hochgebirgspflanzen stiegen ins Tal hinab. Tiere der russischen Steppe drangen bis zu den Pyrenäen, während Mammut und Rhinoceros sich an Sibirien gewöhnten. Endlich haben die geologischen Schichten die mannigfaltigsten Verstauchungen und Verschiebungen erfahren und sind nicht selten von den wallenden Kräften der Tiefe emporgepreßt, neu gefaltet und umgewendet worden. Alle diese Erscheinungen sind ebenso viele variable Größen, von denen jede in ihrer Weise das Chaos vermehrt und dem Forscher die Arbeit des Ordnen und Restaurierens erschwert.

Trotz so vieler Schwierigkeiten darf man nie die geschichtlichen Zeugen



der Natur aus den Augen verlieren, um ursprüngliche Formen-gebilde zu rekonstruieren oder mit späteren Formen zu verketten. So hat sich die Annahme, die auch im sogenannten biogenetischen Grundgesetz zum Ausdruck kommt, daß das phänotypisch Einfachste immer das genetisch Ältere sein muß, nicht bewährt. Ebenso kann man aus der phänotypischen Übereinstimmung von Merkmalen nicht mit Sicherheit die gemeinsame Abstammung ableiten. Wie ich bereits oben erwähnte, ist stets entscheidend, etwaige hypothetische Ahnen von Organismen durch wirkliche zu ersetzen.

Um nunmehr Wesentliches aus den Urkunden selbst mitzuteilen, sei einleitend erwähnt, daß der Boden des Archivs aus Gneisen und kristallinischem Schiefer besteht, einer starren traditionslosen Masse, die dem Paläontologen nur die trostlose Aussicht bietet, daß seine Wissenschaft vielleicht für immer und an entscheidender Stelle unvollendet bleiben muß. Denn unmittelbar über jenen Fundamenten hat die Natur die vielgestaltige, hochentwickelte kambrische Fauna eingebettet, ohne über ihre Vorgeschichte, ihre Herkunft, ihr Alter auch nur eine schattenhafte Andeutung zu verraten. Etwa 700 Arten sind aus jener ältesten Zeit bekannt geworden. Sie gehören fast ausnahmslos der Meeresfauna an und verteilen sich auf sämtliche Hauptgruppen der wirbellosen Tiere. Die Hälfte sind Gliederfüßer. Es sind die bekannten Trilobiten, die etwa die mittlere Höhe tierischer Organisation darstellen. Die Cölenteraten oder Pflanzentiere sind als Medusen vertreten, die Armfüßer durch hornschalige Linguliden und kalkschalige Ortheisformen, die Bauchfüßer durch Flügelschnecken und die Kopffüßer durch die steifen Orthoceren. Ferner finden wir Schwämme und Spuren von Wurmarten. Auch von Skorpionen und Insekten wurden kümmerliche Reste entdeckt. Es kann auch keinem Zweifel unterliegen, daß der Fischtypus vertreten war, da im Silur zahlreiche Repräsentanten, wie Haie, Rochen, Chimären, Lungenfische, Ganoiden und Panzerfische, von Anfang an getrennt nebeneinander gefunden wurden. Wo sind die Vorfahren dieser hoch spezialisierten Wesen? Vielleicht hat die Natur im Übermut ihrer Jugendkraft die ältesten fossilienführenden Sedimente zerschlagen und zermalmt, vielleicht auch in die Tiefen der Ozeane gestürzt. Müßige Spekulationen! Das einzige, was wir behaupten



dürfen, ist, daß wir über die Urfauna und über die zahllosen Organismenreihen, die ihr bis zum Kambrium gefolgt, nichts wissen, weil uns jegliche Zeugnisse fehlen. Sicher läßt sich für das selbstherrliche Erwachen des Lebens und für die aufsteigende Entwicklung aus einfachsten Protoplasamassen bis hinauf zu den kambrischen Typen auch nicht die Spur eines paläontologischen Beweises erbringen. Die kambrischen Typen selbst aber waren durchaus spezialisierte Formen, reale Geschöpfe ihrer Zeit, keine generalisierten Typen oder Schemata zoologischer Systeme.

Auch der Ursprung der Pflanzenwelt ist für den Paläontologen in undurchdringliches Dunkel gehüllt. Allerdings deuten riesige Schichten von Graphit und Anthrazit wie auch das Vorhandensein der kambrischen Tierwelt auf eine reiche und frühe Entfaltung pflanzlichen Lebens hin. Sicher verbürgte Urkunden von Bedeutung stammen indessen erst aus nachsilurischer Zeit. Es sind die Bewohner der ältesten Torfmoore, mächtige Farne und Schachtelhalme bis zu 16 m Höhe, bärlappartige Gewächse wie die Schuppenbäume, hoch aufstrebende Sigelstämme, um und um mit Blattnarben bedeckt, und als Vertreter der Gymnospermen schlanke, tannenartige Cordaiten. Man ist erstaunt über die Formenfülle jener längst entschwundenen Pflanzenwelt, doch späht man umsonst nach den urkundlichen Vorfahren.

Andere Pflanzenfossilien, die man früher ins Silur verlegte, gehören nach späteren Untersuchungen ins Devon, dessen Artenreichtum außerordentlich groß war. Es ist gewiß sehr bemerkenswert und eine Tatsache, die auf die Umbildung der Arten klar hinweist, daß die Pflanzen jener ältesten Zeit von ihren späteren Vertretern in mannigfacher Weise abweichen. Aber, wie *Kerner von Marilaun* betont, sind die „Stammeseigentümlichkeiten“ niemals verwischt worden, und auch die Organisationshöhe ist zum mindesten die gleiche geblieben. Speziell die heutigen Zwerggestalten der Schachtelhalme und Bärlappe sind erbärmliche Reste ihrer mächtigen Vorfahren und die Cordaiten, wenn auch verschieden von unseren heutigen Tannen, ebenso hoch organisiert wie diese. Dazu kommt die Tatsache, daß sich bereits unter den Farnen des Devons Samenpflanzen finden, die im Karbon einen erheblichen Teil der Farnflora zusammensetzen. Über den Ursprung der paläozoischen Pflanzen-



welt ist jedoch nichts bekannt, weshalb man über die Beschaffenheit ihrer Urformen naturwissenschaftlich nichts aussagen kann. Dies gilt um so mehr, als die ältesten Vertreter der verschiedenen Stämme durchaus keine Neigung bekunden, sich einander zu nähern und der Urform einer sporentragenden Landpflanze zuzustreben.

Doch wie sind die zweifellos höheren Organisationsstufen der späteren Perioden entstanden? Wo liegen die Wurzeln der Wirbeltierklassen und die Anfänge der Angiospermen? Das sind Fragen von fundamentaler Bedeutung für das Problem der Entwicklung. Leider hält die Natur auch hier die wichtigsten Dokumente in ihren steinernen Truhen verborgen, durchaus nicht gewillt, dem neugierigen Menschengestirn ihre kostbaren Geheimnisse zu verraten.

Um mit den bedecktsamigen Blütenpflanzen zu beginnen, so stehen wir vor der nackten Tatsache, daß sie ganz unvermittelt zuerst in der Kreide erscheinen, und zwar in Formen, deren Organisationshöhe ihren heutigen Vertretern entspricht. Woher die ersten Dikotylen der Kreideperiode stammen, läßt sich nicht ergründen. Auch läßt sich die Umbildung der Arten in keinem Fall konkret und lückenlos nachweisen. Nur so viel scheint sicher, daß sich die Umbildung auf etwa gleicher Organisationshöhe vollzogen hat. Überdies ist zu beachten, daß wir keinerlei Übergangsformen kennen, die auch nur hypothetisch die Ableitung der Angiospermen von den niederen Pflanzen rechtfertigen könnten. Will man sich überhaupt eine Ansicht über das Fehlen der Angiospermen in paläozoischen Zeiten bilden, so mag man sich an die Tatsache erinnern, daß nur solche Pflanzenreste überliefert worden sind, die noch heute zu den Bewohnern der Torfmoore zählen. Warum sollten überdies den Torfmooren von damals nicht auch Lagerpflanzen und Blütenpflanzen vorausgegangen sein, da wir doch bei der Entwicklung der Moore von heute die gleiche Beobachtung machen? In ähnlicher Weise folgert man ja, daß die höheren Blütenpflanzen im Jura existiert haben müssen, da die heutigen Repräsentanten vieler im Jura vertretenen Insekten fast ausschließlich den höheren Blütenpflanzen nachgehen.

Ist das Entstehen der Angiospermen ein vorläufig unlösbares Problem, so gilt dies in gleichem Grade von dem Ursprung der Wirbeltierklassen.



Um jedoch die nachkambrische Geschichte der Wirbellosen nicht gänzlich zu übergehen, sei wenigstens auf die bedeutungsvolle Tatsache hingewiesen, daß diese Fauna allerdings in zahlreichen, stets wechselnden Gestalten aufgetreten ist, ohne jedoch ihre Organisationshöhe nachweisbar zu verschieben. Von den 1400 Trilobitenarten des Silurs reicht nur eine einzige Gattung bis ins Kambrium zurück, und ehe die Kohlenperiode vorüber, sind diese seltsamen Tiere gänzlich verschwunden. Auch die berühmten Kopffüßergattungen Nautilus und Orthoceras, die im Silur etwa 3000 Arten umfassen, haben die mannigfachsten Gestaltveränderungen erfahren, bis auch sie fast gänzlich erlöschen. Das gleiche gilt von den zwei Meter großen Krestieren des Silurs, von den formenreichen Ammoneen des Devons und von den Tausenden von Arten der Belemniten und Ammoniten der mesozoischen Zeit. Aber es handelt sich bei diesen Formveränderungen wohl nie um das Aufsteigen zu höheren Organisationsstufen, sondern immer nur um die Modellierung begrenzter systematischer Abteilungen. Bei den schalentragenden Gruppen ist diese Modellierung besonders aus der wechselnden Größe, Gestaltung und Verzierung der Schalen ersichtlich und bietet uns eine willkommene Grundlage für die Aufstellung verwandter Formenreihen, wie z. B. innerhalb der Bauchfüßergattung Paludina aus den tertiären Schichten Slawoniens. Da aber solche Strukturen wesentlich vom Kalkgehalt des Mediums und der wechselnden Art und Intensität der Bewegung abhängig sind, wird man auch eine Steigerung in der Ornamentierung der Schale kaum als wirklichen Organisationsfortschritt bezeichnen, sondern höchstens als eine zeitweise Entfaltung tatsächlicher Anlagen infolge veränderter Lebensbedingungen.

Weit wichtiger für unsere Frage ist indessen die Ausgestaltung der Wirbeltiergruppe, deren erste sichtbare Vertreter in den Fischresten untersilurischer Schichten nachgewiesen sind. Weit entfernt von ihnen erscheinen im Karbon die ersten Reste amphibienartiger Vierfüßer, die als Schuppenlurche oder Stegocephalen ganz unvermittelt in zahlreichen Arten auftauchen. Zu ihnen gesellen sich in der Permperiode die ersten Reptilien, die gleich ihren Vorläufern plötzlich erscheinen und heute nur noch als Krokodile, Schildkröten, Echsen und Schlangen überleben. Neben den gepanzerten Amphibien der Trias, die bereits am Schluß dieser Periode wieder verschwinden, sind die Reptilien



charakteristische Repräsentanten der mesozoischen Fossilienwelt. In der Trias und vor allem im Jura finden wir die gewaltigen Meerungetüme der Ichthyosaurier, Plesiosaurier und Mosasaurier. Auf dem Lande hausten die Dinosaurier, wie z. B. die plumpen Iguanodonten, die eine Höhe bis zu 12 m erreichten, und der Atlantosaurus von 36 m Länge. In der Luft flatterten die Pterosaurier. Das unvermittelte Entstehen dieser Ungeheuer und ihr ebenso unvermitteltes Verschwinden gehören zu den ungelösten Problemen der Paläontologie.

Unter den mesozoischen Fischen erblicken wir alte Formen, wie Ganoiden, in großen Scharen, auch andere Gruppen, wie die Lungenfischgattung *Ceratodus*, die noch heute in den Flüssen von Queensland lebt. Daneben erscheinen im Jura wiederum unvermittelt reiche Reste von Knochenfischen, die bis zum Ende der mesozoischen Zeit ihre ganoiden Vorgänger verdrängen, ohne daß man verbindende Übergangsglieder anzugeben wüßte. Allerdings sollen die Knochenfische ein höheres Organisationsstadium des Fischtypus darstellen. Aber tatsächlich haben sie kaum etwas anderes vor den Knorpelfischen voraus als weniger harte Schuppen und härtere Skelettknochen. Das ist indessen gleichsam nur eine Organisationsverschiebung, indem das Verschwinden der starren Körperbedeckung mit der Verknöcherung des Innenskelettes gleichen Schritt hält. Jedenfalls ist der Ursprung der Knochenfische ebenso ein ungelöstes Problem wie das der Ganoiden des Silurs.

Von besonderem Interesse ist das Auftreten der Vögel und Säuger. Der erste bekannte Vogel stammt aus dem jüngeren Jura. Es ist der berühmte Urgreifvogel *Archaeopteryx*, der im Solnhofener Schiefer gefunden wurde. Trotz einiger Merkmale, die stark an Reptilien erinnern, wie die zwanzig gleichartigen Schwanzwirbel, die Krallen und getrennten Mittelhandknochen der Hand und die gezähnten Kiefer, deuten vor allem das Federkleid, der Besitz von Schwungfedern und Schnabel auf den echten Vogel hin, weit getrennt von den Reptilien und nicht überleitend zu späteren Vögeln, auch nicht zu *Ichthyornis* und *Hesperornis* aus der oberen Kreide. Nach dem Paläontologen *Steinmann* stellen diese drei Typen gesonderte Stammreihen dar. Leider besteht jede Reihe nur aus einer einzigen Vogelart. *Haeckel* stellte als Stammgruppe der Vögel die *Tacornithes* auf, mußte aber hinzufügen, daß uns fossile Reste noch nicht bekannt sind. Andere Forscher denken zwar an



eine Stammesverwandtschaft von Vögeln und Reptilien, glauben aber nicht an eine Abstammung der Vögel von den Reptilien. Sicher deuten jene versprengten Vogelexemplare von Solnhofen darauf hin, daß die Vogelwelt schon lange vorher bestanden haben muß; aber niemand kann sagen, wo ihre Geburtsstätte liegt.

Auch über die Urgeschichte der Säuger gibt uns die Paläontologie keinerlei Aufschluß. *Steinmann* erklärt: „Das Wenige, das wir bis heute von mesozoischen Säugern kennengelernt haben, läßt sich nach allgemeiner Auffassung nur mit Beuteltieren, Monotremen, vielleicht auch noch mit Insektivoren in Beziehung setzen, über die Vorgeschichte der Hauptmasse der plazentalen Säuger sagt es uns nichts.“ Und doch finden wir bereits im Alttertiär zahlreiche Arten von Huftieren, Dinoceraten, Raubtieren, Nagern, Halbaffen, während das Jungtertiär die modernen Geschlechter der Hyäne, Katze, Hund, Bär, Rhinoceros usw. aufweist. Eine ungeheure Zahl von Zwischengliedern wäre jedenfalls erforderlich, um die Lücken bis zu den Reptilien hinunter auszufüllen, gleichgültig, ob man die Entwicklung einreihig oder mehrreihig verlaufen läßt. Es sind aber kaum einwandfreie Bindeglieder vorhanden, und von den Ahnen der Stammreihen ist nichts überliefert.

Die Schwierigkeiten wachsen, je mehr man sich bemüht, konkrete Entwicklungsreihen oder auch nur vereinzelte Verbindungsglieder zu erspähen. Um nur ein einziges Beispiel anzuführen: Woher stammt das berühmte Geschlecht der Wale? Eine etwaige Ableitung von zwerghaften Landsäugetieren des Tertiärs wird wohl niemand auch nur als wahrscheinliche Hypothese bezeichnen. *Steinmann* glaubt z. B., die Bartenwale des Eocäns auf die mesozoischen Thalattosaurier zurückführen zu dürfen, und es ist nicht zu leugnen, daß sich einige glückliche Vergleichspunkte anführen lassen. So stimmen die Körpergröße und der Bau der Gliedmaßen recht gut überein. Die eigentümliche Bartenreuse der Bartenwale läßt sich ebenfalls wenigstens irgendwie auf den Gebißbau der Thalattosaurier zurückführen; denn die letzteren waren imstande, ihre Oberkiefer in die Unterkiefer einzusenken, so daß die Gaumenzähne mit den Kieferzähnen als Reusen wirken konnten. Daher erklären sich auch die rückgebildeten Zähne jener Wale. Im übrigen bestehen indessen bedeutende Unterschiede, besonders in der Kopfgestaltung, und es fehlt an jeglichem Anhaltspunkt, um den Übergang



zwischen den eigentlichen Reptiliencharakteren und denen des Säugetier-typus auch nur irgendwie verständlich zu machen.

So schließt sich Frage an Frage, Problem an Problem. Aber nirgendwo kommen wir über die zaghaften Anfänge bescheidener Hypothesen hinaus, und wo wir der Quellen am notwendigsten bedürfen, versagen sie gänzlich.

Gleichwohl nehmen wir an, daß die Organismenwelt der geologischen Zeitalter durch Abstammung miteinander verknüpft ist, etwa so, daß die erblich reich ausgestatteten Typen des Schöpfungsmorgens, die mit der ganzen Fülle lebendiger Anlagen ausgerüstet waren, in ebenso vielen Parallelreihen bis zur Gegenwart herabreichen, indem sie, durch Mutation mannigfach verändert, je nach der Gunst oder Ungunst wechselnder Lebensbedingungen und unter dem Einfluß mannigfacher Kreuzungen ihre Organisationsanlagen verschieden entfalteteten und durch Spaltung und Auslese auf größere oder kleinere Organismengruppen verteilten.

Zu dieser Annahme drängt eine Reihe von Tatsachen, deren Beweiskraft einleuchtend ist.

Erstens ist nicht zu verkennen, daß innerhalb gewisser stark markierter Stammeseigenschaften die Organisationsformen auf gleicher Stufe in allen Archiven der Paläontologie mannigfache Veränderungen aufweisen, die den genetischen Zusammenhang noch deutlich erkennen lassen. Außer den Beispielen, die bereits angeführt wurden, sei erinnert an die Stammreihe des Pferdes, die trotz unerklärter Verschiedenheiten in vielen Organen jedenfalls in den Rudimenten der Zehen von Vorderfuß und Hinterfuß, in der zunehmenden Verschmelzung von Radius und Ulna, Tibia und Fibula und in der Metamorphose der Zähne eine Stammesentwicklung nahelegt.

In gleichem Sinn ist die zweite Tatsachengruppe zu deuten, daß innerhalb ungestörter geologischer Schichten die neuen Formen in dem Umfang auftreten, wie die alten erlöschen. In solchen Fällen Katastrophen und Neuschöpfungen anzunehmen, ist wissenschaftlich untragbar.

Die dritte Gruppe von Tatsachen hat einst völlig überzeugend auf *Charles Darwin* gewirkt. Sie ist das Ergebnis eines biogeographischen



Vergleichs. Es sei erinnert an die Flora und Fauna der Inseln. Vulkanisch entstandene Inseln haben ihren eigenen Formenbestand an Organismen, zumal wenn sie fern vom Festland in weit zurückliegender geologischer Zeit emportauchten. St. Helena hat keine Landsäugetiere. Wie hätten sie diese einsame Insel erreichen können! Reptilien und Seevögel unbekannter Herkunft sind vorhanden. Auffallend sind auf solchen Inseln die vielen Formen flugunfähiger Vögel. Rudimentärorgane deuten stets auf genetische Verluste hin. Vom Mutterland getrennte Inseln, wie Madagaskar, haben um so sicherer ihre eigene Flora und Fauna, je mehr Zeit seit der Trennung vergangen und je tiefer das trennende Meer ist. Die ureigene Beuteltierfauna Australiens ist ähnlich zu bewerten. Selbst auf dem Festland lassen Wasserscheiden, reißende Ströme, Wüsten, Gletscher, heiße und kalte Zonen oder entsprechende Strömungen im Meer ihren Einfluß auf Flora und Fauna erkennen. Gleiches gilt vom Einfluß veränderter Lebensart der Organismen, wie beim Übergang vom Gelegenheitsparasitismus zum vollständigen Schmarotzertum und in der Symbiose, z. B. an Ameisen und Termiten mit ihren Gästen, beobachtet worden ist.

Wer den genetischen Zusammenhang in der organischen Welt ergründen will, möge diese und ähnliche Tatsachen ins Auge fassen und gegeneinander abwägen und nicht allzukühn etwa gar weltanschaulich bewegt sein System aufbauen. Denn es ist und bleibt wahr, was der geistreiche Anatom *Hyrtl* in seinem Lehrbuch der Anatomie des Menschen zu bedenken gibt: Die Wahrheit vor der Zeit erfassen zu wollen, hat, solange die Welt besteht, nur zu Täuschungen geführt.



### III. VERERBUNG UND ENTWICKLUNG BEIM MENSCHEN

Dichter und Sänger haben in Übereinstimmung mit der fortschreitenden Naturwissenschaft von jeher die Gleichheit der Gesetzmäßigkeit gefeiert, die das Weltall beherrscht. Sollte es je der Kühnheit des Menschen gelingen, eine übervölkerte Erde zu verlassen, um neue Wohnungen auf andern Himmelskörpern aufzuschlagen, so könnten die Bücher über die Naturerkenntnis auch dort als Grundlage dienen, um weiter und tiefer in die Natur selbst einzudringen. Daher der Satz des englischen Geologen *Lyell* von den Naturgesetzen der Gegenwart, die die Naturgesetze der Vergangenheit gewesen sein müssen. Jedenfalls dürfte kein anderes Prinzip der Naturerklärung geltend gemacht werden, um die Zustände und Geschehnisse in der Erd- und Organismengestaltung der Vergangenheit zu erklären. Es ist somit eine Selbstverständlichkeit, daß die in den vorausgehenden Abschnitten gesammelten Gesetzmäßigkeiten von den biologischen Trägern der Vererbung und Entwicklung und einer allgemeinen Erb- und Entwicklungslehre volle Anwendung auf die Anthropologie oder die Wissenschaft vom Menschen finden. Nur ist ein Gesichtspunkt ganz neu zu berücksichtigen. Es ist die Tatsache der Ausrüstung des Menschen mit einer geistigen Seele, durch die der Mensch zum Menschen wird.

#### 1. Ergebnisse der Erbforschung

Der botanische und zoologische Erbforscher hat die Möglichkeit, durch Kreuzungsexperimente die Erbbedingtheit einer Eigenschaft — d. h. die Reaktionsmöglichkeit und Reaktionsweite der betreffenden Anlage auf die Reize der Umwelt — sowie den Erbgang eines Merkmals festzustellen, ein Vorgang, der um so leichter durchführbar ist, weil Objekte ausgewählt werden können, die große Fruchtbarkeit und rasche



Generationsfolge vereinen. Der menschliche Erbforscher muß andere Wege wählen. Es kommen vor allem zwei Methoden in Frage.

Die erste Methode kann man kurz als Familienforschung bezeichnen. Wird diese Methode bei der Erforschung der Kreuzungen entfernter Rassen angewandt, so bezeichnet man sie auch als Bastardforschung. Familienforschung und Bastardforschung beruhen auf dem gleichen Prinzip: Immer werden bestimmte Familien und Sippen aufgesucht und auf bestimmte Merkmale hin erbwissenschaftlich durchforscht. Die Ergebnisse dieser Untersuchung werden dann statistisch bearbeitet.

Würde man bei solchen Untersuchungen von einem einzelnen Individuum ausgehen und nur dessen Eltern, Großeltern und weitere direkte Vorfahren in den Kreis der Forschung hineinziehen, so käme man zur Aufstellung einer Ahnentafel. Betrachtet man umgekehrt sämtliche Nachkommen eines bestimmten Elternpaares einer früheren Generation, so erhält man den Stammbaum des betreffenden Vorfahrenpaares und seiner Nachkommen. Beide Arbeitsweisen genügen in der Erbforschung nicht. Zur erbwissenschaftlichen Klärung nicht nur der normalen, sondern besonders auch der krankhaften Merkmale sind die eigenen Geschwister sowie die Geschwister der Eltern und deren Kinder und andere Seitenlinien wie auch die Linien der angeheirateten Verwandten ebenso wichtig wie die direkten Vorfahren und Nachkommen des betreffenden Untersuchten. Ich erinnere nur an die rezessiv sich vererbenden Merkmale. Wir kommen damit zur Aufstellung von Sippentafeln oder Teilausschnitten dieser. Die männlichen Mitglieder werden auf solchen Tafeln durch einen Kreis mit schräg nach oben gerichtetem Pfeil ( $\delta$ ), die weiblichen durch einen Kreis mit nach unten gerichtetem Kreuz ( $\varphi$ ) bezeichnet, die einzelnen Generationen — Nachkommen- oder Vorfahrgeneration — meist durch römische Numerierung. Bei den Mitgliedern der Familie oder Sippe, die das betreffende Merkmal aufweisen, wird der Kreis schwarz ausgefüllt.

Die Ergebnisse einer erbwissenschaftlichen Familienforschung werden eine um so stärkere Beweiskraft haben, je größer die Zahl der Mitglieder ist, die von dem betreffenden Forscher untersucht worden sind. Wichtiger als die auf mündlicher Überlieferung beruhenden Angaben über



schon gestorbene Vorfahren sind Untersuchungen der noch lebenden verwandten Seitenlinien, wobei nicht nur die Träger der betreffenden Eigenschaft, sondern ebenso die Nichtmerkmalsträger für die Ergebnisse der Erbforschung von Bedeutung sind. Bei bestimmten Erbgängen läßt sich in einzelnen Fällen, z. B. bei monomer bedingtem dominanten Erbgang, schon durch die Ergebnisse in einer einzigen Familie oder Sippe Klarheit über die Erbeigentümlichkeit der betreffenden Eigenschaft gewinnen. In den meisten Fällen jedoch können die erbwissenschaftlichen Erkenntnisse nur durch ein zahlenmäßig großes Material — durch Zusammenfassung einer Reihe von Familien, in denen die betreffende Eigenschaft vorhanden ist, — gewonnen oder doch zum mindesten gesichert werden. Hierbei sind die Familien mit nur einem Merkmalsträger ebenso wichtig wie die Familien mit sogenannten gehäuften Fällen.

Bei der statistischen Bearbeitung eines so gesammelten Materials darf man aber nicht in den Fehler verfallen, die Merkmalsträger, z. B. bestimmte Kranke, zusammenzuzählen und ihre Zahl mit der der gesunden Familienmitglieder zu vergleichen. Man erhält dadurch stets eine zu hohe Zahl der Kranken im Vergleich zu den Gesunden. Haben z. B. von einer auf rezessiven Anlagen beruhenden Krankheit beide Eltern je eine Anlage für die Krankheit in ihrem Genbestand, so werden von ihren Kindern drei äußerlich gesund, eines krank sein. In vier Familien mit je einem Kind, in denen beide Eltern Anlageträger sind, wird also nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung nur in einer Familie das Kind erkranken; die übrigen drei Familien haben je ein gesundes Kind. In Zwei-Kinder-Familien verteilen sich die gesunden (G) und kranken (K) Kinder nach der Formel  $(3G + 1K)^2$ . Das heißt: Von 16 Familien mit je zwei Kindern, in denen beide Eltern Anlageträger sind, wird in neun Familien jedes Kind gesund sein, in drei Familien das erste Kind gesund, das zweite krank, in drei Familien das erste Kind krank, das zweite gesund, in einer Familie jedes Kind krank. Bei einer Zusammenfassung einer Reihe von Familien mit der betreffenden kranken Eigenschaft würden die neun Familien mit nur gesunden Kindern statistisch nicht berücksichtigt werden. Das Ergebnis würde sein, daß in den übrigbleibenden sieben Familien sich die Gesunden zu den Kranken wie 6 : 8 oder 3 : 4 verhalten, ein Ergebnis,



das nicht dem des rezessiven Erbganges (3:1) entspricht und dadurch zu unrichtigen Schlußfolgerungen führen könnte.

Zur Vermeidung derartiger Fehlerquellen hat *Weinberg* seine *Geschwister- und Probandenmethode* vorgeschlagen. In der *Geschwistermethode* werden nicht die rezessiven Kranken gezählt und zu den Gesunden in ein Verhältnis gesetzt, sondern man zählt nur die *Geschwister dieser Kranken*, und zwar einmal die kranken Geschwister, zum andern die gesunden Geschwister. In unserem Beispiel hat in der Familie mit zwei kranken Kindern jedes dieser Kinder ein krankes Geschwister; es sind also zwei kranke Geschwister vorhanden. In den übrigen sechs Familien hat jedes der kranken Kinder ein gesundes, jedoch kein krankes Geschwister. In der Gesamtheit dieser Familien verhält sich also die Zahl der gesunden Geschwister zu der Zahl der kranken Geschwister wie 6:2 oder 3:1, was dem Zahlenverhältnis bei rezessiven Eigenschaften entspricht. Bei der *Geschwistermethode* zählt man ein Individuum also nur dann, wenn es das Geschwister eines Merkmalsträgers ist, und man zählt es so oft, wie es das Geschwister eines Merkmalsträgers ist.

Die *Geschwistermethode* ist allerdings nur dann anwendbar, wenn sämtliche Merkmalsträger eines zu untersuchenden Bezirkes und deren Geschwister restlos erfaßt werden. Kommen dagegen nur einzelne Mitglieder der Familie zur direkten Untersuchung — sogenannte *Probanden* —, von denen aus man über weitere Merkmalsträger und gesunde Geschwister unterrichtet wird, so vergleicht man nicht sämtliche kranke Geschwister mit den gesunden Geschwistern, sondern es werden die kranken Geschwister des Probanden in Beziehung gesetzt zu den gesunden Geschwistern des Probanden. Die *Probandenmethode* beruht auf *Individualauslesen*, die *Geschwistermethode* auf *Familienauslesen*.

Will man in einer zu untersuchenden Bevölkerung oder in einer Rasse feststellen, welcher Art die für die Durchschnittsbevölkerung charakteristischen Eigenschaften sind, z. B. die durchschnittliche Körpergröße einer bestimmten Bevölkerung, so errechnet man aus der Summe der einzelnen Individualergebnisse den *Mittelwert M* für die betreffende Eigenschaft. Je geringer die Anzahl der untersuchten Individuen ist, desto unsicherer ist der errechnete Mittelwert. Aber auch bei einer relativ



großen Individuenzahl ist eine gewisse Schwankungsbreite des Mittelwertes vorhanden. Diese bei jedem Mittelwert in Rechnung zu stellende Schwankungsbreite wird durch den mittleren Fehler des Mittelwertes,  $m$ , ausgedrückt. Die Berechnung erfolgt derart, daß man aus der Summe der Abweichungen jedes einzelnen Individuums vom Mittelwert die durchschnittliche Abweichung,  $e$ , feststellt. Die Formel für den mittleren Fehler des Mittelwertes ist dann:  $m = \frac{e}{\sqrt{n}}$ , wobei  $n$  die Anzahl der untersuchten Individuen bezeichnet. Es ist einleuchtend, daß der mittlere Fehler um so geringer wird, je größer  $n$  ist. Die Schwankungsbreite um den Mittelwert wird durch  $M \pm m$  ausgedrückt. Will man feststellen, ob zwischen zwei errechneten Mittelwerten ein realer Unterschied besteht, so wird der dreifache mittlere Fehler eingesetzt. Überschneiden sich unter Berücksichtigung des dreifachen mittleren Fehlers die beiden Mittelwerte nicht, so besteht ein realer Unterschied.

Bei alternativer Vererbung, d. h. in den Fällen, wo ein Merkmal entweder vorhanden oder nicht vorhanden ist, berechnet man nicht den Mittelwert, sondern stellt die prozentuale Anzahl der Merkmalsträger, bzw. der Nichtmerkmalsträger fest. Auch hier erhöht sich die Sicherheit der errechneten Prozentzahlen mit der Anzahl der Individuen. Je kleiner daher der für Prozentzahlen errechnete mittlere Fehler ist, desto sicherer ist das Ergebnis. Der mittlere Fehler  $m$  von Prozentzahlen wird nach der Formel  $\sqrt{\frac{p(100-p)}{n}}$  ‰ errechnet. Hierbei bezeichnet  $p$  den prozentualen Anteil der einen Individuenklasse,  $100-p$  den prozentualen Anteil der anderen Individuenklasse,  $n$  die absolute Anzahl aller Individuen.

Es ist hier nicht der Ort, um auf weitere Methoden der Variationsstatistik, wie dieses ganze Gebiet bezeichnet wird, einzugehen. Ich muß auf die einschlägige Literatur verweisen. Nur auf eine Methode sei noch kurz hingewiesen, die Korrelationsrechnung. Ihre Anwendung besteht darin, festzustellen, ob bestimmte Merkmale häufiger zusammen bei einem Individuum auftreten als nur einzeln. Treten die Merkmale stets zusammen auf, so ist eine völlig positive Korrelation (+1) vorhanden; treten sie nie zusammen auf, schließen sie also einander



aus, so ist die Korrelation völlig negativ ( $-1$ ). Treten sie nicht häufiger und auch nicht seltener zusammen auf als einzeln, so beträgt die Korrelation 0. Die Korrelation wird ausgedrückt durch den sogenannten Korrelationskoeffizienten, der sich zwischen  $+1$  und  $-1$  bewegt. Auch für den Korrelationskoeffizienten wird der mittlere Fehler berechnet.

In anderen Fällen ist der Korrelationskoeffizient nicht eine Angabe für das Zusammenauftreten zweier verschiedener Merkmale in einem Individuum, sondern er wird als Maß der Ähnlichkeit zweier verschiedener Individuen in bezug auf ein Merkmal angesehen. So haben z. B. besonders amerikanische Forscher die Korrelation der Intelligenzleistungen, die durch den Intelligenzquotienten ausgedrückt werden, zwischen Eltern und Kindern, zwischen gleichgeschlechtigen und zwischen verschiedengeschlechtigen Geschwistern, zwischen gleichaltrigen Geschwistern, also Zwillingen, usw. berechnet.

\* \* \*

Neben das große Gebiet der statistisch ausgewerteten Familienforschung mit Einschluß der Bastardforschung tritt in der menschlichen Erbwissenschaft, und nur in ihr, das zweite Hauptgebiet, die Zwillingsforschung. Die Ergebnisse der Familienforschung vermögen uns wohl einen Einblick zu gewähren in die Art des Erbganges eines Merkmales, z. B. ob dominant, rezessiv oder geschlechtsgebunden rezessiv; sie geben uns auch in einfach gelagerten Fällen die Möglichkeit, festzustellen, ob überhaupt das betreffende Merkmal auf Erbanlagen beruht. Wenn wir aber die für das praktische Handeln so wichtige Frage stellen, welchen Einfluß die Umwelt bei der Manifestation der Erbanlagen spielt, die in jedem Fall Reaktionsmöglichkeiten auf Umweltreize sind, wenn wir weiter versuchen, den Anteil der Umwelt gegenüber dem Anteil der Erbanlagen bei der Manifestation der Reaktionsmöglichkeiten gegeneinander abzugrenzen und das Spezifische und die Weite der Reaktionsmöglichkeiten zu erfassen, dann müssen wir die Methode der Zwillingsforschung anwenden.

Die Zwillingsforschung geht in ihren Anfängen auf *Francis Galton* zurück. Seine erste, 1875 erschienene Arbeit über diesen Gegen-



stand trägt den Titel: „The history of twins as a criterion of the relative power of nature and nurture — Die Lebensgeschichte von Zwillingen zur Unterscheidung des verhältnismäßigen Einflusses von Erbe und Umwelt.“ An der Lebensgeschichte von 94 Zwillingspaaren suchte *Galton* den Einfluß von „nature“, d. h. der von den Vorfahren ererbten Reaktionsart der Anlagen, gegenüber dem Einfluß von „nurture“, d. h. der Gesamtheit der Lebensbedingungen, festzustellen. Schon *Galton* unterschied die Zwillinge nach dem Grad ihrer Ähnlichkeit in „like and unlike twins“, identische und nichtidentische Zwillinge, was den eineiigen und zweieiigen Zwillingen entspräche. Besonders interessierte ihn die Frage, in welcher Richtung eineiige Zwillinge unter verschiedenen Lebensbedingungen sich entwickeln, wie weit zweieiige Zwillinge unter gleichen Lebensbedingungen ihre Eigenart bewahren.

*Galtons* Methode wurde sowohl in Amerika als auch besonders in Deutschland von Forschern wie *Poll*, *Siemens*, *Weitz* aufgegriffen und weiter fortgeführt. Ihren jetzigen Ausbau verdankt sie vor allem den Forschungen von *Otmar v. Verschuer* und *Hans Luxenburger*. Auch die moderne Zwillingforschung beruht auf der Unterscheidung eineiiger und zweieiiger Zwillinge. Eineiige Zwillinge entstehen durch Spaltung des befruchteten Eies (Polyembryonie) in einem frühembryonalen Zeitpunkt, wenn die prospektive Potenz noch jede Entwicklungsmöglichkeit offenläßt. Da aus einem Ei entstanden, müssen diese Zwillinge erbgleich und daher auch stets gleichgeschlechtlich sein (EZ). Nach *v. Verschuer* und *Curtius* beruht diese Spaltungstendenz auf erblichen Anlagen, die sowohl im weiblichen wie auch im männlichen Geschlecht liegen und durch beide Geschlechter weitergegeben werden. Zweieiige Zwillinge entstehen infolge Befruchtung zweier gleichzeitig reifender und sich ablösender Eier (Polyovulation) durch zwei verschiedene Samenzellen. Zweieiige Zwillinge (ZZ) sind daher erbverschieden; sie können gleichgeschlechtlich wie auch als sogenannte Pärchen (PZ) verschiedengeschlechtlich sein.

Die Zahl der Zwillingsgeburten ist verschieden in den verschiedenen Ländern. In Deutschland kommt auf ungefähr 80 Geburten eine Zwillingsgeburt. Von den Zwillingsgeburten sind ungefähr 25% eineiige Zwillinge, so daß man auf ungefähr 300 Geburten eine eineiige Zwillingsgeburt rechnet. Infolge einer höheren Sterblichkeit der Zwillinge, be-



sonders im Säuglings- und Kleinkindesalter, verringert sich der prozentuale Anteil der Zwillinge innerhalb der Gesamtbevölkerung. Im Alter von 20 Jahren ist nicht mehr jeder 40. Mensch, sondern nur noch jeder 60. Mensch ein Zwilling.

Bis vor wenigen Jahren wurde fast allgemein die Ansicht vertreten, daß die Eihautbefunde Aufschluß über die Eiigkeit der Zwillinge geben. Zwillinge in einem gemeinsamen Chorion (monochorisch) sollten danach den *EZ* entsprechen, Zwillinge in zwei getrennten Chorien (dichorisch) den *ZZ*. Eingehende Untersuchungen sowie auch stereo-röntgenologische Aufnahmen der Eihäute von einwandfrei erbgleichen, also eineiigen Zwillingen ergaben jedoch bei einer auslesefreien Reihe (Berlin) die Tatsache, daß unter 37 *EZ* sich 14 dichorische Zwillingspaare befanden. Es ist demnach zweifellos, wie auch v. *Verschuer* es ausdrückt, daß erbgleiche eineiige Zwillinge in getrennten Eihäuten geboren werden können. Auf Grund der Eihautbefunde kann man daher nicht mehr die Diagnose eineiig oder zweieiig stellen.

Zur sicheren Unterscheidung der beiden Zwillinggruppen wurde zuerst von *Siemens* 1924 die Ähnlichkeitsdiagnose angegeben, die in den letzten Jahren besonders durch v. *Verschuer*<sup>1</sup> weiter ausgebaut worden ist. Die Zwillinge werden in einer Anzahl von Eigenschaften, die schon vorher durch Erfahrung oder Forschung als in hohem Maße umweltstabil festgestellt worden sind — mit anderen Worten, bei denen die Reaktionsmöglichkeit der Erbanlagen trotz verschiedener Umwelteinflüsse stets zu gleicher Manifestation der Anlagen führt —, untersucht und die Ergebnisse von je zwei Paarlingen verglichen. Zu diesen umweltstabilen Eigenschaften, die bei der Ähnlichkeitsprüfung Verwendung finden, gehören vor allem die Blutgruppen und Blutfaktoren, Augenfarbe, Haarfarbe, Hautfarbe, Haarform, Form der Augenbrauen, Nasenform, Lippenform, Zungenfalten, Form des Ohres, Hautgefäße, Form und Stellung der Zähne, Sommersprossen und Fingerleisten. Die früher viel verwandten Maße des Körpers und der Gliedmaßen sowie Schädel- und Kopfmaße werden jetzt weniger zur Ähnlichkeitsprüfung herangezogen, da sie, besonders im frühkindlichen Lebensalter, auch bei

<sup>1</sup> Die vererbungsbiologische Zwillingforschung, ihre biologischen Grundlagen. Ergebnisse der inneren Medizin und Kinderheilkunde, 31, 35 bis 120, 1927.



Erbgleichheit durch Umwelteinflüsse stark veränderlich sind. Es muß hervorgehoben werden, daß es nicht genügt, die Zwillinge auf einige wenige Merkmale hin zu untersuchen und danach die Diagnose der Erbgleichheit, bzw. Erbungleichheit zu stellen. Denn in einer Anzahl von Merkmalen werden auch erbverschiedene Zwillingspaarlinge übereinstimmen, da sie ja von gemeinsamen Eltern abstammen. Je vielfältiger gemischt das betreffende Merkmal innerhalb der Gesamtbevölkerung auftritt und je komplizierter der Erbgang ist, desto geringer ist die Wahrscheinlichkeit, daß die betreffende Eigenschaft in zweieiigen Zwillingspartnern übereinstimmt. Diskordanz ist in solchen Fällen häufiger als Konkordanz. Die Ähnlichkeitsprüfung ermöglicht es bei den meisten Zwillingen, eine einwandfreie Unterscheidung zwischen *EZ* und *ZZ* zu treffen.

Bei der Prüfung von Eigenschaften, deren Erbbedingtheit noch nicht erwiesen ist, bei denen also der Anteil, den die Umwelt an der Manifestation der Erbanlagen hat, noch festzustellen ist, geht man von der Überlegung aus, daß die Umwelteinflüsse bei den beiden Zwillinggruppen, den *EZ* und *ZZ*, grundsätzlich die gleichen sind. Stimmen nun *EZ*-Paarlinge in einer bestimmten Eigenschaft stark überein, während *ZZ*-Paarlinge große Unterschiede aufweisen, so zieht man den Schluß, daß diese Unterschiede auf verschiedene Erbanlagen der *ZZ* zurückzuführen sind. Würden die Umwelteinflüsse die Ursache der Diskordanz der *ZZ*-Paarlinge sein, so müßten auch die *EZ*-Partner eine gleiche oder ähnliche Diskordanz aufweisen, da die Umwelt für *ZZ* und *EZ* als grundsätzlich gleich angenommen werden muß. Je größer die Abweichungen der *ZZ*-Partner sind, verglichen mit den Abweichungen der *EZ*-Partner, um so stärker ist der Anteil der Erbanlagen an der Manifestation des betreffenden Merkmals, um so geringer die Einflüsse der Umwelt. So hat man z. B. für die Blutgruppen sowie auch für die Blutfaktoren *M* und *N* eine hundertprozentige Erbbedingtheit feststellen können. Abweichungen der *EZ*-Partner in bestimmten Eigenschaften sind stets nur durch Umwelteinflüsse bedingt, die zu Manifestationschwankungen geführt haben. Die Feststellung der Manifestationschwankungen und ihrer umweltbedingten Ursachen — oder positiv ausgedrückt die Manifestationswahrscheinlichkeit eines Merkmals — ist gerade für die praktischen Forderungen und Folgerungen der Erblehre



von großer Wichtigkeit. In diesem Sinne hat besonders *Hans Luxenburger* die Zwillingsforschung gefördert.

Ein weiterer Weg der Zwillingsforschung, um die Einflüsse der Lebensbedingungen auf die erbbedingten Reaktionsmöglichkeiten abzugrenzen, liegt darin, daß man eineiige Zwillinge, die von Kindheit an in völlig verschiedener Umgebung aufgewachsen sind oder noch aufwachsen, untersucht und vergleicht. Leider sind bis jetzt nur wenige Zwillinge, im ganzen 13 Paare, festgestellt worden, die diesen Bedingungen genügten. Es waren besonders die amerikanischen Forscher *Muller* und *Newman* sowie der englische Forscher *Robert Saudek*<sup>2</sup>, die in dieser Richtung gearbeitet und auch die Zwillinge in bezug auf psychische Merkmale und geistige Leistungen verglichen haben. Über die Ergebnisse wird weiter unten berichtet.

Bei der variationsstatistischen Verarbeitung der Ergebnisse der Zwillingsforschung verwendet man grundsätzlich die gleichen Methoden wie in der Familienforschung.

Wenn in diesen Darlegungen immer nur von Erbe und Lebensbedingungen die Rede ist, so muß man dennoch den Gedanken festhalten, daß natürlich der lebendige Erbstrom gemeint ist. Es wird also der Gesichtspunkt, der in den Einleitungssätzen zu diesem Abschnitt ausgesprochen wurde, nicht etwa verkannt, sondern nur deshalb nicht hervorgehoben, weil er bis jetzt mit den naturwissenschaftlichen Methoden nicht abzugrenzen ist.

\*             \*             \*

Um nun einen Überblick über die reichen Ergebnisse der menschlichen Erbforschung zu geben, die dank den dargelegten Methoden zu einer fast unübersehbaren Wissenschaft geworden ist, dürfte es sich empfehlen, zwei große Gruppen von Tatsachen zu unterscheiden, die sich allerdings in der Darstellung selbst kaum trennen lassen. Die eine Gruppe bezieht sich auf den Bau der menschlichen Organsysteme, die zweite auf deren Funktionen. In beiden Fällen ist sowohl das Normale

<sup>2</sup> Identical twins reared apart. „Character and Personality“ II. 1933, 22 bis 40.



als auch die Abweichung vom Normalen besonders darzustellen.

Wer von der Fülle der Arbeiten weiß, die auf dem Gebiet der menschlichen Erbforschung geleistet wurden, begreift sofort, daß es unmöglich ist, alle Ergebnisse tatsächlich und kritisch hier wiederzugeben. Auch andere weit ausführlichere Darstellungen haben dies nicht versucht. Hier kommt es darauf an, einen Überblick über das Ausmaß der Forschungen zu bringen und an den bestuntersuchten Beispielen zu zeigen, wie weit man in die Gesetzmäßigkeit der menschlichen Erblehre eindringen konnte, und wie unendlich viel noch zu tun übrigbleibt. Wenn ich weder in den Darlegungen über den Bau noch in jenen über die Funktionen alle Systeme der Anatomie und Physiologie berücksichtige, so liegt dies daran, weil der Fortschritt in der Erforschung der verschiedenen Systeme sehr ungleich ist. Es wird dies aus den folgenden Darlegungen ohne weiteres ersichtlich sein.

\*                    \*                    \*

Ich beginne mit dem Skelett des Menschen. Am meisten erforscht ist der Gehirnschädel. Das ist auch stammesgeschichtlich von großer Bedeutung. Leider legte man zu großen Wert auf Einzelmessungen, die man unendlich vermehrte, ohne sich um eine echte biologische Betrachtung, zumal unter dem Gesichtspunkt der Entstehungsursachen der Variabilität zu kümmern. Um die Tatsache der Vererbung von Merkmalen feststellen zu können, muß man verändernde Umwelteinflüsse ausschalten. Trotz der bereits erwähnten genauesten Untersuchungen von Merkmalen, die man nach zahllosen Einzelmessungen und Vergleichen beschrieben hat, können wir in der Frage der Erblichkeit bis jetzt über die allgemeine Form oder den Grundcharakter des Schädels kaum hinausgehen.

Es handelt sich vor allem um die verhältnismäßige Länge und Breite des Schädels. Daß das Reaktionsausmaß der Länge und Breite von Erbanlagen abhängt und durch Erbanlagen begrenzt wird, konnte durch die Zwillingsforschung erwiesen werden. Wie die beigefügte Abbildung 59 zeigt, ist die Ähnlichkeit der Schädelform von *EZ* um so ausgesprochener, je weiter das Wachstum fortschreitet, was von



ZZ nicht gilt<sup>3</sup>. In der ersten Zeit des Wachstums ist der vorgeburtliche Einfluß ersichtlich stärker als die erbliche Tendenz. Daß trotz dieser unzweifelhaft erwiesenen Tendenz auch später bei EZ Unterschiede auftreten, geht sicher auf die Tätigkeit von Drüsen zurück, die, selbst erbbedingt, das Wachstum beeinflussen. Auch die übrigen Lebensbedingungen, zumal die Ernährung, sind sicher nicht ohne Bedeutung.

Selbst die verhältnismäßige Lang- und Kurzköpfigkeit mag sich nach Einwanderung in eine andere Umwelt in den Nachkommen verändern —

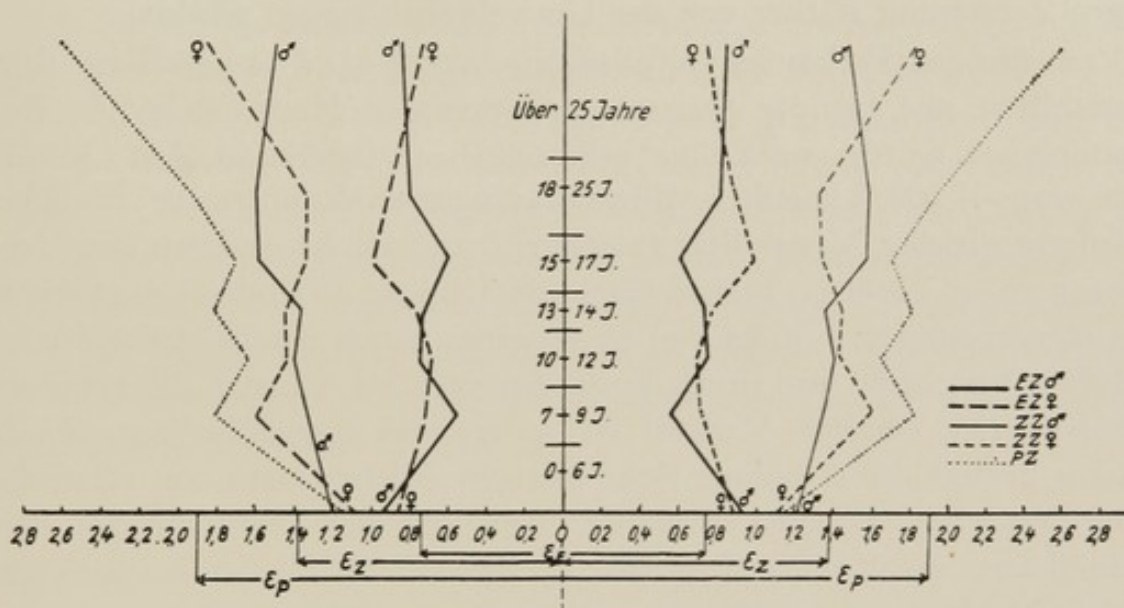


Abb. 59. Durchschnittliche Verschiedenheit in der Länge des Kopfes von Zwillingen (nach v. Vershuer).

vielleicht nur innerhalb der erbgegebenen Variationsweite, vielleicht, unter Voraussetzung von Mutation, darüber hinaus. Jedenfalls ist die Abweichung vom Mittelwert der Eltern um so größer, je mehr Zeit zwischen der Einwanderung der Eltern und der Geburt der Kinder vergangen ist. Hier liegen ungelöste Fragen, auf die noch einmal Bezug genommen werden muß, wenn von der zunehmenden Breite oder Rundung einst langköpfiger Formen die Rede ist.

Erblich ist auch die Grundform des Gesichtsschädels. Menschen, die durch Rassenkreuzungen die Anlagen zu langem schmalen Gesicht

<sup>3</sup> Vgl. O. v. Vershuer, Ergebnisse der Zwillingforschung. Verhandlungen der Gesellschaft für physische Anthropologie 6, 1931.



mit den Anlagen des breiten niedrigen Gesichtes vereinen, zeigen in der Nachkommenschaft eine echte *Mendelsche* Spaltung. Doch sind auch hier die Baugesetze stärker als bei den Vorfahren. Ebenfalls erblich ist das Vorstehen des Unterkiefers, wie das Geschlecht der Habsburger deutlich zeigt. Mit großer Gründlichkeit wurden die Zähne, vor allem durch *Korkhaus*, erbbiologisch untersucht. Vergleiche von *EZ* und *ZZ* ergeben, daß sowohl der Durchbruch der Zähne als auch Größe und Form der Zähne bis in die feinsten Einzelheiten der Kaufläche vom biologischen Erbe abhängen, während der Widerstand gegen Zersetzung stärker von der Umwelt abzuhängen scheint.

Vom übrigen Skelett sei vor allem die *Wirbelsäule* erwähnt. Ihre Variabilität, die für die Stammesgeschichte des Menschen große Bedeutung hat, wurde von *Kühne*<sup>1</sup> sehr eingehend untersucht. Auf Grundlage von 10 000 klinischen Röntgenaufnahmen konnte die familiäre Häufung gleicher Variabilität festgestellt und im besonderen die Vererbung einer Tendenz, kranialwärts (dem Kopfe zu) oder kaudalwärts (in entgegengesetzter Richtung) zu variieren, durch familienweise durchgeführte Vergleiche und durch Beobachtungen bei *EZ* und *ZZ* erwiesen werden. Die einzelne Varietät ist weitgehend umweltbedingt. Nach *Kühne* genügt die Annahme eines einzigen Allelenpaares, um sämtliche Variationen zu erklären, wobei der Annahme der Dominanz für den kranialwärts variierenden Typ und der Rezessivität für den kaudalwärts gerichteten keine einzige Beobachtung entgegensteht.

An erblichen Abweichungen, die das Skelett betreffen, seien außer den Skoliosen der Wirbelsäule, die noch nicht genügend erforscht sind, zunächst die Kieferspalten erwähnt, die eine schwere Mißbildung des Oberkiefers darstellen. Sie sind oft verbunden mit einer einfachen oder doppelten Spaltung der Lippe, die noch häufiger allein auftritt. Im letzteren Falle spricht man von *Hasenscharte*, im ersteren von *Wolfsrachen*. Es handelt sich sichtlich um Entwicklungshemmungen verschiedenen Grades, deren Vererbung als Tatsache in den meisten Fällen unzweifelhaft erscheint, wenn auch der Erbgang noch durchaus nicht geklärt sein dürfte. Eine

<sup>1</sup> Die Vererbung der Variation der menschlichen Wirbelsäule. Ferner: Die Zwillingswirbelsäule. Beide Arbeiten sind in der Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie 1932 und 1936 erschienen.



Spaltbildung ähnlichen Ursprungs mit verschieden starker Auswirkung, die auch das Rückenmark verändert, kann die Wirbelsäule aufweisen (Spina bifida). Diese Mißbildung mag gleichzeitig in Korrelation mit Klumpfuß auftreten, eine Entstellung, von der das männliche Geschlecht stärker als das weibliche betroffen zu sein scheint.

Erbliche Veränderungen des Skeletts, die allerdings nur selten auftreten, aber besser erforscht sind, beziehen sich auf die Gliedmaßen. Es ist bemerkenswert, daß bereits 1905 der Amerikaner *Farabee* als erster die Anwendung des *Mendelschen* Gesetzes auf den Menschen durch Stammbäume aus solchen Mißbildungen erwiesen hat. Die bekanntesten Formen der Mißbildungen sind die Polydaktylie oder Vielfingrigkeit, die Brachydaktylie oder Kurzfingrigkeit und die Syndaktylie, die Verwachsungen von Fingern oder Zehen bezeichnet. Beruht die Kurzfingrigkeit auf dem Fehlen eines Gliedes, so spricht man von Hypophalangie. Alle diese Erscheinungen folgen, soweit man feststellen kann, dem dominanten Erbgang. Bei Brachydaktylie kann das Längenwachstum des Skelettes überhaupt verkürzt sein. Ferner hat man in seltenen Fällen eine gleichzeitige Spalterscheinung am Fuß oder an der Hand beobachtet.

\*                     \*                     \*

Innig zusammen mit dem Skelett gehen Körpergröße und Körperform. Es ist sicher, daß die Reaktionsweite von entsprechenden Erbanlagen für die Körpergröße entscheidend ist, wobei aber gleichzeitig die Wirkung von Ernährung und Sekretion innerer Drüsen auf das Wachstum voll berücksichtigt werden muß. *O.v. Verschuer*<sup>5</sup> hat auf Grundlage von Beobachtungen an 848 Zwillingen, zu denen noch 330 aus der Literatur kommen, dargetan, inwieweit das Wachstum und sein Rhythmus von Erbanlagen abhängen müssen. Bis zum zweiten Lebensjahr ist die Körpergröße von *EZ* und *ZZ* in gleicher Weise verschieden. Dann treten Verschiebungen auf, die bis zum 13. Lebensjahr zunehmen. Die *EZ* werden immer ähnlicher, die *ZZ* unähnlicher. Später ist diese Verschiebung wieder mehr oder weniger

<sup>5</sup> Die Erbbedingtheit des Körperwachstums. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie XXXIV 1934, 398 bis 412.



rückläufig. Man sieht, in welchem Verhältnis Erbe und Umwelt zusammenwirken, um die wachsenden Menschen zu gestalten.

Die Körperbautypen, die von *Kretschmer* in seinem Buch „Körperbau und Charakter“ aufgestellt und ursprünglich in ihrer Beziehung zu bekannten Geisteskrankheiten und später zum Charakter überhaupt ausgebaut wurden, hängen nicht nur vom Erbe ab, sondern

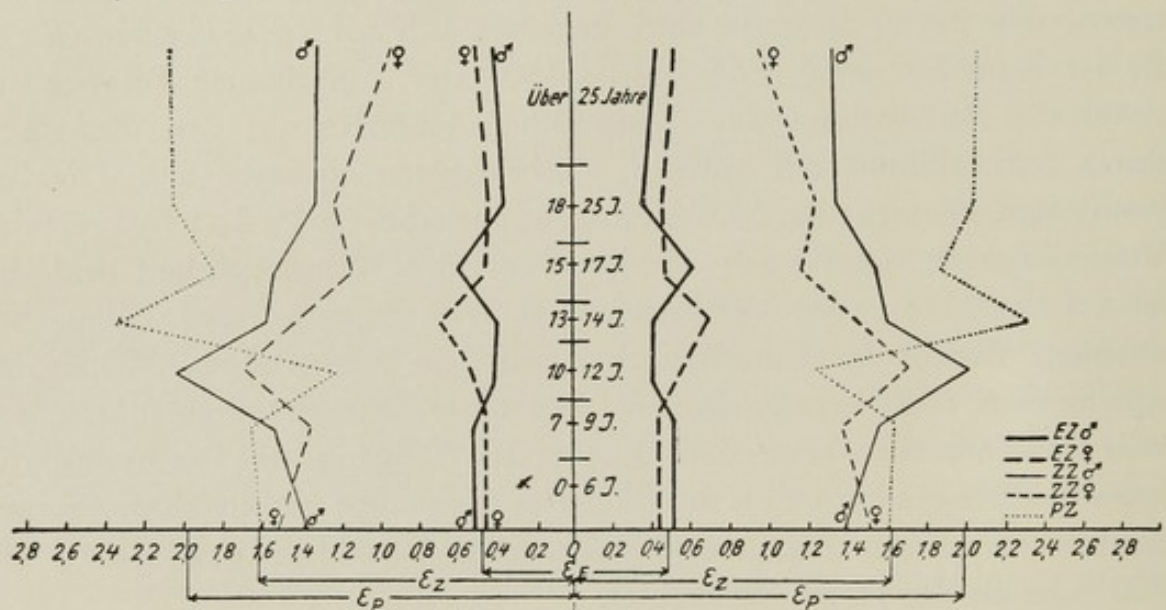


Abb. 60. Durchschnittliche Verschiedenheit in der Körpergröße von Zwillingen (nach v. Vershuer).

zugleich von der Tätigkeit in sich wieder erblich bedingter endokriner Drüsen. Um die Beziehung zum Charakter zu erklären, ist die Annahme wohl unerlässlich, daß das Zentralnervensystem analog, wenn auch nicht notwendig im gleichen Rhythmus, beeinflußt wird. So entstehen — mehr oder weniger ausgeprägt — der leptosome oder schlanke Typ, der pyknische oder mehr gedrungen gebaute Typ, der muskulöse oder athletische Typ und der dysplastische oder mißwüchsige Typ, die bei allen Völkern und Rassen, wenn auch in verschiedenem Verhältnis, auftreten und zum Teil wenigstens sehr ausgesprochen eine vorwiegende charakterliche Eigenart offenbaren. *Kretschmer* selbst beschreibt diese Eigenart bei den Pyknikern als zylothym, mit Rücksicht auf ihre Neigung zu seelischen Periodenschwankungen; bei den Leptosomen als schizothym auf Grund ihrer starken Fähigkeit zu seelischen Spaltungen, die sowohl experimentell bei Gesunden als bei den entsprechenden Geisteskranken hervortritt. *Kretschmer* glaubt, daß die



Pykniker zu fast 95% vorwiegend zyklOTHYmes Temperament zeigen, während die Leptosomen in mehr als 70% schizOTHYmes Temperament offenbaren. Unter den ZyklOTHYmikern unterscheidet er weiter die heiter Beweglichen, die praktisch Realistischen und Humoristischen und die Schwerblütig-Weichen. Die schizOTHYmen Temperamente haben die Neigung zum Autismus, d. h. zur Eigenlebigkeit, gemeinsam. Ihre Gemütslage liegt zwischen reizbar und stumpf. Es sei bemerkt, daß *Weidenreich* nur zwei Typen unterscheidet, den *eurysomen* und den *leptosomen*. Der *eurysome* ist dem pyknischen *Kretschmers* gleich, während der *leptosome* alle anderen Typen zusammenfaßt.

Zur Körperform gehören auch bestimmte *Organbildungen*, die äußerlich sichtbar sich für erbbiologische Untersuchungen geradezu darbieten. In erster Linie sei das Gesicht erwähnt, dem man es fast ansehen kann, wie durch das Ahnenerbe Form und Ausdruck in der Abfolge der Generationen auf mehr oder weniger ähnliche Art wiederkehren. Inwieweit dieser Eindruck begründet ist, kann nur aus vielen exakten Untersuchungen, die sich auf die Einzelheiten im Aufbau des Gesichtes und der Physiognomie<sup>6</sup> beziehen, erschlossen werden. Aber schon ein Vergleich von Einzelheiten, die oft wenig harmonisch zueinander passen, verrät, wie stark und vielfältig die Mischungen von Erbstämmen in der Geschichte eines Menschen sein können. Leider liegen jene exakten Untersuchungen noch nicht vor. Sie wären sicher sehr schwierig.

Genauer unterrichtet ist man über einzelne Organe oder deren Teile. So hat man die breite oder schmale *Nase*, die gerade und wellige oder konkave oder konvexe Nase verglichen und jedenfalls ihre Erbllichkeit, vielfach auch Dominanz und Rezessivität feststellen können. Im *Auge* sind es bestimmte *Faltbildungen*, die untersucht wurden. Am bekanntesten ist die schräge *Mongolenfalte*, die gegenüber der faltenlosen Lidkante dominant ist. Bei Hottentotten ist nach den Untersuchungen von *Eugen Fischer* die gleiche Falte rezessiv.

Große Mühe hat sich *Quelprud*<sup>7</sup> gegeben, um die Verschiedenheiten

<sup>6</sup> Vgl. *Scheidt, Walter*, Untersuchungen über die Erbllichkeit der Gesichtszüge. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre LX 1932, 291 bis 394.

<sup>7</sup> Untersuchungen der Ohrmuschel von Zwillingen, und: Familienforschungen über Merkmale des äußeren Ohres. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre LXII 1932, 160 bis 165 und LXVII 1934, 296 bis 299.



im menschlichen Ohr unter dem Gesichtspunkt der Vererbung zu prüfen. Seine Untersuchungen erstrecken sich nach den Angaben von *Eugen Fischer* auf 3000 Einzelmenschen und auf 950 Zwillingspaare. Die Ähnlichkeit in fast allen Einzelheiten zwischen den homologen und spiegelbildlichen Ohren von *EZ* ist außerordentlich groß; sie entspricht der Ähnlichkeit zwischen den beiden Ohren ein und desselben Menschen und übertrifft bei weitem die der *ZZ*. Auch die Geschlechts- und Altersunterschiede sind klar zu erkennen.

In Verbindung mit Körpergröße und Körperform mag man *Körperfarbe und Haarwuchs* ins Auge fassen, die mit besonderer Sorgfalt von Erbforschern untersucht worden sind. Das vergleichende Studium der Menschenrassen drängt dazu.

Die *Hautfarbe* wird dadurch bestimmt, daß Farbkörner, die in den Zellen der Oberhaut oder in der tieferen Lederhaut eingelagert sind, das Durchschimmern des Blutes in den Kapillaren der Blutbahn verändern. Kreuzungen von hellen und dunklen Menschen lassen in der Folge der Generationen immer wieder die ursprüngliche Farbe erscheinen, was auf *Mendelsche* Spaltungen hindeutet. Allerdings zeigen die Mischlinge alle möglichen Zwischenformen, die eine Reihe bilden und so auf veränderte Erbträger hinweisen, wie sie in der Erscheinung der *multiplen Allelie* auftreten. Dabei mögen gewisse Einzeleigenschaften der Hautfarbe, wie *E. Fischer* annimmt, durch *Polymerie* erklärt werden. Hierher gehört ein Gelbfaktor in der Negerhaut, der bei Rückkreuzungen von Mulatten mit Europäern auftritt. In den Kreuzungen dieser Art ist das Dunkel dominant gegenüber dem Wenigerdunkel. Es gibt allerdings andere Kreuzungen, in denen sich das europäische Hell als dominant erweist, was *E. Fischer* hypothetisch auf einen Pigment-Unterdrückungsfaktor zurückführen möchte. Ebenfalls dominant ist der Gelbfaktor in der Hautfarbe der Mongoliden. Außer den *eigentlichen Farbfaktoren* nimmt man einen *Verteilungsfaktor* an, der entwicklungsgeschichtlich und nach Organbezirken die verschiedene Intensität der Pigmentation bedingt.

Die *Haarfarbe* wird durch Pigmentkörner in den Rindenzellen bestimmt. Je intensiver die Pigmentierung ist, um so dunkler erscheint das Haar. Die Tatsache, daß die Pigmentierung von Erbfaktoren ab-



hängt, ist sicher begründet. Man braucht auch hier nur auf die Untersuchungen an *EZ* hinzuweisen, die durchaus verschieden von den *ZZ* eine volle Übereinstimmung in der Haarfärbung offenbaren. Die Körner selbst sind das Ergebnis von Oxydationsvorgängen, die ebenfalls von Erbfaktoren bestimmt werden. In Anlehnung an die Deutungen eines *Nachtsheim*, um die verschiedenen Farben des Kaninchenfelles aus der Wildform abzuleiten, unterscheidet *E. Fischer* rein hypothetisch einen besonderen Erbfaktor für die normale Pigmentbildungsfähigkeit, einen weiteren Faktor für die Verteilung der Farbe und endlich eigene Faktoren für die Farbart. Durch Ausfall von Erbfaktoren und Mutation von Allelenpaaren zu einer albinotischen Allelenserie können die verschiedenen Intensitätsstufen erklärt werden, die wir bei Mischlingen beobachten. Dabei würde auch für den Menschen das gelten, was *Nachtsheim* für Kaninchen nachgewiesen hat, daß der Faktor, der die stärkere Melaninbildung bedingt, immer dominant ist über den Faktor der schwächeren. Für die Entstehung der roten Farbe wäre eine eigene Mutation anzunehmen. Das Nachdunkeln führt *Lenz* auf Hormonwirkung zurück.

Der Haut- und Haarfarbe entspricht sehr oft die Augenfarbe, ein Zusammentreffen, das man *Komplexion* nennt. Die hinterste Schicht der Regenbogenhaut enthält eine doppelte Lage intensiv gefärbter Zellen. Dadurch wird die Regenbogenhaut zu einer Blende. In der vorderen Schicht der Regenbogenhaut sind Pigmentzellen vorgelagert, die bei dunklen Augen stark entwickelt sind, bei hellen mehr oder weniger fehlen. Die gleichen Gesichtspunkte, die bei der Beurteilung der Haarfarbe maßgebend waren, gelten auch hier, um die Erblichkeit zu erweisen. Dabei verhält sich wiederum die dunkle Farbe dominant gegenüber der hellen.

Was über die Erblichkeit der Haarfarbe berichtet wurde, läßt sich grundsätzlich auf die Form der Haare ausdehnen. Auch hier ist die Spaltung im Sinne *Mendels* klar erwiesen. Im besonderen ist das schlichte Haar gegenüber dem engen krausen rezessiv. Das wellige Haar erscheint als Zwischenform, die sich wieder aufspaltet. Bei *EZ* findet sich gegenüber *ZZ* volle Übereinstimmung. Das straffe Haar ist dominant gegenüber anderen Formen. Auch die Haarbegrenzung an Stirn, Schläfen und im Nacken ist bei *EZ* durchweg sehr ähnlich, bei *ZZ* ver-



schieden. Die Bildung von Haarwirbeln, die sich entweder nach rechts oder nach links drehen, ist bei *EZ* ebenso wechsellvoll wie bei *ZZ*. Es liegt also diese Eigenschaft wesentlich außerhalb des Bereiches der Vererbung.

Mannigfach sind die Abweichungen in Größe, Form und Farbe, die von Erbforschern wenigstens teilweise untersucht wurden. Um mit der Körpergröße zu beginnen, sei auf Feststellungen *Hanharts* über *Zwergwuchs* hingewiesen. Es handelt sich um Zwerge, deren vorgeburtliche Größe als normal bezeichnet wird. Erst im Verlauf des dritten Lebensjahres verlangsamt sich das Wachstum. Der Erbgang wird unter Bezugnahme auf die Tatsache, daß diese Art von Zwergwuchs vor allem in Gebieten mit vielen Verwandtenehen vorkommt, von *Lenz* einfach rezessiv genannt. Unmittelbar ist das Versagen der inneren Sekretion des Hypophysenvorderlappens verantwortlich zu machen. Ganz anderer Art ist der Zwergwuchs, der von Anfang an einsetzt und in jeder Hinsicht und stets die normalen Proportionen festhält. Er beruht sichtlich auf Erbanlagen, deren Reaktionsweite gegenüber den normalen beschränkt ist.

Von Bedeutung für die Herabsetzung der Lebensbetätigung ist der *asthenische Habitus*, der in einer großen Schwäche fast aller Organsysteme sich äußert. Es ist anzunehmen, daß dieser Zustand zunächst und wesentlich auf eine Erbverfassung zurückgeht, wenn auch zugleich der Dauereinfluß widriger Lebensbedingungen einwirken dürfte.

*Rachitische Störungen* sind bei *EZ* durchweg konkordant, wenn auch im einzelnen Gradunterschiede und sonstige Verschiedenheiten berichtet werden. Bei *ZZ* sind die Erscheinungen zumeist diskordant. X- und O-förmige Beine stimmen öfter bei *EZ* als bei *ZZ* überein.

Eine oft genannte Abweichung in der Haut-, Haar- und Augenfarbe ist der *Albinismus*, dessen Erblichkeit nach zahlreichen Sippenforschungen feststeht. Durch den Mangel an Farbstoff erscheint die Haut rosaweiß, das Haar ganz weiß und das Auge wegen durchscheinenden Blutes rot. Der Erbgang ist rezessiv gegenüber der normalen Färbung.

Die erbliche Bedingtheit von *Sommersprossen* ist durch *Zwillingsforschung* sicher erwiesen. Unterschiede beziehen sich auf Intensität und Verteilung.



Die Entstehung von sogenannten Muttermälern (Naevi) wurde von verschiedenen Forschern als erbbedingt erwiesen. Den Korrelationskoeffizienten bei 300 Zwillingspaaren *Meirowskys* berechnete *Lenz* für *EZ* mit 0,78 und für *ZZ* mit 0,31. Die entsprechenden Ziffern bei *Siemens*, der 68 Paare einbezog, sind 0,8 und 0,4. Auch Kinn- und Wangengrübchen sind bei *EZ* öfter übereinstimmend als bei *ZZ*.

\*                      \*                      \*

Mit den zuletzt genannten Beispielen zu den normalen Eigenschaften des Menschen zurückkehrend, sei nunmehr zusammengefaßt, was wir über die inneren Organe wissen, die mit dem Blutkreislauf und den Assimilationsvorgängen zusammenhängen.

Die wichtigste Untersuchung bezieht sich auf das Blut selbst. Oft genannt werden die Blutgruppen: *A*, *B*, *AB*, *O*<sup>8</sup>. Sie beruhen auf dem verschiedenen Verhalten von Blutserum zu den Blutkörperchen. Man hat nämlich festgestellt, daß die Blutkörperchen in bestimmten Arten von Blutserum sich zusammenballen oder agglutinieren und dann sich auflösen. Daher auch die verhängnisvolle Wirkung bei wahllosen Transfusionen. *A* und *B* bezeichnen jene verschiedenen Ballungseigenschaften der Blutkörperchen, die einzeln oder gleichzeitig vorhanden sein oder fehlen können. Im Blutserum sind entsprechende Stoffe, die man mit  $\alpha$  und  $\beta$  bezeichnet.  $\alpha$  agglutiniert *A*, und  $\beta$  agglutiniert *B*. Nun kann das Serum des Menschen nur jene Stoffe enthalten, die das eigene Blut nicht agglutinieren. Blutgruppe *A* kann also nur  $\beta$  enthalten und Blutgruppe *B* nur  $\alpha$ . Blutgruppe *AB* darf weder  $\alpha$  noch  $\beta$  enthalten. Blutgruppe *O* muß sowohl  $\alpha$  als auch  $\beta$  gleichzeitig enthalten.

*Bernstein* führte die Vererbung auf eine vierfache Allelenreihe zurück. Dabei unterschied er eine doppelte Blutgruppe *A*, von der in diesem Zusammenhang abgesehen werden kann.

Die Allelengene sind *A*, *B* und *R* (rezessiv gegenüber *A* und *B*).

<sup>8</sup> Vgl. *Steffan*, Handbuch der Blutgruppenkunde, München 1932. *Bernstein*, Zusammenfassende Betrachtungen über die erblichen Blutgruppen des Menschen. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre XXXVII 1925. *Schiff*, Die Technik der Blutgruppenuntersuchung, Berlin 1932.



Die Genotypen für die verschiedenen Blutgruppen sind folgende:

Blutgruppe A: AA; AR.

Blutgruppe B: BB; BR.

Blutgruppe AB: AB.

Blutgruppe O: RR.

Es gibt noch andere serologische Eigenschaften des Blutes, die man mit *M* und *N* bezeichnet. Auch diese sind genau wie die Blutgruppen durch Umweltfaktoren nicht zu beeinflussen. Von *Verschuer* und *Schiff* fanden bei 73 EZ volle Konkordanz und bei 88 ZZ die gleiche Diskrepanz wie bei Geschwistern.

Als Hauptbeispiel für Erkrankungen innerer Organe auf Grundlage einer erblichen Disposition ist die Tuberkulose zu nennen. *Otmar v. Verschuer* hat gemeinsam mit *Karl Diehl* ein sehr gründliches Werk über „Zwillings-tuberkulose“ veröffentlicht, das 1933 erschien und 1956 durch einen weiteren Band ergänzt wurde. Das Ergebnis selbst hat sich nicht verändert. Wie *v. Verschuer* in seiner „Erbpathologie“, die 1934 erschien, mitteilt, wurden bis dahin 132 Zwillingspaare mit einwandfrei tuberkulösen Veränderungen gezählt. Das Verhalten gegenüber der Tuberkulose war bei 35 EZ d. h. bei 69% gleich, bei 16 EZ d. h. 31% verschieden. Bei den 81 ZZ liegen die Ziffern im umgekehrten Verhältnis. Bei 21 ZZ d. h. 26% war das Verhalten gleich, bei 60 ZZ d. h. 74% verschieden. Sind die Erbanlagen für eine spezifische Tuberkulosedisposition vorhanden, steigt die Wahrscheinlichkeit der Erkrankung durch Infektion über den Durchschnitt. Auch für den weiteren Ablauf der Erkrankung ist die Anlage von großer Bedeutung. Ob der Erbgang dominant oder rezessiv ist, ob Polymerie anzunehmen oder ob multiple Allelie in Frage kommt, kann zur Zeit noch nicht entschieden werden. Umfassende Familienforschungen wären notwendig. Fest steht nur, daß die Infektion als eigentliche Ursache der Tuberkulose eine spezifische erbliche Tuberkulosedisposition voraussetzt, während alles andere, wie z. B. asthenischer Habitus, äußere Lebensbedingungen, Zeit und Intensität der Infektion, das tuberkulöse Geschehen nur hemmen oder fördern kann.

Um sofort andere Infektionskrankheiten anzuschließen, so ist bei ihnen, wie z. B. bei Keuchhusten, Masern, Scharlach,



Diphtherie u. a., die erblich begründete Disposition in ihrem Einfluß unverkennbar, wenn auch die Umwelt ohne Zweifel einen Hauptanteil hat. Zwillingsforschungen zeigen, daß die Diskordanz bei ZZ häufiger ist als bei EZ.

Es gibt noch eine große Zahl von Erkrankungen, die ebenfalls mit Erbanlagen oder mit einer ererbten Verfassung des Anlagenbestandes zusammengehen. Ihre Erforschung ist nur teilweise so weit fortgeschritten, daß von gesicherten Ergebnissen gesprochen werden kann. Im folgenden sei einiges herausgehoben. Die schon erwähnte Hämophilie oder Bluterkrankheit folgt dem geschlechtsgebunden rezessiven Erbgang. Allzu hoher Blutdruck und Arteriosklerose sind ebenfalls erbbedingt — zumeist dominant. Die Basedowsche Krankheit, die in einer übersteigerten Funktion der Schilddrüse ihre Ursache hat, tritt besonders bei Frauen auf. Der Erbgang scheint dominant zu sein. Ebenfalls von der Schilddrüse abhängig ist die Entstehung des Kropfes, der wesentlich umweltbedingt ist. Die Zuckerkrankheit (Diabetes mellitus), die die Verwendung des Zuckers im Organismus herabsetzt, tritt oft als erblich bedingt auf, was auch Zwillingsforschungen bestätigen. Auch Gicht, die auf der Ablagerung von Harnsäure beruht, ist nicht nur von Lebensbedingungen abhängig, sondern auch von der Erbverfassung. Ähnliches gilt von einer Reihe von Idiosynkrasien oder Allergien, die eine Überempfindlichkeit gegen Reize einschließen, wie z. B. Heuschnupfen, der durch den Pollen von Gräsern ausgelöst wird.

\* \* \*

Überleitend zum Nervensystem sei zunächst für die Sinnesorgane ein besonderer Abschnitt vorgesehen. Die Bedeutung der Vererbung erkennt man vor allem an den Abweichungen vom Normalen, die auch hier sich auf Bau und Funktion beziehen. Doch besitzen wir auch über normale Eigenschaften einige wertvolle Untersuchungen.

Dem Tastsinn dienen die Papillarleisten der Oberhaut, die von Anfang an nach Zahl und Verlauf sich im Leben des Menschen nicht mehr ändern, wenn auch im übrigen die Unterschiede in der Einzelgestaltung so eigentümlich sind, daß z. B. ein Fingerabdruck ein



sicheres Zeichen zur Identifizierung eines Menschen sein kann. *Francis Galton* hat bereits eine eigene Technik erfunden, um die Papillarmuster festzuhalten. Er hat auch auf die Verwendungsmöglichkeit hingewiesen. An der erblichen Bedingtheit der Papillarlinien ist nicht zu zweifeln, obgleich auch bei *EZ* die Muster große Verschiedenheiten aufweisen, die auf vorgeburtliche Umwelteinflüsse zurückzuführen sind. Die Verschiedenheiten beziehen sich auf Bogen, Schleifen und Wirbel. Dabei hängt viel von der Hautdicke ab und von besonderen Verdickungen oder Polstern, die für Daumen-, Zeige- und Mittelfinger und für den Ring- und kleinen Finger eine besondere Betrachtung fordern. Unter Zuhilfenahme dieser Unterscheidungen hat *Christine Bonnevie* in der Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre (1931 und 1932) bestimmte Genotypen für Hautdicke und Polster aufgestellt und ihre Häufigkeit an norwegischen Menschen geprüft. Es ist erstaunlich, wie weitgehend gleichsinnige Untersuchungen, die von *Geipel*<sup>9</sup> an 700 Zwillingspaaren durchgeführt wurden, zu ähnlichen Ergebnissen führten — ein Beweis vom Wert der angewandten Methode, um über die allgemeine Tatsache der Vererbung hinaus eine äußerst verwickelte Erscheinung ein wenig zu entwirren. Auch die *Handflächen* wurden auf gleicher Grundlage zumal von *G. Meyer-Heydenhagen*<sup>10</sup> untersucht. Man nennt die verschiedenen Linien Triradien, die je nach der Lage als digitale (zu den Fingern hin) oder achsiale (an der Handwurzel) unterschieden werden. Außerdem sind die drei großen Furchen zu prüfen, die ebenfalls je nach ihrer Lage als Daumenfurche, als Vierfingerfurche und als Dreifingerfurche sehr leicht erkannt werden. Bei *EZ* sind diese Triradien und Linien viel häufiger übereinstimmend als bei *ZZ*. *Meyer-Heydenhagen* geht so weit, daß sie in fast allen Fällen bei sehr genauen Vergleichen der Muster und Linien *EZ* und *ZZ* voneinander trennen kann, was die Tatsache der Vererbung trotz starker Umweltwirkungen dartut. Auch die Furchen für die Faltung der Hände sind schon bei Embryonen klar unterschieden.

Was wir sonst über die normale Gestaltung von Sinnesorganen

<sup>9</sup> Anleitung zur erbbiologischen Beurteilung der Finger- und Handleisten, München 1935.

<sup>10</sup> Die palmaren Hautleisten bei Zwillingen. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie 33, 1935.



kennen, ist sehr dürftig und bezieht sich ausschließlich auf Funktionen, denen selbstverständlich ererbte Strukturen zur Verfügung stehen. *E. Fischer* weist auf Netzhautunterschiede hin, die im Sehvermögen der Rassen ihren Ausdruck finden. Außerdem ist die Musikbegabung hervorzuheben, die aus den bekannten Stammbäumen eines Bach und anderer hochbegabter Geschlechter deutlich erkennbar ist, und die *Alfred Mjöen*<sup>11</sup>, *Felix Bernstein*<sup>12</sup> u. a. zu analysieren versuchten.

Weit ausgiebiger ist unsere Kenntnis über erbliche Abweichungen vom Normalen, die wir besonders im Auge und Ohr feststellen. Augenkrankheiten wurden sehr eingehend von dem holländischen Erbforscher *Waardenburg*<sup>13</sup> untersucht und dargestellt. Auf den Albinismus des Auges wurde bereits hingewiesen. Der Erbgang in diesem Fall ist rezessiv geschlechtsgebunden. Das Leiden ist bisher nur bei Männern beobachtet, die durch ihre Töchter die Anlage weitergeben. Sehr ernst sind erbliche Trübungen der Augenlinse — als Star bekannt. Die beschriebenen Fälle deuten auf Dominanz. Myopie (Kurzsichtigkeit) oder Hypermetropie (Übersichtigkeit) mögen durch Umwelteinflüsse begünstigt sein — zuletzt sind sie erbbedingt. Nach *Waardenburg* sind bei EZ die Refraktionsunterschiede der Augen weit geringer als bei ZZ. Hochgradige Kurzsichtigkeit dürfte zumeist auf rezessiven Anlagen beruhen. Das gleiche gilt nach *Waardenburg* von der Hypermetropie. Die Erblindung der Menschen hat mannigfache Ursachen, die, wie z. B. die Netzhautverödung, erblich bedingt sind. Abgesehen von der angeborenen Erblindung, die wohl zumeist im biologischen Erbe ihre Ursache hat, ist die Krankheit überwiegend auf äußere Ursachen, wie z. B. Gonorrhöe, zurückzuführen. Totale Farbenblindheit oder Tagesblindheit ist ein rezessives Leiden. Rezessiv geschlechtsgebunden ist die Rotgrünblindheit, die in verschiedener Gradprägung vorkommt. Über den Erbgang wurde bereits im allgemeinen Teil der Erblehre berichtet. Die Nachtblindheit, die das Sehen in

<sup>11</sup> Zur Erbanalyse der musikalischen Begabung. *Hereditas* VII. *H. Koch* und *F. Mjöen*, Die Erbllichkeit der Musikalität. *Zeitschrift für Psychologie* 99, 1926.

<sup>12</sup> Bericht über statistische Untersuchungen betreffend den Charakter der menschlichen Singstimme. *Verhandlungen des Internationalen Kongresses für Bevölkerungsforschung*, Rom 1931.

<sup>13</sup> Das menschliche Auge und seine Erbanlagen, Haag 1932.



der Dämmerung ausschließt, wurde von *Nettleship* in einer reichen Sippentafel dargestellt, die auf dominanten Erbgang schließen läßt. Außer dieser Form gibt es andere, die, zum Teil mit Kurzsichtigkeit verbunden, rezessiv sind.

Wie viele Augenleiden, so sind auch ernste Erkrankungen des Ohres erblich. Nur muß man die verschiedenen Formen der Schwerhörigkeit und Taubstummheit genau unterscheiden. So mögen äußere Ursachen wie Scharlach oder Syphilis das innere Ohr zerstören. Erblich bedingt ist zunächst die sporadische Taubstummheit. Der Erbgang ist rezessiv. Die Otosklerose, die eine zunehmende Schwerhörigkeit zur Folge hat, ist sicher erbbedingt. Bei *EZ*, die *Albrecht* beobachtete, bestand eine volle Übereinstimmung trotz gänzlich verschiedener Lebenslage. Auf Grund einer reichen Familienforschung nimmt man einen dimer dominanten Erbgang an, wobei das eine Gen im Geschlechtschromosom, das andere in einem Autosom vermutet wird.

\*                     \*                     \*

Die Sinnesorgane stehen unmittelbar im Dienst des Zentralnervensystems, dessen Verknüpfung mit dem höheren seelischen Leben des Menschen auch vom Standpunkt des Erbforschers höchstes Interesse begründet.

Leider sind unsere Kenntnisse über die Erbbedingtheit der Organe des Zentralnervensystems selbst äußerst gering. Ich erinnere an die tastenden Versuche von *Karplus* über Familienähnlichkeit im Gesamtbild der Oberflächengestaltung und Furchenbildung des Großhirns. Um so reicher sind die vergleichenden Studien über seelische Leistungen zur Beantwortung der Frage, inwieweit Erbvorgänge zugrunde liegen müssen.

In Wirklichkeit hat die gesamte Forschung der Vererbung beim Menschen mit diesen Studien begonnen. *Galton* berichtete bereits 1869 in dem Werk „Hereditary genius“ über 300 Familien mit 977 „eminent men“ (250 auf eine Million), von denen 415 als „illustrious“ (einer auf eine Million) bezeichnet wurden. Von den 977 eminent men haben 31% hochbegabte Väter, 41% hochbegabte Brüder, 48% hochbegabte Söhne; ferner 17% hochbegabte Großväter, 18% hochbegabte Onkel, 32% hoch-



begabte Neffen, 14% hochbegabte Enkel; endlich 3% hochbegabte Urgroßväter, 5% hochbegabte Großonkel, 13% hochbegabte nächste Vettern, 10% hochbegabte Großneffen, 3% hochbegabte Urenkel und 31% hochbegabte weiter entfernte Verwandte. Trotz einer gewissen Unausgeglichenheit der Ziffern, die *Galton* selbst zu erklären sucht, ist die Häufung der Begabung so deutlich, daß man wohl nicht von Zufall sprechen kann.

Besonders lehrreich ist die Stammesgeschichte von *Galton* selbst, zumal da sie auch *Charles Darwin* einbegreift. Wie in dem „Lehrbuch der Eugenik“ möchte ich auch hier einen kurzen Überblick geben, den ich aus der großen, leider für viele unbekanntem Biographie *Galtons*, die wir seinem Schüler und Freunde *Karl Pearson* verdanken, ableite. Die Familiengeschichte *Galtons* ist besonders deshalb zur Illustration der ganzen Frage geeignet, weil die hohe Begabung, die wir in dem Stammbaum finden, vollkommen frei von jenen Belastungen erscheint, die zumeist das Leben genialer Menschen kennzeichnen. *Francis Galton* war der jüngste unter neun begabten Geschwistern. Väterlicherseits stammte er aus einem Geschlecht von Großkaufleuten, die sich einige Generationen zurück aus Land- und Handwerkerfamilien emporgeschwungen hatten. Der Begabteste seiner Vorfahren war sein Großvater *Samuel Galton*. Von ihm sagt *Francis Galton*, daß er — abgesehen von seiner kaufmännischen und wissenschaftlichen Begabung — einer der ehrenhaftesten und gütigsten Menschen gewesen sei. Aus der Geschichte dieses Mannes geht hervor, daß er sicher ein Mann der Wissenschaft geworden wäre, wenn er sich nicht auf dem Gebiet der Industrie ausgezeichnet hätte. Tatsächlich sind von ihm verschiedene wissenschaftliche Arbeiten geschrieben worden, darunter ein dreibändiges Werk über die Naturgeschichte der Vögel, das mit hundert Kupferdrucken ausgestattet ist. Es ist bemerkenswert, daß er eine besondere Begabung auf dem Gebiet der Statistik offenbarte. Bei seinem Tode besaß er ein großes Vermögen, das er persönlich erworben hatte. Er war vermählt mit einer Tochter aus dem Hause *Barclay*, das ebenfalls hohe Begabung aufwies. Es sei erinnert an *Robert Barclay* (1648 bis 1690), der das Beiwort „The Apologist“ trägt. Man führt immer die große Begabung von *Francis Galton* auf *Erasmus Darwin* zurück. Diese Auffassung ist einseitig. Auch der Urgroßvater *Galton*, der ebenfalls



*Samuel* hieß, und der Vater von *Francis Galton*, *Samuel Tertius Galton*, waren hochbegabte Menschen und sehr erfolgreich in ihrem Beruf. Vom Urgroßvater sagt *Francis Galton* selbst, er sei sehr heiter, ordnungsliebend, fleißig, tüchtig in seinem Beruf und wohlwollend gewesen — Eigenschaften, die sich restlos bei seinem Urenkel wiederfinden. Aber auch der Vater *Galtons* hatte viel von den Eigenschaften des Großvaters. Sicher hat er von ihm den Sinn für das Gemeinwesen und viel von seiner kaufmännischen Fähigkeit erhalten. Im Jahre 1814 war er der höchste Beamte von Birmingham. In zahlreichen Rechtshändeln mußte er Schiedsrichter sein, da alle seiner vernünftigen Art zu urteilen vertrauten. Was wir an *Francis Galton* bewundern, finden wir auch bei ihm. Es heißt von ihm, daß er nie einen armen Menschen warten ließ, denn Zeit sei Geld für den Armen. Bei all seinem Wohltun hinterließ er ein Vermögen, das den Kindern volle Unabhängigkeit in einem Beruf ihrer Neigung sicherte. *Samuel Tertius Galton* war das fünfte von zehn Geschwistern. Herausragend ist besonders die literarische Tätigkeit der ältesten Schwester. Aber auch von den übrigen, die zum Teil in hervorragend begabte Familien hineinheirateten, steht fest, daß sie mannigfache besondere Begabungen aufwiesen. Der Vater von *Francis Galton* war vermählt mit *Frances Anne Violetta Darwin*, dem zweiten Kind unter sieben Geschwistern und Tochter von *Erasmus Darwin* und *Elisabeth Collier* — beide von ganz großer Begabung. Von ihren sieben Kindern zeichnete sich das vierte, *Sir Francis Sacheverel Darwin*, durch eine Fülle von Eigenschaften aus, die wir in *Francis Galton* wiederfinden. Durch *Elisabeth Collier*, eine echte Frau von großer Güte, kam das hohe Alter in die Familie *Galton* hinein. *Francis Galton* selbst wurde 89 Jahre alt. Fünf seiner Geschwister starben im Alter von 98, 73, 93, 89, 94 Jahren. Die Mutter starb 91 Jahre alt, die Großmutter 91 Jahre alt, die Urgroßmutter 85 Jahre alt und die Ururgroßmutter 96 Jahre alt. Es sind wunderbare Gestalten von großer Schönheit und geistiger Überlegenheit, die durch *Elisabeth* aus der Linie *Collier* in das Geschlecht der *Galton* einmündeten. Es ist bemerkenswert, daß bei all diesen Menschen von so hohem Alter jene dauernde Frische des Geistes zu finden war, die wir an *Francis Galton* bewundern. Der Großvater von *Francis Galton* mütterlicherseits, also der Gatte von *Elisabeth Collier*, *Erasmus Darwin*, bildet die Brücke zur Familie *Darwin*. *Erasmus Darwin*



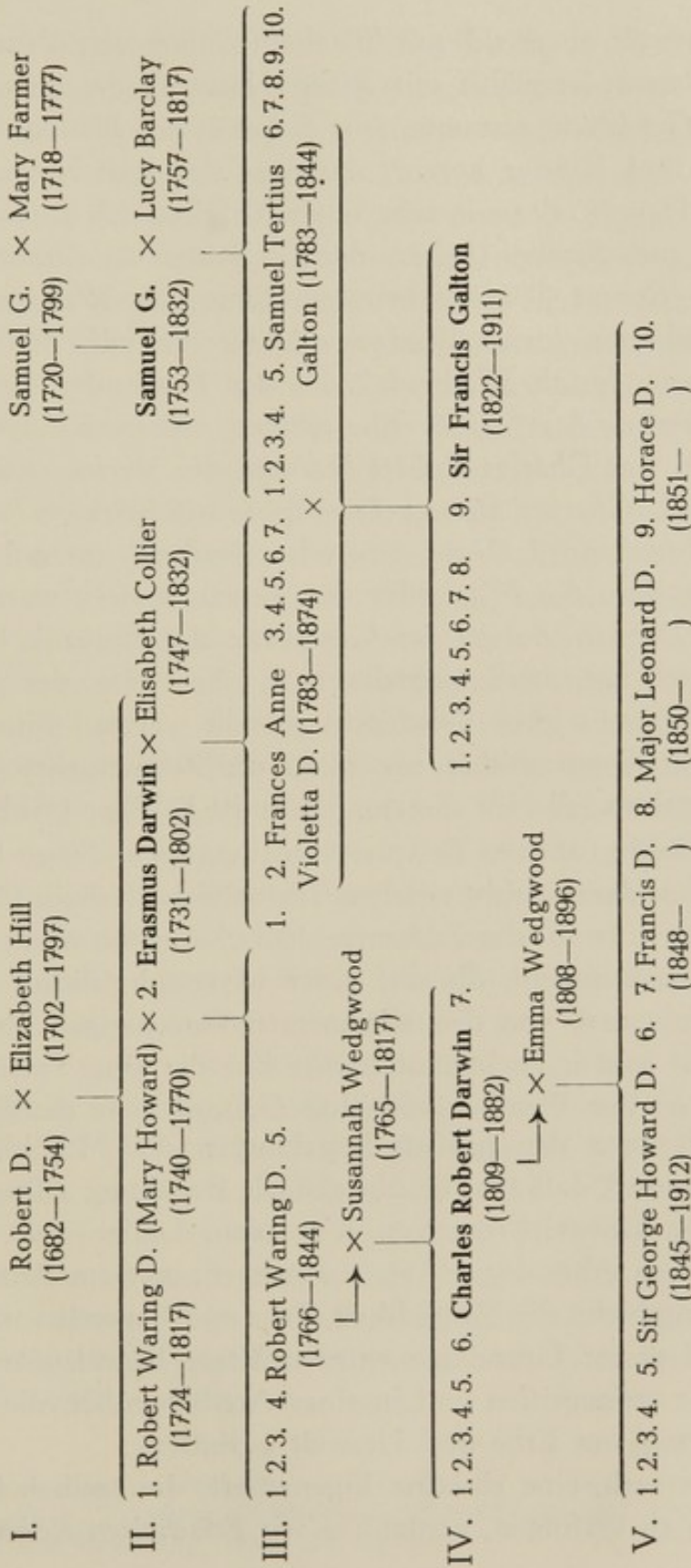


Abb. 61. Hervorragend Begabte aus der Familiengeschichte von Francis Galton.



war schon 50 Jahre alt, als er sich mit *Elisabeth Collier* vermählte. Vorher war *Erasmus Darwin* vermählt mit *Mary Howard*, die ebenfalls aus einem begabten Geschlecht stammte. Aus dieser ersten Ehe von *Erasmus Darwin* gingen fünf Kinder hervor, darunter der weit herausragende *Robert Waring Darwin*, der wie sein Vater Mitglied der Royal Society war, ebenso wie auch *Samuel Galton*, der Großvater väterlicherseits von *Francis Galton*. *Robert Waring* heiratete *Susannah Wedgwood*, die Tochter des berühmten *Josiah Wedgwood*, der ebenfalls Mitglied der Royal Society war. *Josiah Wedgwood* ist der Begründer der Wedgwood-Porzellanwerke. Aus dieser Ehe gingen sieben Kinder hervor. Das sechste Kind war *Charles Robert Darwin*, der Verfasser von „*The origin of species*“. *Charles Robert Darwin* selbst heiratete wiederum eine *Wedgwood* und wurde Vater von zehn Kindern, unter denen sich wieder drei befanden, die Mitglieder der Royal Society waren. Auch Major *Leonard Darwin*, der in der Geschichte der Eugenik bis heute führend gearbeitet hat, muß unbedingt an die Seite der begabten Menschen aus diesem reichen Geschlecht gestellt werden. Einen Überblick über die Familiengeschichte ermöglicht die Zusammenstellung der Hervorragendbegabten, die ich diesem Abschnitt beifüge (Abb. 61).

Es wäre sehr leicht, andere Beispiele hinzuzufügen. Neue Gesichtspunkte werden sich daraus nicht ergeben. Ich halte es deshalb für richtig, darauf zu verzichten. In diesem Zusammenhang ist es vor allem geboten, jene Tatsachen zu sammeln, die auf einer wissenschaftlichen Analyse beruhen. Das kann man von den allgemeinen Forschungen über große Begabungen nicht sagen. Es kommt immer nur die eine Tatsache zum Ausdruck, die aus der Familiengeschichte *Galtons* sehr deutlich wird, daß die Umwelt zwar den großen Begabungen die Möglichkeit der Entfaltung geben muß, daß aber im übrigen die Begabung selbst niemals das Ergebnis von Umweltwirkungen sein kann. Leider steht das Bemühen, Begabungen erbbiologisch zu analysieren, erst am Anfang. Die Zwillingsforschung bietet die Möglichkeit, Erbe und Umwelt voneinander zu trennen. Auf dieser Grundlage wurden ältere Familienforschungen über Begabungen aufgegriffen und in einer Art behandelt, die Schlüsse zur Unterscheidung von Erbe und Umwelt gestatten.

Den ersten Versuch, eine einzelne Eigenschaft, die seelisch bestimmt ist, erbbiologisch zu verfolgen, verdanken wir *Frischeisen-Köhler*. Es ist



ihre Arbeit über „das persönliche Tempo“ (1933). Diese Arbeit schließt sich anderen Untersuchungen an, die auf den Psychologen *Peters*<sup>14</sup> zurückgehen. *Peters* hat die Zeugnisse von Kindern aus mehreren Generationen in ein und derselben Familie miteinander verglichen. Durch Hinzufügung der Zwillingsmethode wurden Ergebnisse erzielt, die jedenfalls eine größere Genauigkeit widerspiegeln und die Macht der Vererbung für geistige Leistungen betonen<sup>15</sup>. Es ist jedoch einleuchtend, daß ein Schulzeugnis eine Fülle von Erblinien einschließen muß, weshalb niemals auf diesem Wege der Erbgang im einzelnen geklärt werden kann. Unvergleichlich enger ist der Begriff einer Eigenschaft wie das persönliche Tempo, obgleich auch hier noch weitere Zerlegungen sein könnten. Unter Tempo versteht man nicht nur ein objektives Melodietempo, sondern gleichzeitig ein subjektives Auffassungstempo, das sich auf jeden ablaufenden seelischen Vorgang anwenden läßt und in allen Handlungen eines Menschen zum Ausdruck kommt. Durch Klopf- und Metronomversuche wurde dieses subjektive Tempo bei einer Reihe von Menschen unter den verschiedensten Lebensbedingungen erfaßt. Die Versuchspersonen mußten innerhalb einer bestimmten Zeitspanne mit dem Finger an den Tisch oder mit dem Fuß auf den Boden klopfen in einem Tempo, das ihnen am besten lag. Die Anzahl der Schläge wurde genau festgestellt. Gleiche Versuche wurden mit einem Metronom unternommen. Das Ergebnis der Versuche bei ein und demselben Probanden war trotz höchster Verschiedenheit in den Umweltbedingungen immer eine gleichmäßige Beständigkeit des Tempos. So groß war die Übereinstimmung, daß selbst Alter und Geschlecht an sich keine Unterschiede ausmachten. Die Anwendung der Zwillingsmethode verfeinerte das Ergebnis. Es wurden 118 Zwillingspaare geprüft, und zwar 53 EZ, 49 ZZ und 16 PZ. Die Verschiedenheit bei ZZ war im Durchschnitt doppelt so groß wie die von EZ. Die Erbbedingtheit ist somit ganz sicher festgestellt. Es ist nicht verwunderlich, daß man die Frage nach dem Erbgang noch nicht lösen kann. Es ist aber der Weg gewiesen, wie man auch über seelische Vererbung präzise Feststellungen erzielen kann.

<sup>14</sup> Die Vererbung geistiger Eigenschaften und die psychische Konstitution, Jena 1925.

<sup>15</sup> Vgl. O. v. Verschuer, Intellektuelle Entwicklung und Vererbung, in G. Just, Vererbung und Erziehung, 1930, 176 bis 207.



Recht wertvolle Ergebnisse sind auch aus jenen Untersuchungen zu erwarten, die sich auf eineiige Zwillingspaare unter dauernd verschiedenen Lebensbedingungen beziehen. Leider sind die Fälle, wo die Trennung der Zwillinge sich über Jahrzehnte erstreckt, sehr selten. Wie schon erwähnt wurde, hat man bis jetzt nur dreizehn Fälle beobachtet. Die Schlußfolgerungen, die man aus den Vergleichen zieht, stimmen nicht überein. Es sei vor allem auf die Tatsache hingewiesen, daß die Ausrüstung des Trieblebens auf Unterschiede hindeutet, die sich besonders bei der Beeinflußbarkeit durch äußere Geschehnisse oder inneres Erleben offenbaren. In einem anderen Fall herrschte hier Übereinstimmung, dafür Verschiedenheit in der intellektuellen Begabung. Verallgemeinerungen sind erst möglich, wenn eine viel größere Zahl von Fällen erfaßt worden ist. Außerdem müssen die Abweichungen eine Erklärung finden. Wer eineiigen Zwillingen begegnet, wird sehr oft durch das Zeugnis der eigenen Mutter feststellen können, daß trotz größter Ähnlichkeit im Körperlichen seelische Verschiedenheiten auftreten, die man nicht erwartet. Gerade diese Tatsachen deuten auf die Eigenstellung der menschlichen Seele im Kreisgang der Vererbung hin.

\*                     \*                     \*

Daß überhaupt das Erbe in das höhere seelische Leben eingreift, wird bis jetzt in erster Linie durch die Abweichungen vom Normalen bewiesen, deren Studium gerade für die Gestaltung der Völker der Zukunft eine große Bedeutung hat.

Ehe ich einen Überblick über die wichtigsten Geisteskrankheiten erblicher Art gebe, seien die Forschungen von *Curtius* herausgehoben, der auf Grundlage von sehr eindringender Familienforschung darauf hinweisen konnte, daß in belasteten Familien eine große Zahl verschiedener Abweichungen vom Normalen auftreten kann. In seinem Buch „Multiple Sklerose und ihre Erbanlagen“ (1933)<sup>16</sup> zeigt er, daß bei den Blutsverwandten der Sklerotiker Krankheitserscheinungen des Nervensystems wesentlich zahlreicher und stärker auftreten als bei der Durchschnittsbevölkerung. Die Intensität der Belastung geht

<sup>16</sup> Vgl. *G. P. Frets*, Die Familie AA, eine Familie mit mehreren Geisteskranken. Zeitschrift für die gesamte Neurologie und Psychiatrie 139, 1932, 694 bis 758.



mit dem Grad der Blutsverwandtschaft parallel. So sind von 45 Blutsverwandten eines Stammvaters, der an krampfiger Rückenmarkslähmung leidet, und einer später geisteskranken Stammutter 23 neuropathologisch abnorm. In einem andern Fall ist der Vater krimineller Psychopath und die Mutter schwachsinnig. Von den 16 Kindern starben sieben in sehr jungem Alter, neun sind neuropathologisch schwer abnorm. Es wäre sicher zu wünschen, daß solche Untersuchungen, die ebenso mühsam wie aussichtsreich sind, in großem Umfange durchgeführt würden. Ein Beispiel aus früherer Zeit ist das große Werk von *Lundborg* über das Bauerngeschlecht in der Provinz Blekinge im südlichen Göthaland, das im Jahre 1913 erschien. Zur Frage der erblichen multiplen Sklerose sei hinzugefügt, daß nach einer Arbeit von *Karl Thums*<sup>17</sup>, der die Zwillingsforschung anwandte, die Krankheit als ein Leiden angesehen wird, das nicht in dem Maße von Erbanlagen abhängt, wie es nach der Familienforschung von *Curtius* scheint. Die Lebensbedingungen dürften eine überragende Rolle spielen.

Nun zu den wichtigsten Geisteskrankheiten, die erblich bedingt sind.

Am meisten beobachtet ist die Schizophrenie. Das Wort bedeutet eine Art Spaltung in den Äußerungen des höheren seelischen Lebens. Die Krankheit ist in ihrer seelischen Ausprägung sehr mannigfaltig. Allen Erscheinungen liegen gänzlich unausgeglichene Antriebe und Hemmungen der Willenssphäre zugrunde. Oft kommt eine fortschreitende Verödung des ganzen Seelenlebens hinzu. Abgesehen von den älteren Untersuchungen eines *Lundborg*, der bereits die Tatsache des rezessiven Erbganges wahrscheinlich machte, verdanken wir die heutige Einsicht wesentlich *Ernst Rüdin* und *Hans Luxenburger*<sup>18</sup>.

<sup>17</sup> Zur Erbpathologie der multiplen Sklerose, eine Untersuchung an 51 Zwillingspaaren. Zeitschrift für die gesamte Neurologie und Psychiatrie 155, 1936, 185 bis 253. Vgl. die kritische Besprechung *Luxenburgers* im Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie 30, 1936, 166 bis 169.

<sup>18</sup> Vgl. zu den folgenden Ausführungen außer den im „Schrifttum“ genannten Arbeiten: *Ernst Rüdin*, Zur Vererbung und Neuentstehung der Dementia praecox, Studien über Vererbung und Entstehung geistiger Störungen. I. Berlin 1916. — Über Vererbung geistiger Störungen. Zeitschr. für d. ges. Neurologie und Psychiatrie 81, 1923. — Erblichkeit und Psychiatrie. Zeitschr. für d. ges. Neurologie und Psychiatrie 93, 1924. — Über die Vorhersage von Geistesstörung in der Nachkommenschaft. Arch. für Rassen- und Gesellschaftsbiologie 20, 1928. — Empirische Erbprognose. Arch. für Rassen- und Gesellschaftsbiologie 27, 1933. — *H. Luxenburger*, Vorläufiger



*Rüdin* hat 1916 eine umfassende Arbeit herausgegeben, die sich auf 701 Familien mit 4823 Geschwistern erstreckt, von denen 765 geisteskrank waren. Ein polymer rezessiver Erbgang und die Häufung der Erkrankung mit dem Alkoholismus der Eltern und mit dem Vorhandensein anderer Psychosen wurden schon damals erkannt. Als Leiter eines großen Institutes für Psychiatrie konnte *Rüdin* die Erfahrungsgrundlage für diese und andere Geisteskrankheiten in der späteren Zeit noch bedeutend verbreitern. 1929 wurden von *Rüdin* folgende Ziffern der Erbprognose der Schizophrenie bekanntgegeben: Ist einer der Eltern schizophran, so sind rund 9 bis 10% der Kinder wieder schizophran, außerdem noch 34 bis 42% schizoid oder anderweitig psychopathisch. Sind beide Eltern schizophran, so finden sich unter den Kindern 53% Schizophrene und 29% Psychopathen. Der Krankheitszustand der bleibenden 18% ist noch nicht geklärt.

Von großem Wert sind die auslesefreien zwillingspathologischen Untersuchungen von *Luxenburger*. *Luxenburger* sagt selbst über seine auslesefreien Serien, daß nur durch sie das verhängnisvolle Märchen von der photographischen Treue der Zwillingspsychologie überwunden werden könnte. Er stellte aus einem Material von 25 000 Geisteskranken, Schwachsinnigen, Psychopathen lückenlose Serien zusammen, die einer Zwillingsgeburt entstammten. Auf diese Weise erhielt er *EZ* und *ZZ*, Diskordante und Konkordante in einem Verhältnis, das ein repräsentatives Abbild der Wirklichkeit darstellt. Auf dem Hintergrund dieser Serien wurden sodann die einzelnen Fälle durchforscht. Im ganzen verfügte *Luxenburger* bereits 1933 über ein Beobachtungsmaterial von 330 Paaren von Zwillingen, von denen

Bericht über psychiatrische Serienuntersuchungen an Zwillingen. Zeitschr. für die ges. Neurologie und Psychiatrie 166, 1928. — Psychiatrisch-neurologische Zwillingspathologie. Zentralblatt für Neurologie 56, 1930. — Die wichtigsten Ergebnisse der psychiatrischen Erbforschung und ihre Bedeutung für die eugenische Praxis. Arch. für Gynäkologie 141, 1930. — Psychopathologie und Erbllichkeit. Abhandlungen für Neurologie usw. Heft 61, I, 1930. — Zur Frage der Manifestationswahrscheinlichkeit des weiblichen Schwachsinn und der Letalfaktoren. Zeitschr. für die ges. Neurologie und Psychiatrie 135, 1931. — Psychiatrische Heilkunde und Eugenik, Berlin und Bonn 1932. — Temporäre Strahlenamenorrhöe und menschliche Erbforschung. Strahlentherapie 45, 1932. — Über einige praktisch wichtige Probleme aus der Erbpäthologie des zyklotymen Kreises. Studien an erbgleichen Zwillingspaaren. Zeitschr. für die ges. Neurologie und Psychiatrie 146, 1933. — Die Ergebnisse der Erbprognose in den vier wichtigsten psychischen Erbkreisen. Zeitschr. für psych. Hygiene 1933.



mindestens ein Partner geistig abnorm und in einer Anstalt war. Es waren unter 21 schizophrenen EZ 14 Konkordante und 7 Diskordante. Ihnen stehen 37 diskordante ZZ gegenüber. Die Penetranz der Reaktionskraft der Schizophrenie ist somit durchaus verschieden, obgleich auslösende Einflüsse der Umwelt in diesem Fall bis jetzt nicht nachweisbar waren. Auf Grundlage der Familienforschung ist die Erkrankungs-wahrscheinlichkeit nach *Luxenburger* bei den Geschwistern von Schizophrenen 7,5%, bei den Kindern 9,1%, bei den Enkeln 2,4% und in der Durchschnittsbevölkerung 0,85%. Die Zahl der bedenklichen Typen wird von ihm unter den Geschwistern von Schizophrenen mit 32,8% angegeben, unter den Kindern mit 44%, unter den Enkeln mit 33,3% und in der Durchschnittsbevölkerung mit 15,6%.

Die zweite erbliche Geisteskrankheit, die ebenfalls besonders von *Ernst Rüdin* und *Hans Luxenburger* untersucht wurde, ist das manisch-depressive oder manisch-melancholische oder zirkuläre Irresein. *Lenz* nennt die Krankheit in Anpassung an Schizophrenie Zyklopathie — darauf hindeutend, daß hier extreme Stimmungslagen tiefster Traurigkeit und ausgelassener lustbetonter Erregtheit miteinander wechseln. Dazwischen liegen Zeiten normaler Stimmungslage. Mit dieser Geisteskrankheit ist nicht selten hohe Begabung vereint.

1929 teilte *Rüdin* mit, daß unter den Nachkommen von zwei manisch-depressiv geisteskranken Eltern 62,5% manisch-depressive und 37,5% zyklod-psychopathische Kinder zu erwarten sind. Wäre nur einer der Eltern manisch-depressiv geisteskrank, wären die Kinder zu gleichen Teilen von etwa je 33% manisch-depressiv und zyklod-psychopathisch.

Nach *Luxenburger* ist die Zahl der manisch-depressiv kranken Kinder von manisch-depressiv kranken Eltern 30%, der hypomanischen und depressiven Kinder 50%, der Zyklotyphen im ganzen 80% und der psychopathisch Auffälligen 90%. Es bleiben also nur 10% unauffällige Typen übrig. Ist einer der Eltern manisch-depressiv geisteskrank und der andere ein anderer Typ des zyklotyphen Kreises, so sind sicher 21,4%, vielleicht sogar 25% der Kinder manisch-depressiv geisteskrank, 17,9% sind hypomanische und depressive Typen; überhaupt zyklotype Typen 78,6% und psychopathisch Auffällige 82,1%. Die Zahl der unauffälligen Typen ist 17,9%. Ist einer der Eltern manisch-depressiv



und der andere kein Typ des zyklotyphen Kreises, so ist die Zahl der manisch-depressiven Kinder sicher 16,1%; die anderen Zahlen sind 14,5%; 60,5%; 75,8%; 24,2%. Die Erkrankungswahrscheinlichkeit der Geschwister von Manisch-depressiven an derselben Geisteskrankheit ist 13,5%, die der Kinder (wegen Dominanz der Anlage) 32,3%. Die Erkrankungswahrscheinlichkeit der Durchschnittsbevölkerung ist 0,44%. Die verschiedenen Typen, die auch in der Diskordanz von EZ auftreten, dürften nach *Luxenburger* der Ausdruck verschiedenartiger und verschieden zahlreicher Anlagen sein. Für die quantitativen Manifestationsschwankungen nimmt *Luxenburger* eine verschiedene Penetranz der Gene oder genauer der Reaktionsbereitschaft der Gene an. Die Außenfaktoren dürften in tief eingreifenden biologischen Geschehnissen, wie Pubertät, Schwangerschaft, Schädigungen innersekretorischer Drüsen, zu suchen sein.

Die dritte Art von erblichen Geisteskrankheiten faßt man mit dem Wort Oligophrenie oder Schwachsinn zusammen. Je nach dem Grade der Ausprägung in drei Stufen — Debilität, Imbezillität, Idiotie — unterschieden, setzt diese Krankheit das gesamte höhere seelische Leben in seiner Leistungsfähigkeit herab. Nicht alle Formen, die phänotypisch das Bild des Schwachsinns widerspiegeln, sind erblich. Umwelteinflüsse, wie Gehirnverletzungen, Alkoholismus, Syphilis, können zerstörend auf das Zentralnervensystem einwirken. Doch wie die weit überwiegende Konkordanz der EZ gegenüber der Diskordanz von ZZ erweist, ist der größte Teil aller Fälle von Oligophrenie ererbt, wenn auch im Erbgang vielleicht in der Gradausprägung verschieden. *Luxenburger* glaubt in Anlehnung an *Rosanoff*, daß in vielen Fällen ein dimer rezessiver Erbgang vorliegt, wobei das eine Gen in einem Autosom, das andere im Geschlechtschromosom vermutet wird. Jedenfalls kann *Luxenburger* auf das von *Smith* in Dänemark erforschte Material hinweisen und die Übereinstimmung mit den Zahlen von *Rosanoff* dartun. Den rezessiven, wahrscheinlich monomeren Charakter, der von andern, wie *Lange* und *Brugger*, angenommen wird, bestätigt auch *Torsten Sjögren* für seine Untersuchungen einer nordschwedischen Bauernpopulation, in der die Schwachsinnigen das Intelligenzalter eines drei- bis sechsjährigen Kindes aufwiesen.



Eine vierte Gruppe erblicher Geisteskrankheiten nennt man *genuine Epilepsie*. Das Wort *genuin* deutet an, daß es andere Fälle von Fallsucht gibt, die in Umwelteinflüssen ihre Ursache haben. Nach *Luxenburger* ist auf Grundlage der allerdings noch längst nicht ausgiebig genug gewonnenen Erfahrung die Erkrankungswahrscheinlichkeit der Geschwister von erblichen Epileptikern 3%, die der Kinder 10%, während die Erkrankungswahrscheinlichkeit für die Durchschnittsbevölkerung mit 0,3% angegeben wird. Epilepsieähnliche Psychosen sind bei den Geschwistern von erblichen Epileptikern zu 19% zu erwarten. Die Zahl der übrigen abnormen Typen unter den Geschwistern ist nach den vorliegenden Zahlen 16%, die der bedenklichen Typen 38%. Wie dringend notwendig es ist, gerade den Epilepsiekreis zumal mit Hilfe der Zwillingsforschung genauer zu untersuchen, folgt aus einer Veröffentlichung von *Abadie* über die Ätiologie der Epilepsie. *Abadie* meint, er müsse die Erblichkeit als wesentliche Ursache ablehnen, was im Vergleich mit den sonst vorliegenden Forschungen bestimmt zu weit geht.

Eine fünfte Erbkrankheit, die das höhere seelische Leben eines Menschen beeinflussen mag, ist die *Huntingtonsche Chorea*, die allerdings sehr selten ist. Der Name geht auf einen amerikanischen Arzt zurück. Eingeleitet durch motorische Störungen, folgen psychische, zumal sittlicher Art. Die Krankheit ist dominant.

Ehe ich die letzte Gruppe schwerer Geisteskrankheiten erwähne, die am stärksten ins Triebleben übergreift, mag ein kurzes Wort über die vielen Formen erblicher Psychopathie schizoider und zyklorder Typen eingefügt werden. Der um die Erforschung der Geisteskrankheiten hochverdiente *Johannes Lange*<sup>19</sup> beschreibt diese Gruppe mit folgenden Worten: „Es handelt sich zum großen Teil um Menschen, die vorwiegend freudlos, vielfach gequält, oft genug aber auch antisozial im eigentlichen Sinne des Wortes sind. Mörder und Totschläger sind vielfach schizoide Menschen. Aber über diesen Geißeln der Menschheit und über den Lasten, welche die Schizophrenen selbst und die zahllosen Psychopathen in ihren Leidenszuständen der Allge-

<sup>19</sup> Vgl. Die Eugenik im Dienste der Volkswohlfahrt. Veröffentlichungen aus dem Gebiet der Medizinalverwaltung, Bd. 38, Heft 5, 1932.



meinheit bringen, darf die Not der Betroffenen selbst und vor allem jene ihres nächsten Umkreises nicht vergessen werden. Nur wer dies immer erneut mit angesehen hat, kann ermessen, wie ein geliebter Kranker das Schicksal einer ganzen Familie entscheidend bestimmen kann. Oft genug gehen alle Ersparnisse darauf, bedeutet der Kranke durch die nötig werdende Anstaltsunterbringung die Einschränkung des Lebensraumes zahlreicher Familienangehöriger, die Überschuldung eines kleinen Gutes und dessen Verlust. Ich denke aber auch an die Qual, die Zwangsmenschen um sich verbreiten, an Scham und Schande, die ein krimineller Schizoider in die Familie bringt, an die Opfer von Sittlichkeitsverbrechen, an die gebrochenen Lebensfreuden der von brutalen sadistischen Vätern gequälten Kinder. Gerade an diese. Es verrinnt ein unendliches Maß menschlichen Leides, wenn möglichst viele dieser Menschen gar nicht erst geboren werden.“

Die letzte Gruppe von erblichen Krankheiten des Zentralnervensystems bezieht sich auf das Verbrechen.

Zu dieser schweren und wichtigen Frage sei zunächst die grundlegende Arbeit des eben erwähnten *Johannes Lange* angeführt, die den Titel trägt „Verbrechen als Schicksal“ (1929). Der Titel findet seine Erklärung in der Bemerkung des Forschers, daß es „nicht nur vom Ursprungsmilieu abhängig ist, in welcher Schicht der Gesellschaft der einzelne sich findet und welchen sozialen Verbrechensanreizen er ausgesetzt ist; im Gegenteil, auch darüber bestimmt die Artung“. Die Untersuchungen *Langes* wenden die Zwillingsmethode auf Verbrecher an. Von 13 EZ sind 10 in dem Sinne konkordant, daß beide Partner bestraft worden waren. Weiter erwähnt *Lange*, daß die einzelnen Entgleisungen um die gleiche Lebenszeit einsetzten und daß sogar das Verhalten vor Gericht und im Strafvollzug sehr ähnlich gewesen sei. Was die drei diskordanten Fälle der EZ angeht; so ist bei zwei Zwillingspaaren jeweils bei dem kriminellen Partner eine schwere Gehirnschädigung nachgewiesen, die sich in eindeutige Beziehung zum Verbrechen bringen läßt. Im dritten Fall der Diskordanz lag der Grund der Verschiedenheit nicht nur in sozialen und erlebnismäßigen Faktoren. Bei den 17 ZZ umfaßt die Diskordanz 15 Fälle, eine Häufigkeit, die der allgemeinen Kriminalität bei Geschwistern von Kriminellen entspricht. Viele der Verwandten der EZ sind psychopathisch.



*Heinrich Kranz* stimmt grundsätzlich mit *Lange* überein. Seine Forschungen wurden abschließend in einem Werk niedergelegt, das den Titel trägt „Lebensschicksale krimineller Zwillinge“ (1936). In dieser Arbeit ist der Ähnlichkeitswert der Kriminalität mit erhöhter Sorgfalt verglichen worden. Wenn man die Unterscheidung von Konkordanz und Diskordanz davon abhängig macht, ob beide Paarlinge irgendwie und irgendwann im Leben straffällig geworden sind, so ist das Verhalten der Konkordanten zu den Diskordanten bei den EZ 20 Paare zu 11 Paaren, bei den ZZ 23 Paare zu 20 Paaren. Wird dagegen die Ähnlichkeit in der Deliktshäufigkeit, in der Strafhöhe, in der Deliktsart, im Beginn der Kriminalität genau verglichen, so erkennt man, daß konkordante Kriminalität bei EZ nicht dasselbe bedeutet wie bei ZZ, daß vielmehr konkordante EZ reichlich doppelt so ähnlich und nur halb so unähnlich sind wie konkordante ZZ, ein Ergebnis, das nach dem ausführlichen zweiten Teil der umfassenden Arbeit, die alle Lebensschicksale eingehend schildert, eine psychologisch noch viel feinere Genauigkeit erfährt. So kommt *Kranz*, der auch die gestaltenden Momente, die außerhalb des Erbkreises liegen, wertet, zu der zusammenfassenden Feststellung, daß etwa zwei Drittel bis drei Viertel aller EZ-Paare kriminell konkordant sind, während die Konkordanz bei ZZ nur die Hälfte zu umfassen braucht, und daß Konkordanz im Durchschnitt bei ZZ eine viel geringere Ähnlichkeit einschließt als bei EZ. Damit ist die Tatsache, daß das Verbrechen im biologischen Erbe eine Ursache haben kann, erneut erwiesen. Die diskordanten und nur wenig konkordanten EZ zeigen jedoch, daß auch andere als erbliche Faktoren mitwirken. *Kranz* schreibt wörtlich: „Von den in der Persönlichkeit des Täters liegenden Faktoren haben wesentliche Bedeutung der Schwachsinn und gewisse Psychopathie-Formen, die sicher einen erblichen Kern haben. Von Umweltwirkungen kommen den vielen direkten Erziehungseinflüssen im engeren Sinne größere Bedeutung zu, ferner dem Familienmilieu, das jedoch andererseits weitgehend Ausdruck des vorhandenen Bestandes an Erbqualität ist. Eine bescheidenere Rolle scheint das Geburtstrauma zu spielen, eine größere in einzelnen Fällen exogene Krankheit als direkte Ursache oder als seelischer Schock. Auch das Eheschicksal kann richtunggebend sein; jedoch ist dies, wie überhaupt die Sexualität, meist ein Ausdruck anlagemäßiger Bereitschaft zur Lebensformung. Das



Massenexperiment der Arbeitslosigkeit zeigt zudem, daß sich mit dem Eintritt sozialer Katastrophen die Gelegenheit zum Kriminellwerden erheblich steigert. Grundsätzlich steht jedem die Möglichkeit offen, irgendwie einmal mit der bestehenden Ordnung in Konflikt zu geraten, jedoch ist die Bereitschaft dazu eine sehr verschiedene.“

Eine dritte Arbeit, die ebenfalls viel Umsicht fordert und verrät, geht auf *Friedrich Stumpfl* zurück. Sie ist fast zu gleicher Zeit wie die Arbeit von *Kranz* erschienen und trägt den Titel „Die Ursprünge des Verbrechens, dargestellt am Lebenslauf von Zwillingen“ (1936). Es sind darin, abgesehen von den *PZ*, 18 *EZ* und 19 *ZZ* genau gewertet. Im Ergebnis stimmt *Stumpfl* mit *Kranz* wesentlich überein. Außer dieser Untersuchung liegt von *Stumpfl* noch eine weitere Prüfung<sup>20</sup> der wichtigen Frage vor, die die Kriminalität bei den Geschwistern und bei den Vettern und Basen Krimineller behandelt.

*Stumpfl* unterscheidet einmalige Rechtsbrecher und Rückfällige. In der ersten Gruppe sind 166 Ausgangsfälle, in der zweiten 195. Maßgebend waren die Berichte der kriminalbiologischen Sammelstelle in Bayern, die *Viernstein* organisiert hat. Hinzu kommen viele sonstige Auskünfte, die in etwa 1500 Fällen von *Stumpfl* persönlich eingeholt wurden. *Stumpfl* fand unabhängig vom Einfluß der Umwelt unter den Verwandten von Rückfälligen relativ mehr Kriminelle und mehr Rückfällige als unter den Verwandten von einmaligen Rechtsbrechern. Weiter waren auch unter den kriminellen Brüdern und Vettern von Rückfälligen relativ mehr Rückfällige als unter den kriminellen Brüdern oder Vettern von Einmaligen. Auch der Grad der Verbrechen ist bei den Verwandten der Rückfälligen größer als bei den Verwandten der Einmaligen. Die Forschungen über das Verbrechen bilden einen Anfang zur Lösung der großen Frage der Verbindung von Charakter und Vererbung. In einem Aufsatz über diesen Gegenstand, den *Stumpfl* in dem Buch „Die Persönlichkeit im Lichte der Erblehre“ (1936) von *Johannes Schottky* veröffentlicht, ist, wie der Verfasser selbst andeutet, mehr vom Charakteraufbau die Rede als von seiner Vererbung, zum Zeichen dafür, daß die Vererbungsforschung noch ganz neue Wege gehen muß, um neue Wahrheiten auf diesem Gebiet zu erschließen. Vielleicht würden die alten

<sup>20</sup> Erbanlage und Verbrechen, I. Teil. Zeitschrift für die gesamte Neurologie und Psychiatrie 145, 1933, 283 bis 326.



Wege genügen, nur ist eine viel tiefere Analyse der einzelnen Fälle notwendig. Jedenfalls wird noch viel Forschung erforderlich sein, um die Fragen, die der Titel des Buches von *Schottky* anzeigt, beantworten zu können.

## 2. Ergebnisse der Stammesforschung

Während die menschliche Erblehre die Gleichheit der Formen in der Folge der Generationen zu erklären sucht, soll, wie bereits im zweiten Abschnitt hervorgehoben wurde, die Entwicklungslehre die Verschiedenheiten in der Stammesgeschichte darstellen und auf ihre Ursachen zurückführen. Darum trägt dieser Abschnitt die Überschrift „Ergebnisse der Stammesforschung“. Naturgemäß ist das Ergebnis der Forschung auf diesem Gebiet sehr viel bescheidener als auf dem Gebiet der Erblehre, obgleich auch hier viele Mühe aufgewandt wurde, um die genetischen Zusammenhänge klarzulegen. Um das Problem der stammesgeschichtlichen Entwicklung zu verstehen, muß man von der biologischen Vielfältigkeit in der gegenwärtigen Menschheit ausgehen. Ich beginne daher mit einem Überblick über die Rassen der Gegenwart, wobei ich mir allerdings bewußt bin, daß die Zukunft an dieser systematischen Zusammenfassung zumal in den Unterabteilungen der Rassenkreise noch viel ändern wird.

Als Menschenrasse — der Begriff der Rasse ist nach Ursprung und Anwendung durchaus nicht eindeutig — bezeichnet man einen mehr oder weniger umfassenden Formenkreis, der sich durch bestimmte körperliche und seelische Merkmale ererbter Art von anderen Formenkreisen unterscheidet. Aus dem vorausgehenden Abschnitt dieses Buches weiß man, welche ererbten Eigenschaften des Menschen als Rasseeigenschaften in Frage kommen können. Die Erbforschung wird vor allem Seelisches zu untersuchen haben. Grundsätzlich werden seelische Rassenunterschiede durchaus anerkannt. Aber der wissenschaftliche Nachweis, der über die vergleichende Kulturbetrachtung von Völkern hinausgeht, muß erst erbracht werden<sup>21</sup>. Dabei ist es von größter Wichtigkeit, nicht etwa seelische Ausrüstungen, die allen Menschen aller Rassen, trotz tief-

<sup>21</sup> Vgl. auch *Rudolf Fick*, Einiges über menschliche Rassenfragen. Preußische Akademie der Wissenschaften, Phys. math. Klasse. 1935, XIX.



gehender Unterschiede, grundsätzlich gemeinsam sind, als Rasseeigenschaften zu bezeichnen. Ich erwähne nur das Abstraktionsvermögen, das entscheidend ist für die Erforschung der Wahrheit und für den Aufbau von Kultur. Auch die individuellen Begabungen des Menschen sind nicht ohne weiteres Rassenbegabungen. Ich erinnere an die Fähigkeit künstlerischer Gestaltung als solche. Leider ist es so schwer, aus der Begabung von Völkern, die doch durchweg geschichtlich gewordene Mischungen von Rassen darstellen, den Anteil der einzelnen Rassen an der Gesamtleistung des Volkes zu bestimmen. Auch ist es bis jetzt unmöglich, mit bestimmten körperlichen Eigenschaften Seelisches zu verbinden, so daß die körperlichen Merkmale ohne weiteres und grundsätzlich als Anzeichen bestimmter seelischer Merkmale gelten können. Hinzu kommt die Unterscheidung erblicher Reaktionsbereitschaft von den Einflüssen, die durch bestimmte Lebensbedingungen und deren plötzliche oder allmähliche Veränderung hervorgerufen werden. Trotzdem kann man in rohen Umrissen aus der Kulturgeschichte der Völker gewisse Schlüsse ziehen, die die seelische Prägung der einzelnen Rassen als solche betreffen.

Viel leichter lassen sich körperliche Eigenschaften miteinander vergleichen. Darum beruhen die Unterscheidungen der Rassen so weitgehend auf körperlichen Kriterien, daß z. B. ein v. *Eickstedt* nur dieses Wort in die Definition der Rasse aufgenommen hat, obgleich auch er grundsätzlich nicht daran zweifelt, daß das Seelische einzubeziehen ist, wie er selbst in einer eigenen Arbeit ausgiebig darzulegen suchte. Die körperlichen Eigenschaften selbst betreffen vor allem die helle, schwarzbraune oder gelbe Hautfarbe, die Haarform und -farbe, die Körpergröße, die Lang- oder Kurzköpfigkeit, die Form eines steilgewölbten oder vorspringenden Hinterhauptes, die Jochbogenbreite, die konvexe, gerade oder konkave Form des Nasenrückens, die Rumpf- und Gliedmaßenlänge.

Auf Grund solcher Unterscheidungen wurden im Laufe der Zeit immer neue Versuche gemacht, eine Rasseneinteilung der Menschheit zu finden. Selbstverständlich war die Grundlage im Anfang weit weniger umfassend als heute. So kam *Blumenbach* in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts zu seiner Rasseneinteilung in weiße, gelbe, schwarze, braune und rote Menschenkreise. Der schwedische Anatom *Anders*



*Retzius* fügte um die Mitte des 19. Jahrhunderts das wichtige Merkmal der Schädelgröße hinzu. Bald darauf faßte *Deniker* eine größere Anzahl von körperlichen Eigenschaften zusammen, um eine neue Rasseneinteilung auszubauen. Schon *Deniker* unterschied in Europa eine nordische, mediterrane, alpine und dinarische Rasse. Auch die ostbaltische Rasse hat er als solche erkannt. *Deniker* war es auch, der nur dann ein Merkmal als Rassenmerkmal gelten ließ, wenn die Erbllichkeit angenommen werden konnte. Der wissenschaftliche Einbau der Erblehre in die Anthropologie geht auf *Eugen Fischer* zurück, der zuerst die Anwendung des Mendelismus auf bestimmte körperliche Eigenschaften des Menschen vollzog, die als Rasseeigenschaften gelten. Das klassische Werk trägt den Titel „Die Rehobother Bastards und das Bastardierungsproblem beim Menschen“. Es erschien 1913. Die Untersuchungen beziehen sich auf Nachkommen von Buren und Hottentottenfrauen im früheren Deutsch-Südwest-Afrika. Eine übersichtliche Zusammenfassung verdanken wir *v. Eickstedt*. Sie ist niedergelegt in dem Werk „Rassenkunde und Rassengeschichte der Menschheit“, das mit hinreißender Gestaltungskraft geschrieben ist. Das Werk erschien 1934. Nach einer Einleitung, die sowohl die Grundlagen der Rassenkunde als auch den Ursprung und die Entfaltung der Menschheit schildert, durchwandern wir die verschiedenen Erdteile: den asiatischen Großraum, Europa bis zur Sahara, das negride Afrika, Ozeanien und die beiden Amerika. In jedem Fall werden die Körperformgruppen unter Zuhilfenahme eines reichen Bilderschatzes beschrieben und die Biodynamik, die den Wandel der Völker aus Erbstrom und Umwelt erklärt, mit seltener Kombinationsgabe erfaßt. Wer gleichzeitig den Band über Anthropologie, den *Eugen Fischer* in dem großen Werk „Die Kultur der Gegenwart“ weitgehend gestaltet hat, durcharbeitet, vermag den Stand der Forschung auf diesem Gebiet zu überblicken. Sehr viel zur Verbreitung seiner Anschauungen über Rassen und deren körperliche und seelische Eigenart hat *Hans Günther* in seinen zahlreichen Schriften beigetragen. Genannt sei besonders die „Rassenkunde des deutschen Volkes“, deren letzte Auflage 1935 erschien. *Günther* und *Clauß* sind es vor allem, die sich um die Erfassung und Abgrenzung von seelischen Rasseeigenschaften bemühen und manche vielsagenden Beobachtungen, Bilder und Vergleiche in ihren Schriften festzuhalten suchen.



Um nun einen Überblick über die Menschenrassen (Abb. 62 bis 85 [Tafel]) zu geben, gehen wir von der Urheimat der Menschheit aus, die in Hochasien liegen dürfte. Einschneidende Umweltänderungen, die mit den längst vergangenen asiatischen Eiszeiten zusammenhängen, werden die Abwanderungen hervorgerufen haben, durch die Zentralasien zu einer Rassenscheide wurde. Die östliche Menschheit entwickelte sich zum mongoliden oder gelben Rassenkreis, die nördliche zum europiden oder weißen Rassenkreis und die südliche zum negriden oder schwarzen Rassenkreis. Die konkreten Ursachen der Umwandlungen kann niemand ausdeuten. Wir müssen uns mit dem Hinweis auf Gesichtspunkte bescheiden, die in dem Abschnitt über allgemeine Erb- und Entwicklungslehre bereits auseinandergesetzt wurden. Bei den Wandlungen mögen überall gleichartige Mutationen aufgetreten sein, wie *Eugen Fischer* für die Hauptrassenkreise an einer Reihe von Eigenschaften nachgewiesen hat. Ich komme auf diese Beobachtungen noch zurück. Hier werden sie nur deshalb erwähnt, damit man nicht etwa aus gleichen körperlichen Merkmalen in verschiedenen Rassen eine unmittelbar gemeinsame Abstammung ableitet.

In seinen charakteristischen Eigenschaften zeigt der mongolide Formenkreis, der sich über Ost-, Mittel- und Nordasien ausbreitet und mit dem die Eskimos und die amerikanische Urbevölkerung der Indianer verwandt sind, eine kurzköpfige Menschheit von breiter, untersetzter Gestalt mit breitem und flachem Gesicht und breitwurzelliger und flacher Nase. Die Haut ist dick und gelblich. Das Haar straff und schwarz. Das Auge von großen Augenhöhlen umrahmt. Die Augenspalte ist eng, der äußere Augenwinkel geschlitzt, der innere durch eine Augenfalte geformt. Die Kiefer erscheinen oft vorspringend, zumal der Oberkiefer.

Im Seelischen scheint dieser Rassenwelt in Übereinstimmung mit der körperlichen Grundform eine seltene Standfestigkeit und Ausdauer auch in dürftigen Lebensverhältnissen eigen zu sein. Die Staaten, die die mongolide Welt aufrichtet, sind fest gefügt und überdauern lange Zeiträume. Vielleicht ist der Vergleich begründet, den ich anderswo angedeutet habe, daß die Mongoliden mit den Grundwogen des Meeres verglichen werden können — schwer in Gang zu setzen, aber wenn



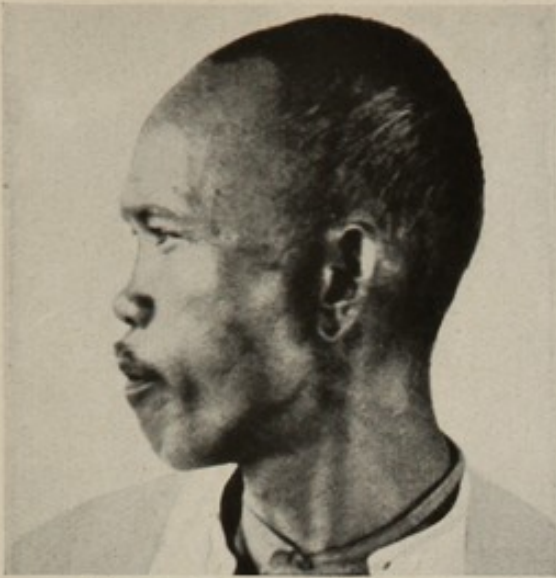


Abb. 62. Palämongolide Rasse.



Abb. 63. Tungide Rasse.

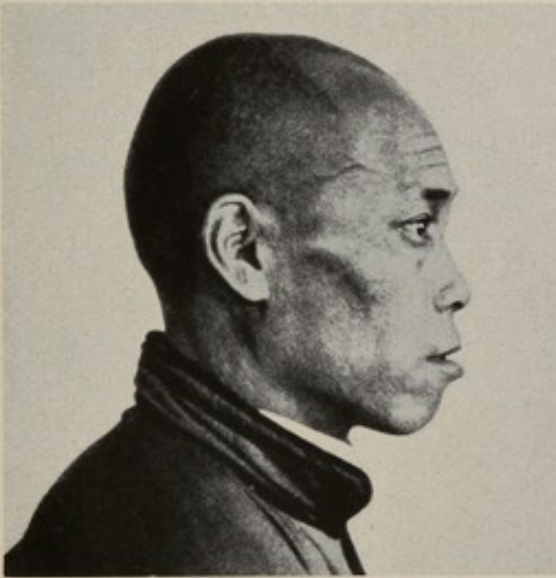


Abb. 64. Sinide Rasse.



Abb. 65. Palänegride Rasse.

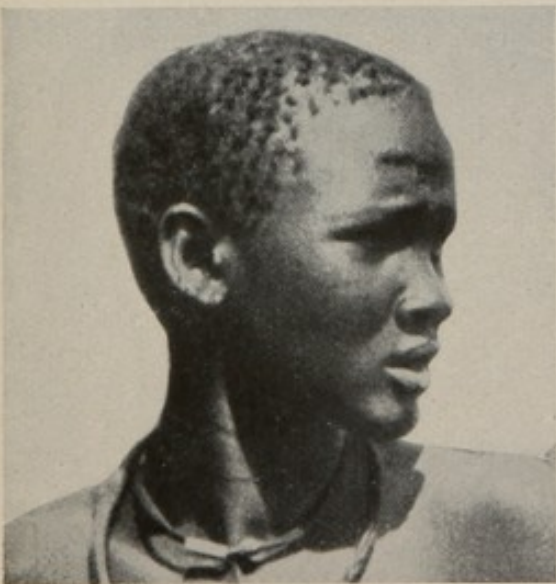


Abb. 66. Graslandneger.

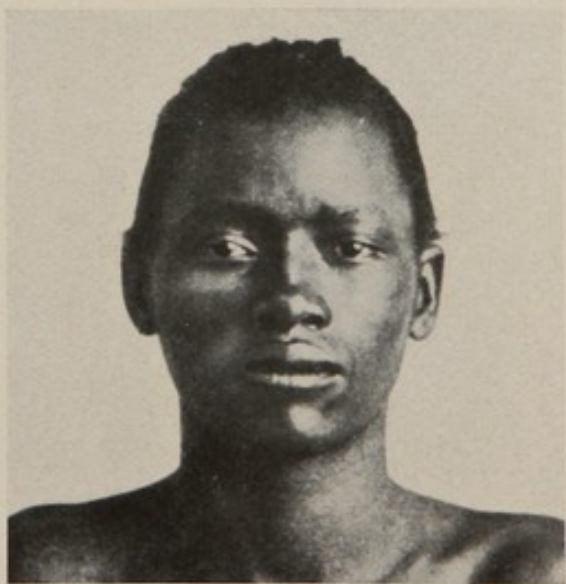


Abb. 67. Bantuneger.



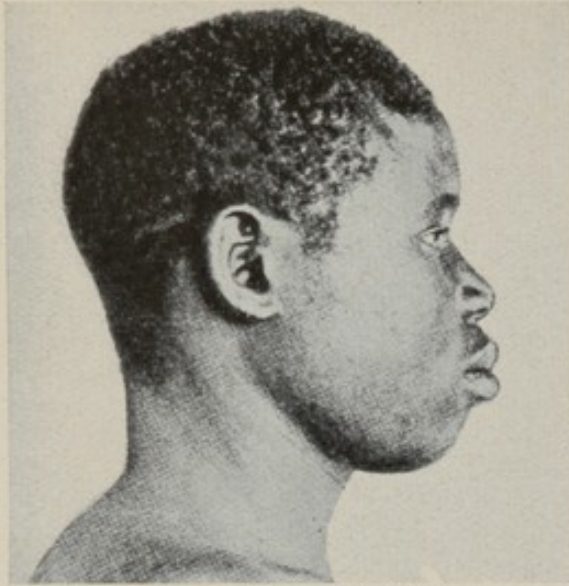


Abb. 68. Neger des Sudan.

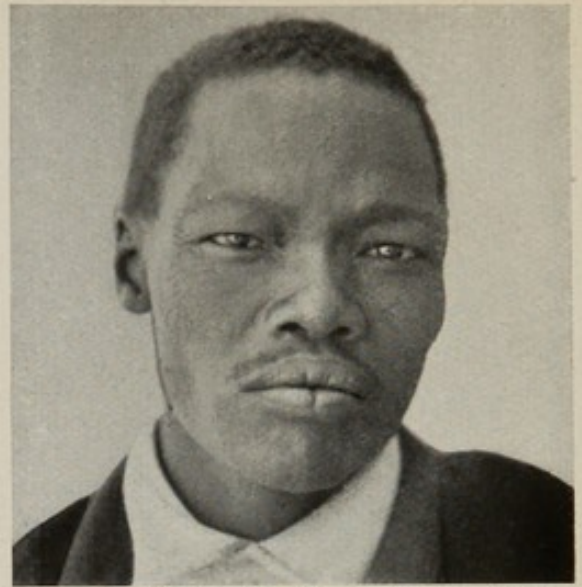


Abb. 69. Khoisanide Rasse (Hottentotte).

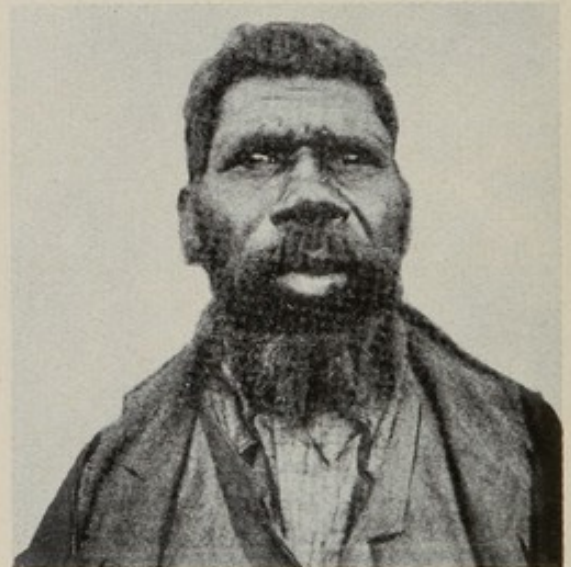
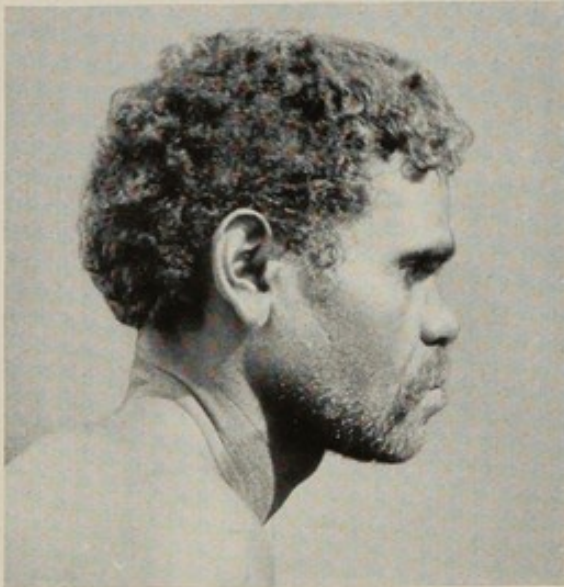


Abb. 70 und 71. Australide Rasse.



Abb. 72. Melanide Rasse.



Abb. 73. Weddide Rasse.



aufgewühlt, von großer Wucht. Die Urwüchsigkeit des Lebens hat nichts an Kraft eingebüßt.

Man unterscheidet im mongoliden Rassenkreis eine südliche und eine nördliche Zone. Die südliche, die im südlichen China wohnt, gilt als eine alte Form, weil sie am wenigsten differenziert erscheint. Sie heißt deshalb die palämongolide Rasse. Die mongolide Eigenart ist besonders scharf in der nördlichen Zone ausgebreitet, zumal in der tungiden Rasse der nördlichen Randgebiete und der Wüste Gobi. Abgeschwächt in den Formen ist der Mensch der siniden Rasse im nördlichen China. Die Sibiriden am Nordrand Asiens gelten schon als Übergangsformen zum europiden Rassenkreis.

Abgesehen von den zwerghaften Pygmäen, sind die Menschen des negriden Kreises schlank gebaut, meist mit langem, schmalem Schädel und mit langen Unterarmen und Unterschenkeln. Die Hautfarbe ist ganz allgemein hellbraun bis schwarzbraun. Das Haar dunkel, kraus oder gar bis auf die Haarwurzeln eng spiralig gedreht. Charakteristisch sind auch die wulstigen, aufgeworfenen Lippen und die breite, rundkuppige Nase mit aufgeblähten Flügeln. Gerade beim Neger erscheint der Hinweis von *Fick*, der sich auf den Rassengeruch bezieht, begründet.

Das seelische Gepräge ist rassenmäßig völlig anders als bei den Mongoliden. Man hat den Eindruck einer viel leichteren „Struktur“, die in ihrer Einwirkung stark von den Sinneseindrücken des Augenblicks abhängt. Der Negerwelt eigentümlich ist das Fehlen von Eigenschaften, die für herrschende Völker entscheidend sind. So blieben selbst nach ihrer Befreiung aus langer Knechtschaft z. B. die Neger der Neuen Welt den Weißen unterworfen. Der Negride ist noch mehr als der Mongolide für die Europiden fremdrassig. Deshalb ist die Beurteilung für uns auch so schwer. Besonders hervorragende Fähigkeiten, die man, mit unseren Maßstäben gemessen, gelegentlich behauptet, sind wohl mehr individuell bestimmt und kein Zeichen für die rassenmäßige Begabung. Diese liegt sichtlich auf ganz anderen Gebieten, wie ich selbst in Virginia wiederholt beobachten konnte.

Außer den Palänegriden Zentralafrikas, die eine tropische Altform des Urwaldes darstellen, unterscheiden wir die Graslandneger am oberen Nil, die Bantuneger und die Neger des



Sudan. Von den übrigen Einwohnern Afrikas haben die hellfarbigen Khoisaniden, d. h. die Buschmänner und Hottentotten, zugleich mongolide Eigenschaften, während die Äthiopier eine europide Zwischenform darstellen. An außerafrikanischen Negriden sind vor allem die Altformen der Australiden, die *Eugen Fischer* aus guten Gründen als eigenen großen Rassenkreis hinstellt, zu erwähnen, ferner die Melaniden in Indien und die Negritos auf den Philippinen.

Es bleibt der europide Formenkreis, der über Europa hinaus im Süden bis zur Sahara und im Osten bis Vorderasien, Vorderindien und das Hochland von Turan hinübergreift. Von *Eickstedt* unterscheidet drei Rassengürtel, die dem Klima und der Architektonik des Erdteiles folgen. Hellfarbig ist im nördlichen Kreis die langschädelige nordische und fälische Rasse, ferner im Osten von Nordeuropa die rundköpfige ostbaltische Rasse. Dunkelfarbig ist sodann der Kurzkopfgürtel der alpinen und dinarischen Rasse um die Höhenzüge Mitteleuropas, ferner die armenide oder vorderasiatische und turanide Rasse in Asien. Der Südgürtel umfaßt wieder langköpfige, aber dunkle Formenkreise: die Mediterranen um das Mittelmeer, die Orientaliden in Nordafrika und Arabien und die Indiden in Vorderasien. Die weddide Rasse gilt als asiatische Sonderform, die zum europiden Rassenkreis gehört. Gleiches gilt von der abgesprengten Ainurasse, die sich durch mattweiße Farbe und reichen Haarwuchs auszeichnet und im fernsten Osten Asiens wohnt. Auch die Polynesiden, z. B. auf den Philippinen, werden dem europiden Rassenkreis zugeordnet. Die seelischen Eigenschaften des gesamten europiden Kreises lassen sich nicht zusammenfassen. Ich komme sogleich bei der Darstellung der einzelnen Gruppen auf solche Eigenschaften zurück.

Im einzelnen bezeichnet man als Eigenschaften der nordischen Rasse den hohen, schlanken Wuchs, den schmalen und langen Schädel und ein schön gewölbtes Hinterhaupt. Auch die Gesichtsform ist lang und schmal, ohne stark entwickelte Backenknochen. Nur das Kinn ist entschieden vorspringend, wie die hochwurzelige Nase. Die Hautfarbe ist hell, ebenso das Auge und das schlichte, weiche Haupt-





Abb. 74 bis 77. Nordische Rasse.



Abb. 78. Fälische Rasse.

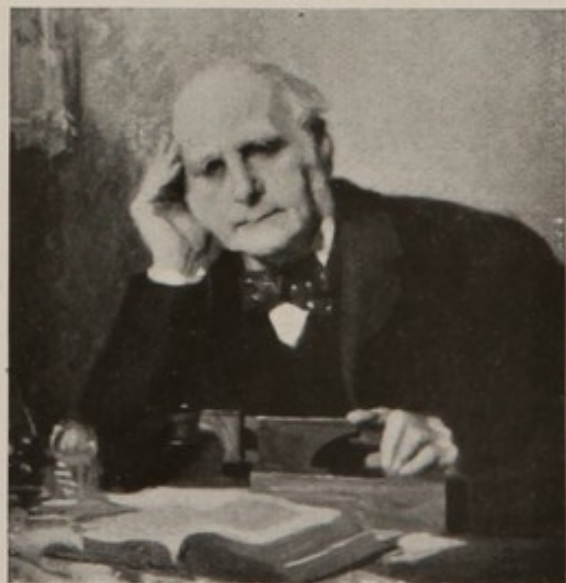


Abb. 79. Fälische Rasse — Galton.





Abb. 80. Mediterrane Rasse — Raffael.



Abb. 81. Alpine Rasse — Mendel.



Abb. 82 und 83. Alpine Rasse.



Abb. 84. Dinarische Rasse — Savonarola.

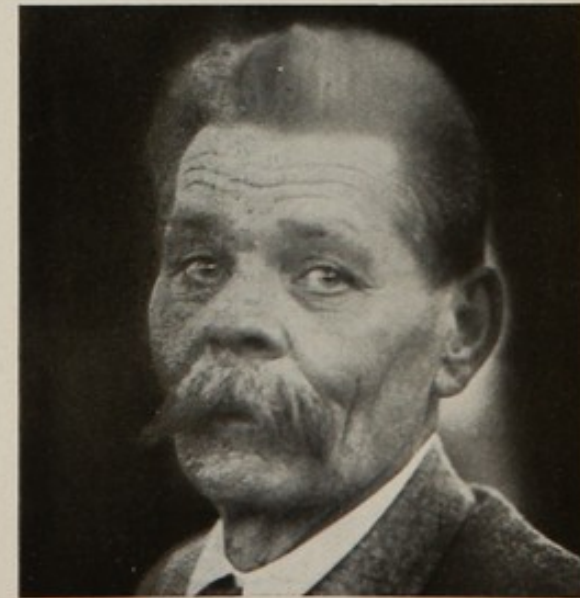


Abb. 85. Ostbaltische Rasse — Maxim Gorki.



haar. Auch der fälische Mensch ist großwüchsig, aber wuchtiger. Der oft lange Schädel ist zugleich breit und kantig. Dem nordischen Gesichtsoval steht das fälische Sechseck oder Achteck gegenüber, das durch die breite Stirn, die Jochbögen, die Kieferwinkel und das breite Kinn gebildet wird.

In seelischen Eigenschaften ist beiden Formenkreisen schöpferische Initiative zuzuschreiben, die sich im Staatenbau und in der Organisation, in der Beherrschung der Natur und in Wissenschaft und Kunst äußert, ohne daß damit anderen Rassenkreisen ähnliche und gleichwertige Eigenschaften abgesprochen werden sollen. Der seelische Unterschied zwischen nordischen und fälischen Menschen dürfte im Körperbau beider eine symbolische Andeutung finden.

Die mediterrane Rasse ist klein und fein von Gestalt. Der Schädel ist ebenfalls lang und schmal, die Stirn steil und der Nasenrücken oft ihre gradlinige Fortsetzung. Die Haut ist bräunlich getönt, Haar und Auge dunkelbraun. Das seelische Gepräge zeigt eine Fülle hoher Begabungen, z. B. auf bestimmten Gebieten der Kunst. Nur ist alles im Seelischen der Mittelmeermenschen viel lebhafter und leidenschaftlicher.

Zwischen beiden liegen, mit beiden vielfältig vermischt, die alpine Rasse und die dinarische Rasse, die, wie gesagt, die Kurzköpfigkeit gemeinsam haben, doch im übrigen große Unterschiede aufweisen. Der alpine Mensch ist rund und untersetzt gebaut. Der dinarische ist groß und wuchtig. Eigentümlich ist ihm das steil abfallende Hinterhaupt und die stark vorspringende, meist konvexe Nase.

Was über das seelische Gepräge dieser Rassen gesagt wird, geht über tastende Versuche nicht hinaus. Aus Sorge, der Forschung selbst voranzueilen, sei auf Einzelheiten verzichtet. Gleiches gilt von den übrigen Rassen der genannten Rassengürtel, namentlich von der ostbaltischen, von der vorderasiatischen und der orientalischen Rasse.

Nach der körperlichen Seite ist für die ostbaltische Rasse charakteristisch, daß das Haar aschblond und die Augen blaßgraublau sind. Im übrigen ist die Rasse untersetzt gebaut und macht den Eindruck einer älteren Form auf kindlicher Stufe. Die Nase ist oft konkav ausgebogen und am unteren Ende aufwärtsstrebend. Die Eigenart der beiden anderen Rassen ist hauptsächlich im jüdischen Volk sichtbar, das selbst ein Rassengemisch aus alter Zeit darstellt.



Wer die Geschichte der Völker Europas verstehen will, wird überall den tiefgreifenden Einfluß der verschiedenen Rassenmischungen zu prüfen haben, die wesentlich auf die Verbindung der nordischen, mediterranen, alpinen und dinarischen Rasse zurückzuführen sind. Es ist einleuchtend, daß nicht ein Rassenchaos jene Kulturwerte geschaffen hat, die wir bewundern und pflegen. Entscheidend wird immer eine Rassenmischung von hochwertigen, aufeinander abgestimmten und sich ergänzenden Rassen sein, wie wir sie in der Geschichte unseres Volkes vereint finden. Fähigen Geistern anvertraut, werden Völker, die vom Erbe her gut ausgerüstet sind, die eigentlichen Kulturträger der Menschheit sein und bleiben — es sei denn, daß die Mächte der Zersetzung und die gewollte Verneinung des Lebens alles verwüsten.

\*                     \*                     \*

Der Überblick über die Rassen der Menschheit mag genügen, um die Größe der Probleme zu zeigen, die die Stammesgeschichte zu lösen hat. Wir müssen nunmehr zu den Anfängen der Menschheit vordringen, um von da aus nach Linien zu suchen, die zu den Menschen der Gegenwart emporführen. Selbstverständlich ist es nicht Aufgabe dieses Buches, eine Rassengeschichte zu schreiben, wie es *v. Eickstedt* versucht hat. Ich habe nur die Entstehung der Menschenformen und ihre biologische Umwandlung auf Grundlage der vorliegenden stammesgeschichtlichen Forschung zu schildern. Alles andere geht hinüber in die Geschichte der Völker, die, wie gesagt, aus den Mischungen von Rassen hervorgegangen sind. Noch strenger als bisher ist Seelisches und Körperliches voneinander zu scheiden, obgleich es an sich aufs innigste zusammengehört und tatsächlich, wie schon hervorgehoben wurde, eine innere Entwicklungseinheit darstellt.

Es sei auch sofort bemerkt, daß ich gar nicht daran denke, Märchen aus dem Urwald zu erzählen, wie und wo die Affen oder die Urmenschen von ihren Bäumen geklettert sind, und ob man z. B. die „gesellschaftliche“ Begabung der Schimpansen als Vorstufe für die „sozialen“ Eigenschaften der Menschen ansprechen kann. Die Forscher, die darüber schreiben, haben selbst auf die Phantasie hingewiesen, die in Ermangelung tatsächlicher Grundlagen bereitwillig die vorhandene Kluft in unserem Wissen hypothetisch zu überbrücken sich bemüht.



Der Ursprung der Menschheit muß in jener Vorzeit liegen, die geologisch als *Diluvium* beschrieben wird. Denn so weit zurück reichen die paläontologischen Spuren und die prähistorischen Zeugnisse. Ausgehend von der Einteilung, die auf *Penck*, den Altmeister dieser Zeit, zurückgeht, haben wir vier Eiszeiten zu unterscheiden, die durch warme Zwischenzeiten voneinander geschieden sind. Wie weit diese Zeit zurückliegt und wie lange die Abschnitte gedauert haben, kann in absoluten Zahlen niemand sagen. Auch die Berechnungen, die sich an den Rhône-gletscher oder den Rückzug der Niagarafälle oder ähnliches anschließen, müssen immer die Möglichkeit einsetzen, daß die Natur nicht in gleichmäßigem Rhythmus arbeitet, sondern bald rascher, bald langsamer ihr Werk der Zerstörung oder des Aufbaus durchführt. Die Eiszeiten selbst werden nach kleinen Flüssen in den Alpen als *Günz-*, *Mindel-*, *Riß-* und *Würmeiszeit* bezeichnet. Das Kriterium der Abgrenzung sind die Schotterhügel und Endmoränen, die eine tiefere Lage der Schneegrenze verraten, als wir heute beobachten. Aus dem Firnfeld gleitet der schwer fließende Gletscher zu Tal, um sich nach eingetretener Erwärmung wieder in seine Heimat zurückzuziehen. Außer an den Endmoränen erkennt man seine Bahn an dem Geschiebelehm, den das Eis beim Abtauen zurückläßt, an Gletscherschliffen auf dem steinernen Gletscherbett und an zurückgelassenen Findlingen. Auf Grundlage solcher Kriterien glaubten andere Forscher, die von *Penck* angenommenen Eiszeiten vermehren oder vermindern zu sollen. Es ist hier nicht der Ort, die Frage zu erörtern. Auch das Problem von den Ursachen der Eiszeiten kann hier nicht berührt werden. Es kommt einzig darauf an, die ältesten Funde von der Gegenwart des Menschen geologisch einzugliedern, um ihre zeitliche Folge zu ordnen.

Danach dürften unsere Dokumente sich unmittelbar an die *Rißeiszeit* anschließen. Da es sich wesentlich um Steinwerkzeuge handelt — das andere ging aus begreiflichen Gründen unter —, nennt man die älteste Kulturperiode das untere Altpaläolithikum, dessen Hauptarchive — alle Namen werden nach dem Fundort abgeleitet — das Chelléen und das Praechelléen heißen. Das untere Altpaläolithikum dürfte der *Rißeiszeit* unmittelbar vorausgehen oder parallel zu ihr laufen. Mitten in die letzte



Zwischeneiszeit fällt das mittlere Altpaläolithikum, das sich aus dem Moustérien mit vorausgehendem Acheuléen zusammensetzt. Darüber folgt das obere Altpaläolithikum (Jungpaläolithikum), das aufsteigend das Aurignacien, das Solutréen und das Magdalénien umfaßt. Diese drei Abschnitte gehören der Würmeiszeit an. Nach der Würmeiszeit beginnt das Mesolithikum, das in das Neolithikum übergeht und zuletzt von der Metallzeit abgelöst wird.

Was dem Altpaläolithikum vorausgeht, enthält keine menschlichen Instrumente. Das Bemühen, sogenannte Eolithen, die bis in das Tertiär hinabreichen, als Vorstufen echter Steinwerkzeuge hinstellen zu wollen, beruht sachlich auf einer Verwechslung mit Zufallsstücken, die bis heute zu Tausenden durch das Gegeneinanderschlagen von Kieselsteinen in Flußbetten entstehen. Ich habe unter der Führung *Rutots*, eines der besten Kenner der sogenannten Eolithen, im Brüsseler Museum des Parc Léopold in vielen Unterrichtsstunden die Vergleiche zwischen echten Steinwerkzeugen und Eolithen durchführen können, ohne die Überzeugung zu gewinnen, daß es sich bei den Eolithen um Vorläufer zu echten Instrumenten handelt, die eine beabsichtigte Benutzung oder gar Behauung aufweisen. Unvereinbar mit wissenschaftlicher Deutung war mir auch die Behauptung von der völligen Übereinstimmung der Gesamtfolge eolithischer Werkzeuge („identité de toute la suite des industries éolithiques“) und die hinzugefügte Erklärung, die auf eine stillstehende Geistigkeit („mentalité stagnante“) für hunderttausend Jahre hinweist. Solche Auffassungen stehen im Widerspruch mit dem Wesen der menschlichen Intelligenz, die, wie die ganze Steinzeit beweist, einen Stillstand nicht kennt und trotz vielfachem Auf und Nieder dem Fortschritt zudrängt, der sich immer am deutlichsten in der Verbesserung einmal erfundener Instrumente äußert. Im übrigen genügt ja nicht der Beweis, daß der Abspliß eines Steines einem Menschen gedient haben kann. Es muß vielmehr klar sein, daß er einem Menschen gedient haben muß und daß jede andere Erklärung, die keine Intelligenz voraussetzt, ausgeschlossen ist. Eine Intelligenz ist entweder vorhanden oder nicht vorhanden. Eine Stufenfolge, die zu Intelligenz führt, ist eben keine Intelligenz.

Als ältestes Steinwerkzeug, das sicher von Menschenhand



unter Leitung seiner Intelligenz gebraucht und behauen wurde, darf der primitive Faustkeil des Praechelléen gelten, der eine mehr oder weniger mandelförmige Steinknolle darstellt, an der Basis zum Greifen abgerundet und oben für den Gebrauch zugeschlagen. Der Prähistoriker *Obermaier* vergleicht den Formenkreis des Praechelléen mit dem Formenkreis des Chelléen und kommt zu folgendem Ergebnis: „Wohl sind gänzlich amorphe, aber partiell sicher bearbeitete Abschlagstücke beiden gemeinsam, überraschend dagegen ist die reiche Spezialisierung der Spitzformen, angefangen vom zufällig spitzen Abspieß bis zu den sorgsam an plumpen Abschlägen ausgearbeiteten kurzen und längeren Spitzen. Aus der ersteren entwickelte sich später die Handspitze, die in ihrer feinen Gestalt, hergestellt aus einem dünnen Spitzsplitter mit bequemen flachen Anfaßflächen an den Breitseiten, einstweilen noch fehlt; die Formen mit verlängerter Spitze müssen als gut gelungene Vorläufer der eigentlichen Bohrer gelten . . . Von den Klingen beider Stufen gilt, daß sie in weitaus den meisten Fällen sehr breit und massiv-plump sind; feinere, regelrecht prismatische Exemplare mit sehr dünnem Querschnitt fehlen. Höchst merkwürdig sind die eigenartigen Schneideinstrumente mit bogenförmigem, für rechts- und linkshändigen Gebrauch zugerichteten Rücken. Kratzer und Stichel treten in deutlicher Gestalt auf, der Schaber erreicht in einzelnen Fällen sogar eine Vollkommenheit, wie sie erst später zur allgemeinen Regel wird. Immerhin muß zu all diesen Formen betont werden, daß sie nahezu ausnahmslos an massiv-plumpe, teils sehr breite, teils mehr längliche Abschläge mit dickem Querschnitt gebunden sind . . . Der Steinschläger stand noch in größter Abhängigkeit von der Zufallsgestalt des rohen Abschlages, dem selbst er noch keine bestimmte Grundform zu verleihen vermochte . . .“

Besonders bemerkenswert sind lange, schmale Zurichter, die dazu dienten, Schutz- und Gebrauchsretuschen an den ausgewählten Abspässen von Kieselsteinen vorzunehmen. Wer die Instrumente der aufsteigenden Kulturperioden miteinander vergleicht, beobachtet einen eindrucksvollen Fortschritt. So findet man bereits im Moustérien — so genannt nach dem Plateau von Le Moustier am rechten Ufer der Vézère in der Dordogne — höchst sorgfältige Ausführungen mannigfacher Kleinformen, wie Handspitze, Doppelspitze, Bohrer, Klingen.

Ungefähr aus dieser Zeit haben wir auch das älteste Grab, das aus



der Lagerung des Skelettes eine Grablegung vermuten läßt. Wie der bedeutende Kenner der stammesgeschichtlichen Verknüpfungen in der Urmenschheit, *Hermann Klaatsch*, selbst als Augenzeuge berichtet, lag der Tote „auf der rechten Seite in Schlummerhaltung, den rechten Ellbogen unter der Wange, die rechte Hand am Hinterhaupt. Kopf und Arm waren auf Feuersteinstücke gebettet, die in der künstlich hergestellten Plattenform und sorgfältigen Auswahl in Anpassung an die Form der Weichteile über die liebevolle Absicht, ein steinernes Kopfkissen herzustellen, keinen Zweifel lassen“. Der linke Arm war ausgestreckt. Neben ihm lag ein schöner Faustkeil aus Feuerstein, 17 cm lang. Umherliegende und durch Brand verletzte Tierknochen deuten nach *Klaatsch* auf ein Totenmahl zu Ehren des Begrabenen. Der Tote gehört dem Neandertalformenkreis an, auf den ich bald zurückkomme.

Erwähnenswert sind auch die Gräber von Mentone an der Riviera, die der Zeit des Aurignac- und Crô-Magnon-Menschen angehören (Abb. 86, 87 [Tafel]). Es ist vor allem die Kindergrotte. Ganz unten befindet sich ein Doppelgrab, ein Jüngling neben einer bejahrten Frau, auf eben erkalteter Feuerstätte niedergelegt. Steinplatten schützen die Häupter, die selbst auf zwei Steinen ruhen. Der junge Mann trug ums Haupt vier Reihen durchbohrter Seemuscheln, die Frau zwei Armbänder aus Seemuscheln um Ellbogen und Handgelenk. Darüber lag das Grab eines hochgewachsenen Mannes (Abb. 87 oben). Auch hier war das Haupt durch einen Stein geschützt. Ein anderer Stein lag über den Füßen. Über dem Grabe unterschied man sechs Aschenbänder, die auf ebensoviele Herdstätten hindeuten. Darüber war das Grab einer Frau von sehr zartem Knochenbau, darüber endlich lagen zwei Kinderleichen. In einer anderen Grotte von Mentone (Abb. 87 unten) fand sich das Skelett eines Mannes in Schlafstellung. Bemerkenswert sind der Knochenbolch am Haupt und sehr viel Schmuck aus Muscheln und Zähnen.

Aus dem Aurignacien stammen auch die ersten Spuren diluvialer Kunst, die im Magdalénien — von La Madelaine in der Dordogne — eine staunenswerte Blüte erreichte. Berühmt sind die expressionistischen Umrißzeichnungen vor allem von Tieren und die Werkzeuge der Zeit. Auch die Kultur, die den Pekingmenschen — auf den ich sofort zurückkommen werde — umgeben haben muß, ist klar genug, um jeden Zweifel an der echten menschlichen Natur auszuschalten. Der Peking-



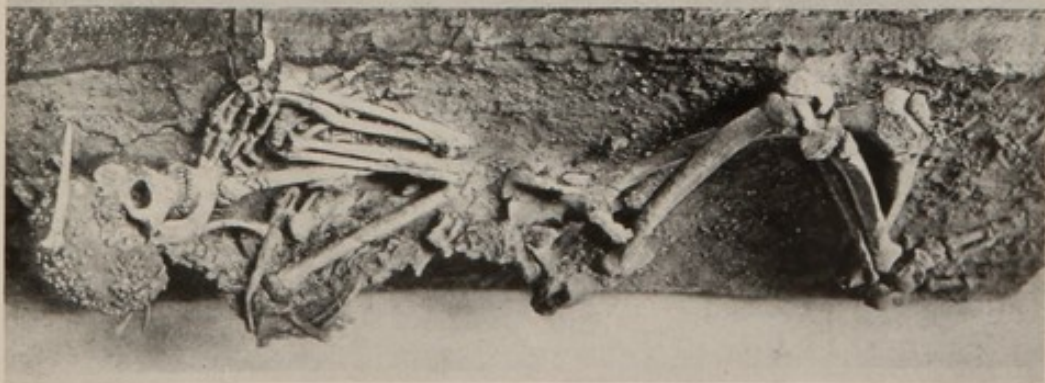


Abb. 86 und 87. Aus den Gräbern von Mentone.







mensch gehört sicher dem älteren Diluvium an, wie die zahlreichen Tierreste beweisen. Er kannte das Feuer, und die Werkzeuge sind auf der Höhe des Moustier-Typus. Außerdem fand man Geräte aus Stein, aus Knochen und Geweih. Wenn in besonderer Weise auf die vielen Schädel funde hingewiesen wird, so braucht niemand in diesen Funden ein Zeichen von Menschenfresserei zu sehen. Die Erklärung, daß es sich um Erinnerungen an Verstorbene handelt, ist auf Grundlage von gleichen Sitten, die man anderswo kennt, viel näherliegend. Jedenfalls ist auch der Pekingmensch ein echter *Homo sapiens*, der uns durch nichts verrät, wie er sein Menschentum gewann.

Es erübrigt sich, weitere Zeugnisse anzuführen. Aus dem Gesagten geht klar hervor, daß wir auf Grund historischer Funde über den Ursprung der Kultur gar nichts aussagen können. Zeugen menschlicher Intelligenz treten unvermittelt auf und erweisen, wie die Werkzeuge dartun, die Fähigkeit, die eben nur dem Menschen zuteil geworden ist: durch Abstraktion den Allgemeinbegriff zu bilden, der allein das zweckmäßige Handeln und den Fortschritt ermöglicht. Wir haben somit keinen Grund, die Geistseele als solche in den Kreis der Entwicklung einzubeziehen. Die Steinwerkzeuge allein beweisen den echten Menschen, der in seinem Wesen als Mensch keine Stufen aufweist, die zu diesem emporführen. Nur insoweit, als dieses Menschentum von Organen abhängt, kann daher die Frage der Entwicklung aufgeworfen werden. Es ist derselbe Standpunkt, der auch in dem Abschnitt über die menschliche Erblehre eingenommen wurde.

\*                      \*                      \*

Damit wenden wir uns den körperlichen Resten zu, die uns aus dieser fernen Zeit überliefert sind. Früher allzu bescheiden, ist die Zahl wertvoller Dokumente heute so weit vermehrt, daß sich die Frage der Entwicklung mit Nutzen stellen läßt. Wenn die Antwort noch nicht so klar ist, wie jeder wünschen möchte, so vergesse man nicht, daß, wie bereits dargelegt wurde, auch über den Ursprung der Hauptformen in der übrigen Organismenwelt stammesgeschichtlich nichts Sicheres bekannt ist.

Als älteste Form in der Menschheit, die auf eine Entwicklung hindeutet, gilt zunächst der vielumstrittene *Pithecanthropus erectus*



(Abb. 88, 89). Bereits 1891/92 suchte und fand ein holländischer Arzt, *Eugen Dubois*, im altdiluvialen Schotter bei Trinil auf Java ein Schädeldach, einen Oberschenkelknochen und drei Zähne. In letzter Zeit konnte *Dubois* noch weitere Oberschenkelknochenstücke aus den damaligen Ausgrabungen aufweisen. Ursprünglich hielten manche den Schädel für eine Form, die dem Gibbon ähnlich ist. *Hans Weinert* hat jedoch durch den Stirnhöhlennachweis diese Annahme ausgeschlossen und die Ähnlichkeit mit einem Schimpansen dargetan, was auch *Dubois* gleich im Anfang angenommen hatte. Dem Stirnhöhlennachweis schreibt

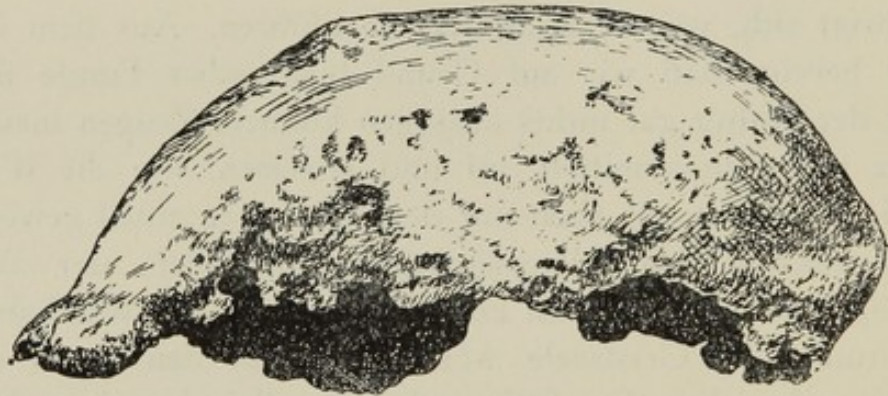


Abb. 88. *Pithecanthropus erectus*, linke Seitenansicht (nach *Weinert*).

*Weinert* eine große Bedeutung zu, da nur Gorilla, Schimpanse und Mensch Stirnhöhlen besitzen. Er folgert daraus auch die Einheitlichkeit in der stammesgeschichtlichen Entwicklung. Wenn es aus anderen Gründen berechtigt sei, Orang-Utan, Gorilla und Schimpanse als Anthropoiden zusammenzufassen und den Hominiden gegenüberzustellen, so sei doch die andere Einteilung ebenfalls nicht von der Hand zu weisen, die den Orang-Utan abtrennt und Gorilla, Schimpanse und Mensch als eine Gruppe zusammenfaßt. Im übrigen freilich hebt schon die Größe des Schädels, die auf 1000 ccm angenommen wird, den *Pithecanthropus erectus* weit über den Schimpansen hinaus. Die Zähne, die wohl sicher zum Schädel gehören, sind menschlich. Das gleiche gilt von dem zuerst beschriebenen Oberschenkelknochen, dessen Zugehörigkeit trotz der Entfernung von fünfzehn Meter jedenfalls von *Weinert* als sicher angenommen wird. Ob an dieser Annahme durch die weiteren Funde von Oberschenkelknochen etwas geändert wird, läßt sich nicht sagen. Völlig gelöst ist das Problem des *Pithecanthropus erectus* nicht.



Daran haben auch die neuen Funde des Menschen von Peking nichts geändert. Nur ist im ganzen die Frage einer möglichen stammesgeschichtlichen Entwicklung des Menschen gleichsam entlastet worden. Denn beim Pekingmenschen wissen wir aus der schon erwähnten Kultur, daß es sich um einen echten Menschen handeln muß. Um so bemerkenswerter ist der Zustand der Knochenreste. Bei Choukoutien,

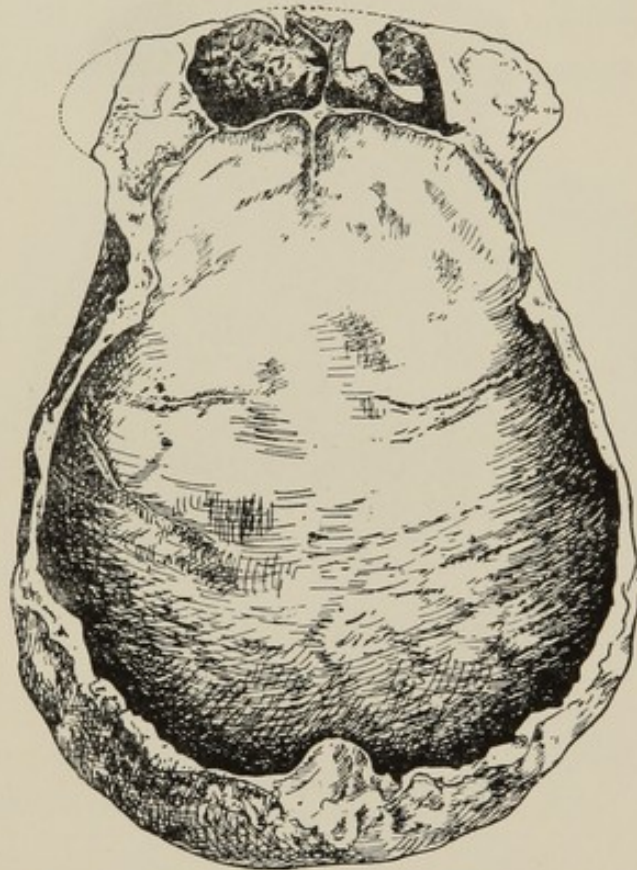


Abb. 89. *Pithecanthropus erectus* von unten (Stirnhöhlen)  
(nach Weinert).

etwa 40 km südwestlich von Peking, werden seit geraumer Zeit umfangreiche Ausgrabungen vorgenommen, die in zwei Laboratorien von Peking bearbeitet werden. An der Spitze der Forschungen stand der Anatom *Davidson Black* vom Union Medical College zu Peking, der bereits 1927 den Namen *Sinanthropus* gab (Abb. 90). Inzwischen hat sich die Zahl der Schädel- und Skelettreste noch bedeutend erweitert. Während die ersten Schädelreste — darunter auch ein ganzer Gehirnschädel — sehr stark an das Schädeldach von Java erinnern, haben spätere Funde



eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Formenkreis des Neandertalers offenbart, dessen typisch menschliche Ausprägung unzweifelhaft ist. Ist der Pithecanthropus die älteste bis jetzt bekannte Stufe der Entwicklung — was man vermutet, aber nicht weiß —, so dürfte der Sinanthropus, der bestimmt aus der älteren Eiszeit stammt, bereits zum Neandertaler überleiten. Jedenfalls sind beide Formen bemerkenswerte

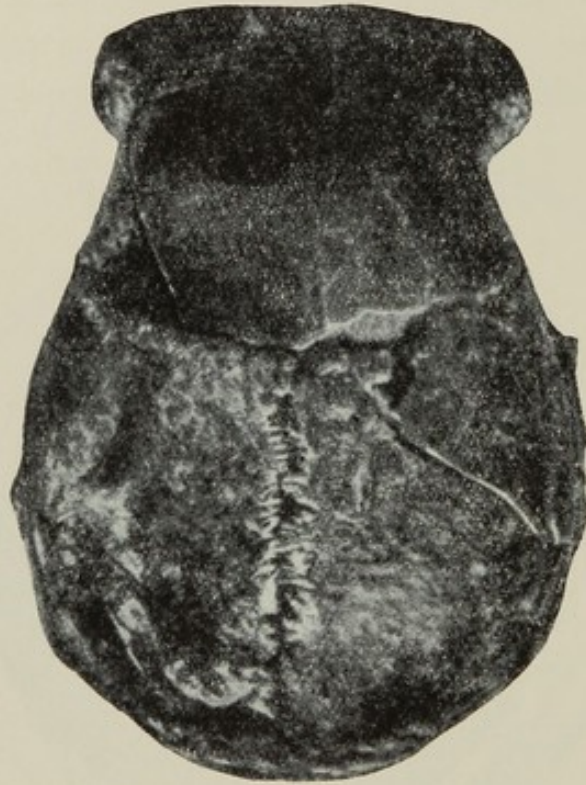


Abb. 90. Sinanthropus von oben  
(nach Black aus Weinert).

Zeugen, die man bei Annahme einer Entwicklung des Menschen aus noch nicht menschlichen Vorfahren erwarten darf — vorausgesetzt, daß man die Entwicklung auf die körperliche Seite des Menschen beschränkt. Denn im Seelischen ist jedenfalls der Sinanthropus in keiner Hinsicht ein Zwischenglied, wie bereits erwähnt wurde.

Wenn wir von dem vereinzelt Unterkiefer aus den Sanden von Mauer südöstlich von Heidelberg absehen, dessen Eingliederung ohne neue Funde umstritten bleibt, wird man als zweite Formenstufe in der Entwicklungsreihe innerhalb der Menschheit den Formenkreis des Neandertalmenschen einsetzen, ohne daß damit be-



hauptet werden soll, daß die gesamte Entwicklung der Menschheit durch diese Stufe hindurchgegangen ist. Man nennt den Formenkreis *Homo primigenius*. Der Name des Neandertalers leitet sich von dem Neandertal bei Düsseldorf ab. Dort wurden bereits 1856 in den Kalkschichten einer Höhle ein guterhaltenes Schädeldach und weitere Skelettstücke gefunden (Abb. 91). Das Schädeldach befindet sich im Landesmuseum zu Bonn. Der Vergleich der vielen Neandertaler ergibt ein charakteristisches Bild (Abb. 92). Der Schädel ist sehr groß in seinen Maßen, vielfach sogar größer als die Schädel der Gegenwart. Besonders auf-

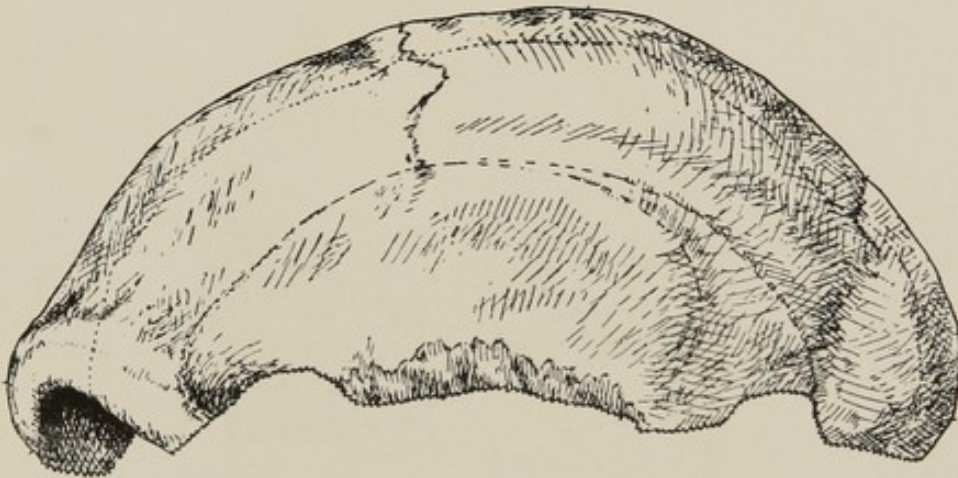


Abb. 91. Die Neandertalkalotte, linke Seitenansicht (nach Weinert).

fallend ist die fliehende Stirn mit den stark ausgebildeten Augenbrauenwülsten. Die massigen Ober- und Unterkiefer springen vor, während das Kinn zurückweicht. Wie die Skelettreste zeigen, war der Neandertaler kleinwüchsig. Der Formenkreis des Neandertalers war sehr verbreitet. Wie die Fundstätten beweisen, hat er ganz Europa bewohnt. Besonders reiche Fundstätten liegen in Südfrankreich. Es sei vor allem an Le Moustier und La Chapelle aux Saints erinnert. Ferner an La Ferrassie und La Quina. Hinzu kommen die Fundstätten in Spy und La Naulette in Belgien, von Předmost in Mähren, von Krapina in Kroatien, von Gibraltar und Rom. Auch der Schädel von Steinheim, den *Berckhemer* 1933 entdeckte und beschrieb<sup>22</sup>, dürfte wegen seiner Ähnlichkeit und gleichzeitigen Verschiedenheit eine Parallelentwicklung

<sup>22</sup> Der Urmenschenschädel aus den zwischeneiszeitlichen Fluß-Schottern von Steinheim an der Murr. *Forschungen und Fortschritte* 12, 1936, 349 bis 350.



andeuten. Außerhalb Europas hat man ebenfalls eine Reihe von Neandertalern gefunden. Fast so reich wie Südfrankreich hat sich die Fundstätte am Berge Karmel bei Haifa erwiesen, wo man ein erstes vollständiges Skelett von etwas weniger groben Formen bergen konnte.

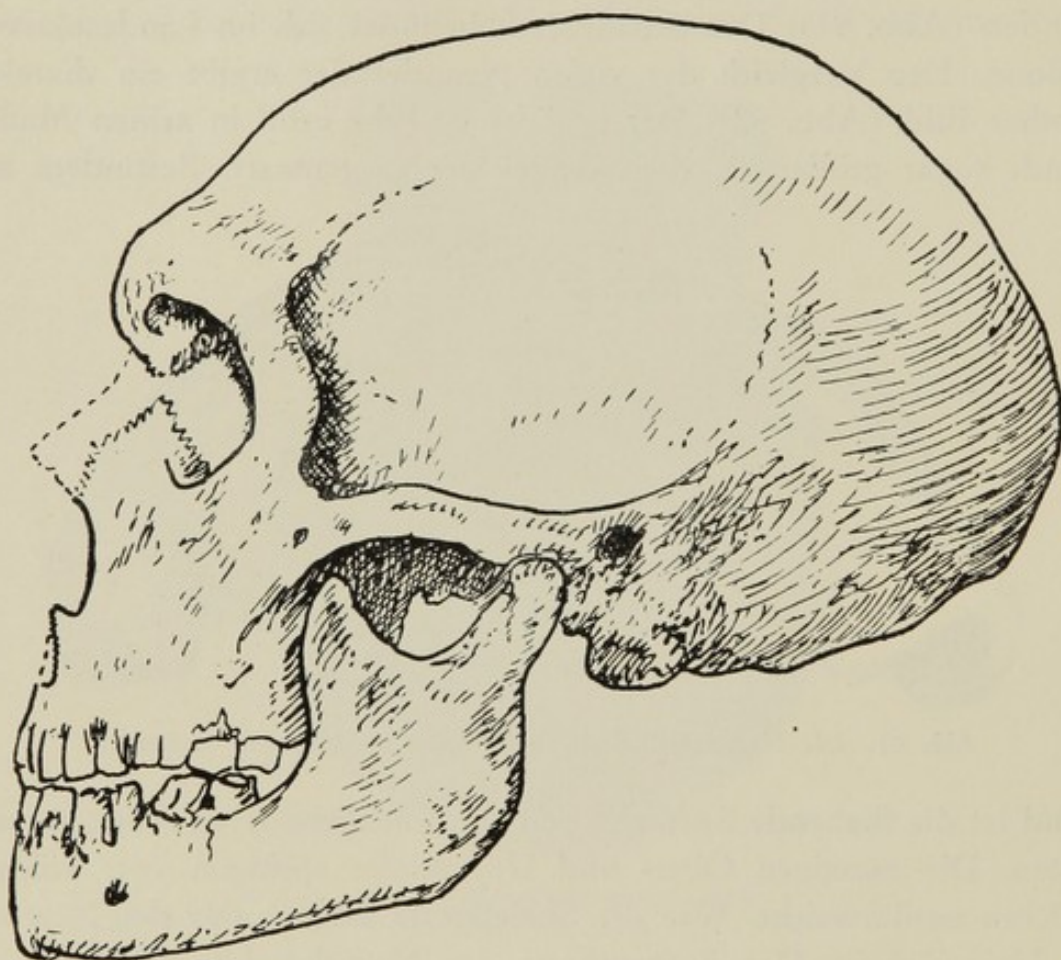


Abb. 92. Der Mann von La Ferrassie (nach Weinert).

Doch von größtem Interesse ist der reiche Fund, der am Soloriver ausgegraben wurde — ausgerechnet nicht weit von der Stätte, wo man den *Pithecanthropus erectus* ausgrub. Man wird unwillkürlich an die später gefundenen *Sinanthropus*-Schädel aus Peking erinnert, deren Ähnlichkeit mit dem Neandertaler schon erwähnt wurde. *Weinert* meint, daß man in den neuen Funden Vorstufen zu den späteren Australiden erblicken kann, denen neben anderen gemeinsamen Merkmalen die flache, wenig gekrümmte Stirn eigentümlich ist.



Eine dritte Stufe stellt die unmittelbaren Vorläufer der gegenwärtigen Menschenrassen dar. Man nennt diesen Formenkreis *Homo sapiens diluvialis*. Daß erst hier das Wort *sapiens* hinzugefügt wird, ist unbegründet, da doch sichtlich den älteren Stufen das gleiche Beiwort zukommt. Besonders bemerkenswert sind die Formenkreise von Aurignac und Crô-Magnon (Abb. 93 und 94), die zeitlich und räumlich durcheinandergehen. Der Aurignac-

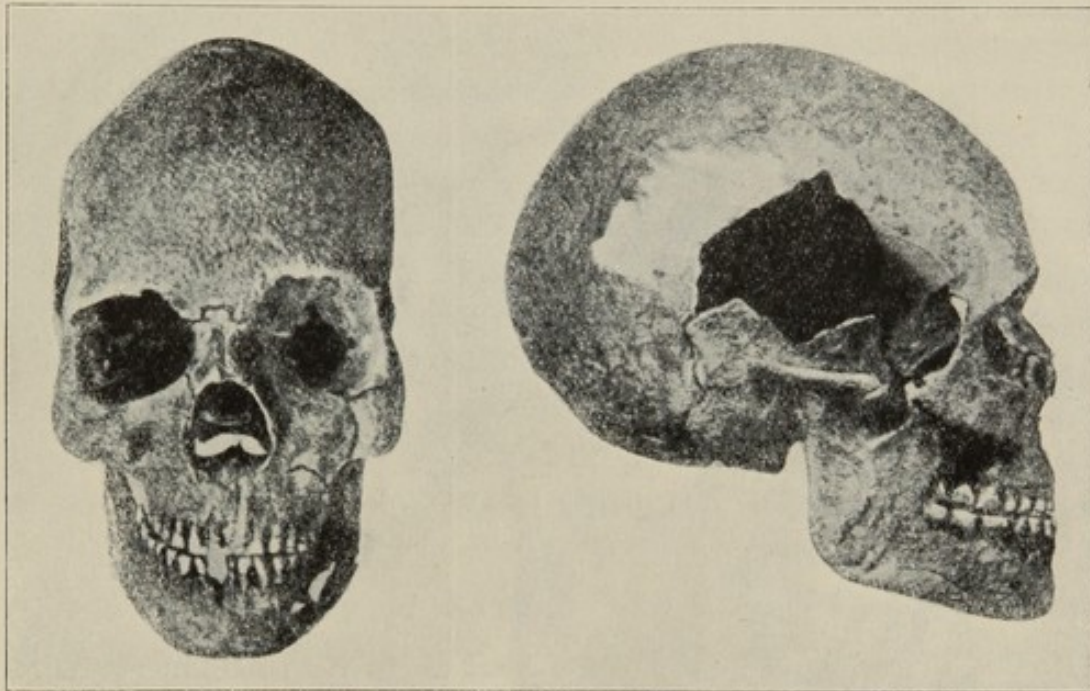


Abb. 93. Aurignac-Mensch aus Brünn (nach Absolon aus Weinert).

Mensch ist von schlankem Körperbau, während der Crô-Magnon-Mensch viel wuchtiger erscheint. Beide haben lange Schädel, nur ist der Crô-Magnon-Schädel viel breiter. *Weinert* erinnert an ähnliche Übereinstimmungen in der nordischen und fälischen Rasse der Gegenwart. Doch sind im übrigen noch große Unterschiede zwischen Einst und Jetzt. Jedenfalls finden wir z. B. ein hohes, schmales Gesicht erst im Jungpaläolithikum. Nach *Weinert* kann man alle drei Formen von Schädeln in den drei Schädeln entdecken, die man in Brünn ausgegraben hat. Eine Zusammenfassung als Brünnrasse ist somit unberechtigt. Ganz allgemein dürfte es begründet sein, die Langköpfe der Gegenwart, deren fortschreitende Rundung ein ungelöstes Problem ist, auf diese Vorfahren



zurückzuführen. An den nordischen Meeren werden aus den Langkopfrassen des Jungpaläolithikums die nordischen und fälischen Rassen hervorgegangen sein, sowie am Mittelmeer die mediterrane.

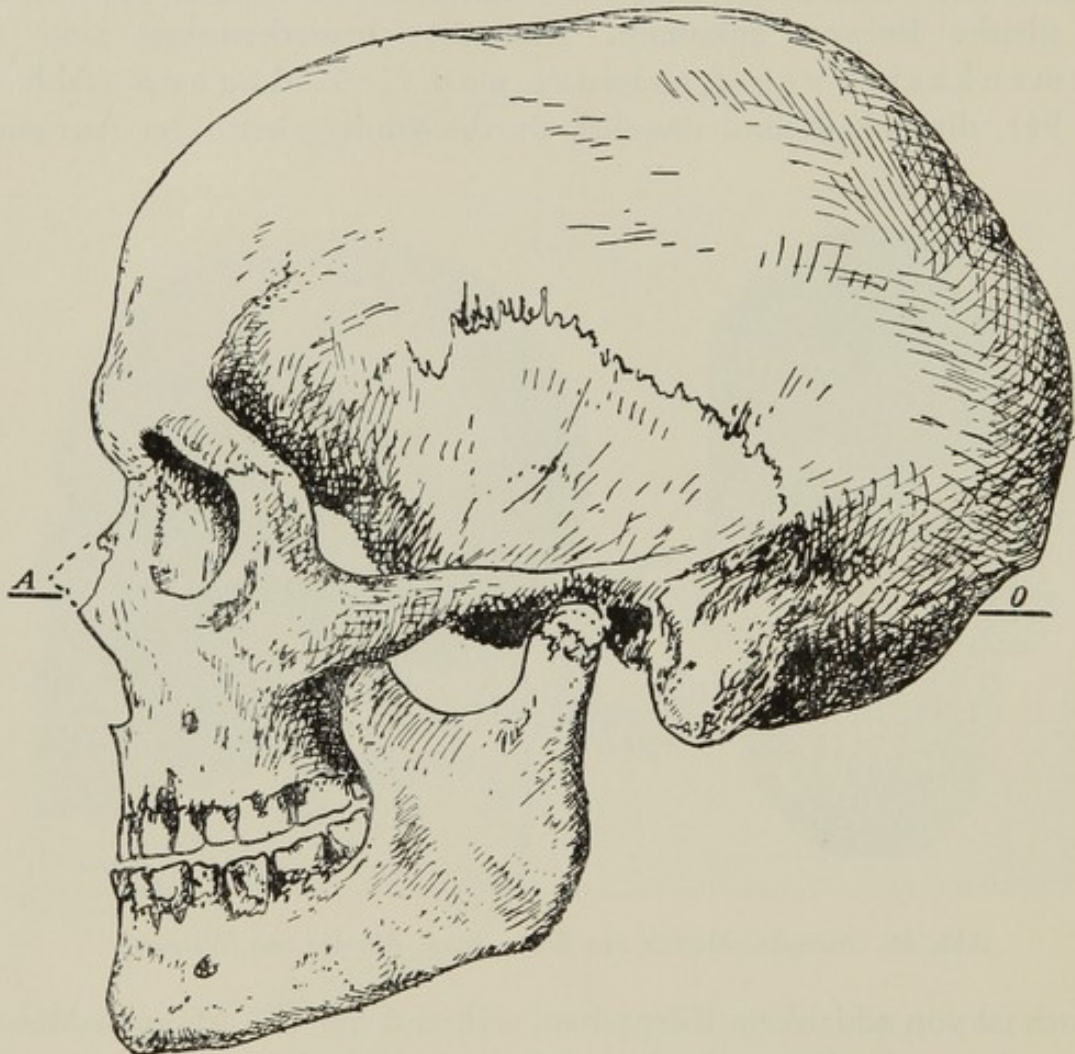


Abb. 94. Ein Crô-Magnon-Mensch aus Mentone (nach Weinert).

Leider sind die Indizien noch viel zu dürftig, um zu erklären, wie die kurzköpfigen Rassen entstanden sind. Auch über den Ursprung des negriden und mongoliden Rassenkreises lassen sich fast nur Vermutungen aussprechen.

Wollen wir nach den Ursachen forschen, die zu erblichen Veränderungen führten, sind wir, wie ich schon andeutete, auf die Erkenntnisse angewiesen, die im Abschnitt über die Erbänderung und Stammesentwicklung zusammengefaßt wurden. Dabei ist es besonders



bemerkenswert, daß nach den schon angedeuteten Ausführungen von *Eugen Fischer* die gleichen Mutationen bei den verschiedensten Rassen angenommen werden können. *Eugen Fischer* unterscheidet vier Zweige in der Menschheit: den europiden, den mongoliden, den negriden und den australiden. In jedem dieser Zweige weist er auf bestimmte Merkmale hin, die dem *Mendelschen* Gesetz folgen und wiederholt auftreten. Die verschiedenen Merkmale, die *Fischer* vergleicht, sind Kurzköpfigkeit, Kraushaar, Pigmentsteigerung, Zwergwuchs, Körpergröße und Nasenform. Von einer einheitlichen Urmenschheit ausgehend, dürfte ausgesprochene Kurzschädeligkeit zuerst in der Gesamtheit des mongoliden Zweiges aufgetreten sein — abgesehen von den langschädelligen Eskimos, deren Abspaltung schon vor dieser Zeit erfolgt sein müßte. Im europiden Zweig dürfte die Kurzschädeligkeit in der alpinen, dinarischen und ostbaltischen Rasse unabhängig voneinander aufgetreten sein, da ja andere Merkmale stark voneinander abweichen. Im australiden Kreise hätten die Papua-Melanesier ihre Kurzköpfigkeit durch Mutation erworben, im negriden die Khoisaniden, zentralafrikanische Pygmäen und einzelne echte Negerstämme. *Eugen Fischer* selbst bezeichnet seine Auffassung, die er zuerst 1931 auf dem Internationalen Kongreß für Bevölkerungsforschung in Rom vortrug, als hypothetisch.

Außer der Mutation ist natürlich die Umwelt, die die innere Erschütterung im Erbe auslöst und in die sich das Erbe immer von neuem einzuschmiegen sucht, von größter Wichtigkeit. Die Wechsel von Eiszeiten, die eine alles erfassende Umwandlung der Lebensbedingungen zur Folge hatten, haben sicher auf die Differenzierungen in der Entwicklung der Menschheit eingewirkt. Wie diese Einwirkung sich vollzog, können wir nur an den gegenwärtigen Einflüssen einer veränderten Umwelt untersuchen, wie sie in der *Domestikation* in die Erscheinung tritt. Wiederum ist es *Eugen Fischer* gewesen, der bereits 1914 die Bedeutung der Selbstdomestikation für die Entwicklung innerhalb der Menschheit angedeutet hat<sup>23</sup>. Sein Gedanke ist um so tiefer begründet, weil er nachweisen konnte, daß jene Merkmale, die die Rassen voneinander scheiden, bei Tier und Mensch völlig analog sind

<sup>23</sup> Die Rassenmerkmale des Menschen als Domestikationserscheinungen, Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie XVIII, 1914, 479 bis 524, und: Rasse und Rassenentstehung beim Menschen, Berlin 1927.



und dem *Mendelschen* Gesetz folgen. Auf die Veränderungen in der Haarfarbe des Kaninchens, die *Nachtsheim* erbbiologisch untersuchte, wurde bereits hingewiesen. *Fischer* sieht in den Erscheinungen beim Menschen eine Parallele. In seiner Schrift, die den Domestikationsgedanken besonders heraushebt, schreibt er: „Daß der blonde Nordeuropäer sich in der ganzen Pigmentverteilung, vor allem in der Regenbogenhaut des Auges genau verhält wie helldomestizierte Tiere, aber ganz anders als die Polartiere, ist der deutliche Beweis dafür, daß es sich um eine Domestikationsform handelt, die sich in dem kühlen Klima erhalten konnte, während ähnliche Idiovarianten in den Tropen jedesmal, wo sie entstanden, bzw. noch entstehen, ausgemerzt wurden.“

Die natürliche Auslese, verbunden mit einer Dauerwirkung von Lebensbedingungen, wird unter Voraussetzung einer erbbiologisch bestimmten geschlechtlichen Auslese eine Reihe von Formen, die durch Mutation unter scharf veränderten Lebensbedingungen entstanden sind, erhalten und andere ausmerzen, so daß immer neue Formen auftreten, die so lange bleiben, wie die innere Einfügungskraft in die Umwelt oder das Reaktionsvermögen der Erbanlagen sich auswirken kann.

Daß wir trotz dieser Einsicht noch weit davon entfernt sind, die Rassenbildung in der Menschheit und vor allem das erste Werden des Stammes selbst zu erklären, wird niemand verwundern. Es ist sicher ein großer Fortschritt darin gelegen, daß fossile Funde, die sich im Morphologischen von den Menschen der Gegenwart unterscheiden und Annäherungen an Formen der Tierwelt offenbaren, vorliegen, die als Indizien für die Stammesgeschichte und Rassenbildung in der Menschheit gelten können. Daß mit den körperlichen Veränderungen, die ohne Zweifel nicht nur die Schädelhülle, sondern auch den Schädelinhalt, und zwar vor allem das Gehirn berührt haben, Veränderungen im Seelischen parallel gehen, unterliegt keinem Zweifel, wenn auch diese Veränderungen nicht das geistige Wesen des Menschen als solches betreffen, sondern nur die Art und die Vollkommenheit seiner Äußerungen.

Was aber die Entstehung und Formung eines Volkes angeht, so kommt — biologisch gesehen — alles darauf an, daß ein durchaus eigenartig zusammengesetzter lebendiger Erbstrom für eine Reihe von Generationen mit einer eigenartigen sich wesentlich gleichbleibenden Umwelt von Lebensbedingungen auch seelischer Art verbunden wird.



Und wenn auch die Geistseele als solche das Antlitz eines Volkes prägt, so ist doch einleuchtend, daß diese Arbeit der Geistseele ohne die biologischen Reaktionsmöglichkeiten des Ahnenerbes unter dem hemmenden oder fördernden Einfluß von Lebensbedingungen unmöglich wäre.

\* \* \*

Es ist nicht Aufgabe dieses Buches, über die biologischen Grundlagen hinauszugehen. Hier kam es nur darauf an, das Tatsächliche festzuhalten und die unmittelbaren Ursachen zu ergründen, nicht aber die Frage zu beantworten, inwieweit die Ergebnisse, die aus anderen Quellen stammen, die Anschauungen der Menschen bestimmen. Auf keinen Fall dürften diese Anschauungen in Widerspruch mit Forschungsergebnissen treten. Sie hätten über sich selbst das Urteil gesprochen. Es wäre verächtend! Das gleiche gilt von den Forderungen der Lebensanschauung, die ein *Galton* einst mit dem Wort Eugenik bezeichnete.

Ich habe diese Forderungen in meinem Lehrbuch der „Eugenik“ (1934) dargelegt. Hier sei nur der eine Gedanke wiederholt, daß die zukünftige Stammesgeschichte der Menschheit wesentlich davon abhängt, inwieweit es der Menschheit der Gegenwart gelingt, allen Naturwidrigkeiten zum Trotz die rassenmäßige Zusammensetzung der Völker und die Erhaltung und Ausrüstung des Ahnenerbes günstig zu beeinflussen. Je mehr wir der Natur und ihren Kräften vertrauen, um so mehr wird unser Bemühen dahin gehen, alle Entartung und ihre Quellen auszuschalten und dem gesund- und wohlausgestatteten biologischen Ahnenerbe eine reiche Entwicklungsmöglichkeit zu geben. Die Erforschung der Natur wird uns die Wege weisen und die Einfügung der Ergebnisse in die ewigen Gesetze der Ethik jene Erfolge sichern, die wir allen Völkern der Erde wünschen, aber zunächst und vor allem für unser eigenes Volk begehren.



## Aus dem Schrifttum

Zu dem Abschnitt „Geschichtliche Einführung“ dürfte es von Wert sein, außer den allgemeinen Übersichten geschichtlicher Art in den Lehrbüchern und im Handwörterbuch der Naturwissenschaften die wichtigsten klassischen Arbeiten der die ganze Entwicklung tragenden Autoritäten zu lesen. Als solche seien genannt: *Schwann, Theodor*, Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. Berlin 1839. Vgl. die Neuauflage in Ostwalds Klassikern der exakten Wissenschaften, Nr. 176. — *De Lamarck, Jean Baptiste*, Philosophie zoologique. 2 Bände, Paris 1809. — *Darwin, Charles*, The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. 1. Aufl. London 1859; 6. Aufl. London 1880. — ders., The descent of man. 1. Aufl. London 1871. Deutsche Gesamtausgabe von *B. Carus*. 16 Bände, 1874 bis 1888. — *Darwin, Francis*, The life and letters of Charles Darwin. 3 Bände, 1887. — ders., More letters of Charles Darwin. 2 Bände, 1903. — *Pearson, Karl*, The life, letters and labors of Francis Galton. 3 Bände, 1914 bis 1930. (Enthält sehr reiche Aufschlüsse über Darwin und seine Zeit.) — *Mendel, Gregor*, Versuche über Pflanzenhybriden. Brünn 1865. Vgl. die Neuauflage in Ostwalds Klassikern der exakten Naturwissenschaften, Nr. 121. — *Correns, Carl*, Gregor Mendels Briefe an Carl von Nägeli, 1866 bis 1873. Leipzig 1905.

Zu den weiteren Abschnitten des Buches muß hier von einer ausgiebigen Angabe der Literatur erst recht abgesehen werden, weil sie viel zu umfassend ist und in den meisten Fällen für die Leser dieses Buches weder zugänglich, noch von Nutzen sein dürfte. Um jedoch den Weg zum tieferen Eindringen in den Gegenstand zu zeigen, sei zum ersten Abschnitt über „Die biologischen Träger der Vererbung und Entwicklung“ das klassische Werk von *Karl Bělař*, Die cyto-logischen Grundlagen der Vererbung. Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. 1, Berlin 1928, (L)\* hervorgehoben. — Für praktische Arbeit, um selbst in den Bau und die Funktion der Zelle einzudringen, sei hingewiesen auf *Buchner, Paul*, Praktikum der Zellenlehre. 1. Teil, Allgemeine Zellen- und Befruchtungslehre. Berlin 1915. — Die individuelle Entwicklungsgeschichte stellen zusammenfassend dar: *Korschelt, E.* und *Heider, K.*, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil, 1. Lieferung. Jena 1902. — *Strasburger, E.* und *Hertwig, O.*, Zellen- und Gewebelehre, Morphologie und Entwicklungsgeschichte. Aus der Sammlung „Die Kultur der Gegenwart“, Leipzig 1913 (2 Teile). — Außerdem seien genannt: *Hartmann, Max*, Allgemeine Biologie. Jena<sup>3</sup> 1935 (L). — *Hertwig, O.*, Allgemeine Biologie. Jena<sup>7</sup> 1923. — *Flemming, W.*, Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig 1882. — *Strasburger, E.*, Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. Jena 1905. — *Boveri, Th.*, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904. — *Heberer, G.*, Fünfzig Jahre Chromosomentheorie der Vererbung. Tübingen 1933. — Zur Sonderfrage über Mechanismus und Vitalismus sind die Werke von *Hans Driesch* zu vergleichen, vor allem: Philosophie des Orga-

\* Die Arbeiten mit ausgiebigen Literaturangaben sind mit (L) bezeichnet.



nischen. Leipzig<sup>4</sup> 1930. — Endlich mag man eine Reihe von Stichworten im Handwörterbuch der Naturwissenschaften nachsehen, das zur Zeit in neuer Auflage erscheint. — Von ausländischer Literatur seien genannt: *V. Grégoires* große Beiträge in der Zeitschrift *La Cellule*, ferner *Wilson, E. B.*, *The cell in development and heredity*. New-York 1925, und *Sharp, L. W.*, *An introduction to cytology*. New-York 1926.

Zum zweiten Abschnitt über „Allgemeine Erb- und Entwicklungslehre“ seien genannt: *Baur, Erwin*, Einführung in die Vererbungslehre. Berlin<sup>7-11</sup> 1930 (L). — *Goldschmidt, Richard*, Einführung in die Vererbungswissenschaft. Berlin<sup>5</sup> 1928. — *Johannsen, W.*, Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena<sup>3</sup> 1926 (L). — *Morgan, Thomas Hunt*, *The theory of the gene*. London<sup>2</sup> 1932 (L). Die erste Auflage des Buches ist in deutscher Übersetzung von *Hans Nachtsheim* erschienen unter dem Titel: *Die stoffliche Grundlage der Vererbung*. Berlin 1921 (L). — Außerdem sei hingewiesen auf das schon erwähnte Buch von *Max Hartmann*, *Allgemeine Biologie*. Jena<sup>3</sup> 1935 (L). — Eine umfassende Darstellung aller Fragen findet sich im Handbuch der Vererbungswissenschaft (L), das *Erwin Baur* und *Max Hartmann* seit 1927 herausgeben. Aus den verschiedenen Bänden sei hier hervorgehoben: *Correns, Carl*, Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei höheren Pflanzen. Berlin 1928. — *Stern, Curt*, Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch. Berlin 1933. — *Hartmann, Max*, Fortpflanzung und Befruchtung als Grundlage der Vererbung. Berlin 1929. — *Hertwig, Paula*, Partielle Keimesschädigung durch Radium und Röntgenstrahlen. Berlin 1927. — Von älteren Arbeiten seien festgehalten: *Correns, Carl*, Die neuen Vererbungsgesetze. Berlin 1912. — *Bateson, W.*, Mendels Vererbungstheorien. Deutsche Übersetzung von *Alma Windler*. Leipzig und Berlin 1914. — *De Vries, H.*, Die Mutationstheorie. 2 Bände, Leipzig 1901 bis 1903. — Auf einige der wichtigsten Arbeiten von *Baur, E.*; *Jollos, V.*; *Muller, H. J.*; *Nachtsheim, H.*; *Timoféeff-Ressovsky, N. W.* ist im Text hingewiesen worden. — Hinzu kommt das soeben erschienene Werk von *Timoféeff-Ressovsky*, *Experimentelle Mutationsforschung in der Vererbungslehre*. Jena 1937.

Zur kritischen Übersicht über die Stammesgeschichte der Organismen dienen abgesehen von den Lehrbüchern der Paläontologie folgende Sonderarbeiten: *Steinmann, Gustav*, Einführung in die Paläontologie<sup>2</sup> 1907. — ders., Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. 1908. — *Koken, E.*, Die Vorwelt und ihre Entwicklungsgeschichte. 1893. — ders., Paläontologie und Deszendenzlehre. 1902. — *Kerner v. Marilaun*, Pflanzenleben. 2. Band. 1891. — *Dürcken, B.*, Allgemeine Abstammungslehre. 1923. — *Von Hertwig, R.* und *v. Wettstein, R.*, Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie, Biogeographie (Die Kultur der Gegenwart). Leipzig 1914. — Die Wichtigkeit des Entwicklungsgedankens, der durch die fortschreitende Erblehre zurückgedrängt worden ist, wurde auf dem 5. Internationalen Kongreß für Vererbungswissenschaft Berlin 1927 von *R. v. Wettstein* unter dem Titel: *Das Problem der Evolution und die moderne Vererbungslehre*, behandelt.

Zum dritten Abschnitt über „Vererbung und Entwicklung beim Menschen“ sind zunächst die Lehrbücher der Anthropologie herauszuheben. Genannt seien: *Martin, R.*, Lehrbuch der Anthropologie. 3 Bände, Jena<sup>2</sup> 1928 (L). — *Hauschild, M. W.*, Grundriß der Anthropologie. Berlin 1926. — *Schwalbe, G.* und *Fischer, E.*, Anthropologie. Aus der Sammlung „Die Kultur der Gegenwart“. Leipzig



1923. — *Eickstedt, E. v.*, Rassenkunde und Rassengeschichte der Menschheit. Stuttgart 1934 (L). — *Scheidt, W.*, Allgemeine Rassenkunde. München 1925. — *Saller, K.*, Leitfaden der Anthropologie. Berlin 1930. — *Muckermann, Hermann*, Rassenforschung und Volk der Zukunft. Berlin und Bonn<sup>3</sup> 1934. — ders., Grundriß der Rassenkunde. Paderborn<sup>2</sup> 1935.

Das Methodische behandeln: *Haecker, V.*, Methoden der Vererbungsforschung beim Menschen. In *Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*. Abt. IX. 3. Teil. 1. Heft. Berlin und Wien 1923. — *Hertwig, Paula*, Tabellen der Vererbungslehre. In *Tabulae Biologicae* (Junk). Berlin 1927. — *Just, Günther*, Praktische Übungen zur Vererbungslehre. Berlin<sup>2</sup> 1935 (L). — *Weber, Erna*, Einführung in die Variations- und Erblichkeitsstatistik. München 1935.

Für das Studium der menschlichen Erblehre und Stammesgeschichte kommen neben einer Reihe von Einzelarbeiten, die bereits im Text genannt sind, folgende alphabetisch geordnete Veröffentlichungen in Frage: *Baur, E., Fischer, E. und Lenz, F.*, Menschliche Erblehre und Rassenhygiene. Band 1, Menschliche Erblehre. München<sup>4</sup> 1936 (L). — *Birkner, F.*, Der diluviale Mensch in Europa<sup>3</sup> 1925. — ders., Rassen und Völker der Menschheit. 1911. — *Bluhm, Agnes*, Zum Problem Alkohol und Nachkommenschaft. München 1930. — *Clauß, L. F.*, Die nordische Seele. München<sup>2</sup> 1932. — ders., Rasse und Seele. München<sup>3</sup> 1933. — *Curtius, F.*, Multiple Sklerose und Erbanlage. Leipzig 1933. — ders., Die neuropathische Familie. Berlin und Bonn 1932. — *Diehl, K. und Verschuer, O. v.*, Zwillingstuberkulose. Jena 1933 (L). — dieselben, Der Erbeinfluß bei der Tuberkulose. Jena 1936 (L). — *Fischer, Eugen*, Die Rehobother Bastards und das Bastardierungsproblem beim Menschen. Jena 1913. — ders., Erbschädigung beim Menschen. Berlin und Bonn 1930. — ders., Versuch einer Genanalyse des Menschen. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 54, 1930. — *Frischeisen-Köhler, Ida*, Das persönliche Tempo. Leipzig 1933. — *Galton, Francis*, Hereditary genius. London 1869. — ders., Inquiries into human faculty and its development. London 1883. — *Günther, H.*, Rassenkunde des deutschen Volkes. München 1935 (L). — *Hoernes, M.*, Der diluviale Mensch in Europa. 1903. — *Hoffmann, H.*, Die Nachkommenschaft bei endogenen Psychosen. Berlin 1921. — *Klaatsch, H.*, Entstehung und Entwicklung des Menschengeschlechts. 1902. — ders., Der Werdegang der Menschheit und die Entstehung der Kultur<sup>2</sup> 1922. — *Kohlbrugge*, Die morphologische Abstammung des Menschen. 1908. — *Kranz, Heinrich*, Lebensschicksale krimineller Zwillinge. Berlin 1936. — *Kretschmer, E.*, Körperbau und Charakter. Berlin<sup>12</sup> 1936. — *Lange, Johannes*, Verbrechen als Schicksal. Studien an kriminellen Zwillingen. Leipzig 1929. — ders., Die eugenische Bedeutung des Schwachsinn. Berlin und Bonn 1933. — *Lundborg, Hermann*, Medizinisch-biologische Familienforschung innerhalb eines 2232köpfigen Bauerngeschlechtes in Schweden (Prov. Blekinge). 2 Bände und Atlas, Jena 1920. — ders., Die Rassenmischung beim Menschen. Haag 1931 (L). — *Luxenburger, Hans*, Psychiatrische Heilkunde und Eugenik. Berlin und Bonn 1932. (Vgl. die Literatur im Text.) — *Mollison, Th.*, Phylogenie beim Menschen. Berlin 1933 (L). — *Muckermann, Hermann*, Eugenik. Berlin und Bonn 1934 (L). — *Obermaier, H.*, Der Mensch der Vorzeit. Leipzig 1912. — *Rehm, O.*, Das manisch-melancholische Irresein. Berlin 1919. — *Rüdin, Ernst*, Zur Vererbung und Neuentstehung der Dementia praecox. Berlin 1916. — ders., Psychiatrische Indikation zur Sterilisierung. Berlin und Bonn 1929. — *Siemens, H. W.*, Einführung in die allgemeine und spezielle Vererbungs-pathologie des Menschen. Berlin 1923. — ders., Zwillingen-



pathologie. Berlin 1924. — *Sjögren, T.*, Klinische und vererbungsmedizinische Untersuchungen über Oligophrenie in einer nordschwedischen Bauernpopulation. Kopenhagen 1932. — *Stumpfl, Fr.*, Erbanlage und Verbrechen. Berlin 1935. — ders., Die Ursprünge des Verbrechens. Leipzig 1936. — *Verschuer, Otmar v.*, Erbpathologie. Dresden und Leipzig 1934 (L). — ders., Zwillingsstüberkulose, s. unter *Diehl, K.*, und *Verschuer, O. v.*, — *Weinert, Hans*, Menschen der Vorzeit. Stuttgart 1930. — ders., Ursprung der Menschheit. Stuttgart 1932 (L). — ders., Die paläontologischen Zeugnisse für den Werdegang der Menschheit. In dem Werk: Das Werden der Menschheit und die Anfänge der Kultur. Leipzig 1936. — *Weitz, W.*, Die Vererbung innerer Krankheiten. Stuttgart 1936.

An deutschen Zeitschriften sei zu allen Abschnitten hingewiesen auf: Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Berlin. — Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie, München. — Zeitschrift für menschliche Vererbungs- und Konstitutionslehre, Berlin. — Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie, Stuttgart. — Zeitschrift für Rassenkunde, Stuttgart. — Zeitschrift für die gesamte Neurologie und Psychiatrie, Berlin. — Der Erbarzt, Leipzig. — Von Zeitschriften in englischer Sprache sei nur genannt: The Eugenic Review, London und New-York, in der sich zusammenfassende Berichte aus den übrigen Zeitschriften und Hinweise auf die gleichsprachige Literatur finden.

Von größter Wichtigkeit sind die Verhandlungen der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft seit 1921 und die Verhandlungen der Internationalen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft, besonders die des V. Kongresses Berlin 1927 (herausgegeben von *H. Nachtsheim*). 2 Bände, Leipzig 1928.



# PERSONEN- UND SACHREGISTER

- Abadie* 177.  
*Abderhalden* 206.  
Abstammung, Beweise für 140 f.  
Acheuléen 190.  
Aequationsteilung 45.  
Äthiopische Rasse 186.  
Ahnentafel 143.  
Ainurasse 186.  
Albinismus 160, 165.  
*Albrecht* 166.  
Alkohol und Nachkommenschaft 132.  
Allele und Allelie 87, 131 f., 158, 159.  
Allergien 163.  
Alpine Rasse 186, 187, 201.  
Alternative Vererbung 146.  
Altpaläolithikum 189 f.  
Amitotische Zellteilung 38.  
Amphibien (Versuche) 31, 34, 47 f., 55, 61, 65, 66, 67 ff., 73.  
Anaphase 31, 33 f., 35 f.  
Angiospermen (Ursprung) 136.  
Animaler Pol 65.  
Anthropoide 194.  
*Antirrhinum majus* 92 f., 128.  
Apochromatische Linsen 18, 20.  
Armenide Rasse 186.  
Arteriosklerose 163.  
*Ascaris megalcephala* (Versuche) 40 f., 45 f., 63, 64, 75.  
Asthenischer Habitus 160.  
Auge (Netzhautunterschiede) 165.  
Augenfarbe 159.  
Augenkrankheiten 165 f.  
Aurignacien 190, 192.  
Aurignac-Rasse 192, 199.  
Auslese 125.  
Australide Rasse 186, 198, 201.  
Autosomen 54.
- Baer, K. E. v.* 65.  
*Balfoursche* Regel 64.  
Bantuneger 185.  
Basedowsche Krankheit 163.  
Bastardformen 82 ff.  
Bastardforschung 143.  
*Bateson* 94, 95, 127, 205.  
*Baur, Erwin* 92, 128, 129, 130, 205, 206.
- Befruchtung 40 ff.  
Begabtenforschung 166 ff.  
*Bělař, Karl* 4, 19, 21, 23, 24, 25, 26, 49, 204.  
Belastung, erbliche 172 ff.  
*Beneden, J. van* 4, 29, 40.  
*Berckhemer* 197.  
*Bernstein, Felix* 161, 165.  
Biogenetisches Grundgesetz 10, 134.  
*Birkner, F.* 206.  
*Black, Davidson* 195.  
Blastomeren 41.  
Blastula 55.  
Blindheit 165.  
Blütenpflanzen (Ursprung) 136.  
*Bluhm, Agnes* 132, 206.  
*Blumenbach* 182.  
Blutdruck 163.  
Bluterkrankheit 110, 163.  
Blutgruppen 161 f.  
*Bonnet* 73.  
*Bonnevie, Christine* 164.  
*Boveri* 4, 41, 52, 204.  
Brachydaktylie 155.  
*Bridges* 101.  
„Brünnrasse“ 199.  
*Brugger, C.* 176.  
*Buchner, Paul* 204.  
*Bütschli* 4.  
Buschmänner 186.
- Carnoy* 4.  
*Carus, B.* 204.  
Centrosomen 37.  
Chelléen 189, 191.  
Chlorophyllkörper 26.  
Chloroplasten 26.  
Chromatin 23 f.  
Chromatophoren 26.  
Chromomeren 24 f.  
Chromonema 24, 25.  
Chromosomen 23 ff., 30 ff., 41, 43 ff., 53.  
Chromosomenstückeaustausch 98 ff., 117 ff.  
*Chun* 72.  
*Clauß, L. F.* 183, 206.  
*Colucci* 73.  
*Correns, Carl* 14, 16, 88, 92, 105, 204, 205.  
Crô-Magnon-Rasse 192, 199, 200.



- Curtius, Fr.* 148, 172, 173, 206.  
*Cuvier, Georges Dagobert* 4, 5, 6.  
 Cytoplasma 21 f., 53.
- Dana* 9.  
*Darwin, Charles* 6, 7 ff., 9, 10, 11, 14, 15, 121, 140, 167, 169, 170, 204.  
*Darwin, Erasmus* 6, 168, 169, 170.  
*Darwin, Francis* 169, 204.  
*Darwin, Leonard* 169, 170.  
*Delage, Yves* 51.  
*Deniker* 183.  
 Deuteroplasma 38.  
 Diabetes mellitus 163.  
 Diakinese 44.  
*Diehl, Karl* 162, 206, 207.  
 Diluvium 189, 193.  
 Dimerie 93.  
 Dinarische Rasse 186, 187, 201.  
 Domestikation 201 f.  
 Dominante Vererbung 82 ff.  
*Driesch, Hans* 12, 60, 67, 70, 71, 72, 76, 77, 204.  
*Drosophila melanogaster* 95 ff., 106 f., 108, 112 ff., 131 f.  
*Dubois, Eugen* 194.  
*Dürcken, B.* 205.  
 Dyaden 46.  
 Dysplastischer Typ 156.
- Ectoblast 56.  
*Eickstedt, E. v.* 183, 186, 188, 206.  
 Eimutterzellen 43.  
 Einschachtelungstheorie 58.  
 Eipolarität 65 f.  
 Eiszeiten 133, 189.  
 Eizelle 38 f.  
 Eizellenbildner 43.  
 Entelechie 76 f., 79 f.  
 Entfaltungstheorie 58.  
 Entoblast 56.  
 Entwicklung (Bedingungen) 60 ff.; (Ursachen) 62 ff.; ontogenetische 54 ff.; phylogenetische 121 ff., 181 ff.  
 Eolithen 190.  
 Epigenesis 58 f.  
 Epigenetische Evolution 59, 67 ff.  
 Epilepsie 177.  
 Erbänderungen 126, 128 ff.  
 Erbformeln 96.  
 Erbsen (Versuche) 81 ff., 88 ff.  
 Eskimo 201.  
 Eugenik 7, 16, 203.  
 Europide 158, 184, 186 f., 201.  
 Eurysomer Typ 157.  
 Expressivität 131.
- Fälische Rasse 186, 187, 199.  
 Färbungsmethoden 18, 19.  
 Faktorenanordnung 102.  
 Faktorenaustausch 98 ff., 112 ff., 115 ff.  
 Faktorenkarte von *Drosophila melanogaster* 103, 104.  
 Faktorenkoppelung 94 ff., 100 ff., 110, 112 ff.  
 Fallsucht 177.  
 Familienforschung 143 ff.  
*Farabee* 155.  
 Farbenblindheit, totale 165.  
 Fauna, kambrische 134 f.; nachkambrische 137 ff.  
 Faustkeil 191.  
*Fick, Rudolf* 181, 185.  
*Fischel* 72.  
*Fischer, Eugen* 157, 158, 159, 165, 183, 186, 201, 202, 205, 206.  
 Fixationsmethoden 18 f.  
*Flemming, Walter* 4, 19, 204.  
*Fol* 4.  
 Fortpflanzung 38, 51 ff.  
*Frets, G. P.* 172.  
*Frischeisen-Köhler, Ida* 130, 170, 171, 206.  
 Furchungsprozeß 54 ff., 66.
- Gärtner, C. F.* 12.  
*Galton, Francis* 7, 10, 16, 147, 148, 164, 166, 167 ff., 203, 206.  
*Galtons Familiengeschichte* 167 ff.  
 Gametogenese 120.  
 Gastrula 56.  
 Gehirnschädel 152 f.  
*Geipel* 164.  
 Geisteskrankheiten 173 ff.  
 Genotypus 90.  
 Gerüstsubstanz 22, 23.  
 Geschlechtsbestimmung 103 ff.  
 Geschlechtschromosomen 54, 106 f.  
 Geschlechtsgebundene Vererbung 108 ff.  
 Geschwistermethode 145.  
 Gesicht 157.  
 Gesichtsschädel 153 f.  
*Giardina* 43.  
 Gicht 163.  
*Goethe* 15.  
*Goldschmidt, Richard* 205.  
 Golgiapparat 26.  
 Graslandneger 185.  
*Gray, Asa* 9.  
*Grégoire, V.* 4, 205.  
*Günther, H. F. K.* 183, 206.  
*Guignard, L.* 4, 29.
- Haarbegrenzung 159 f.  
 Haarfarbe 158 f.  
 Haarform 159.  
 Haarwirbel 160.  
*Haeckel, Ernst* 10, 138.



- Haecker, V.* 206.  
 Hämophilie 110, 163.  
 Handlinien 164.  
*Handlirsch* 121.  
*Hanhart* 160.  
*Hartmann, Max* 77, 204, 205.  
*Harvey* 1.  
 Hasenscharte 154.  
*Hauschild, M. W.* 205.  
 Hautfarbe 158.  
*Heberer, G.* 204.  
*Heidenhainsches* Haematoxylinverfahren  
 19, 32.  
*Heider, K.* 65, 204.  
*Heitz, E.* 24, 25.  
*Hertwig, Oskar* 4, 38, 40, 62 f., 68, 204.  
*Hertwig, Paula* 205, 206.  
*Hertwig, R. v.* 205.  
 Heterochromosomen 54, 106 f.  
 Heterogamete 106, 107.  
 Heterozygotie 88, 106.  
*Heuser* 29.  
*His, Wilhelm* 59.  
*Hoernes, M.* 206.  
*Hoffmann, H.* 206.  
 Homo primigenius 197 f.  
 Homo sapiens diluvialis 199 ff.  
 Homogamete 106, 107.  
 Homozygotie 87, 106.  
*Hooke, Robert* 1.  
*Hooker, J. D.* 9.  
 Hottentotten 157, 186.  
 Huhn (Entwicklung) 56, 57 f., 60, 62.  
 Huntingtonsche Chorea 177.  
*Huxley, Thomas Henry* 9.  
 Hyaloplasma 22.  
 Hybridformen 82 ff.  
 Hypermetropie 165.  
 Hypophalangie 155.  
*Hyrtil* 141.  
 Idiiosynkrasien 163.  
 Indide Rasse 186.  
 Infektionskrankheiten 162 f.  
 Intermediäre Vererbung 92.  
 Isotropie des Ei-plasma 59, 67.  
*Janssen, Zacharias* 1.  
*Johannsen, W.* 126, 205.  
*Jollos, Victor* 130, 131, 205.  
 Jungpaläolithikum 190, 199.  
*Just, Günther* 206.  
 Kaninchen (Vererbung) 128, 158, 202.  
*Karplus* 166.  
 Karyokinese 29 ff.  
 Karyoplasma 21, 23.  
 Karyosomen 29.  
 Keimbahn 41 ff., 54 ff.  
 Keimblätter 56 f.  
 Keimblase 55.  
 Keimzellen 38 ff., 41.  
*Kerner von Marilaun* 135, 205.  
 Kernteilung 28 ff.; ordentliche 29 ff.; außer-  
 ordentliche 38, 43 ff.; erbgleiche und  
 erbungleiche 75 ff.  
 Kernzerschnürung 38.  
 Khoisanide Rasse 186, 201.  
 Kiefernspalten 154.  
*Klaatsch, Hermann* 192, 206.  
 Klumpfuß 155.  
*Knight, Th.* 12.  
*Koch, H.* 165.  
*Koelreuter, J. G.* 12.  
 Körnerplasma 22.  
 Körperbautypen 156 f.  
 Körperfarbe 158 f.  
 Körpergröße und -form 155 f.  
*Kohlbrugge* 206.  
*Koken, E.* 205.  
 Komplexion 159.  
 Konstanztheorie 4 f.  
 Koppelung 94 ff., 100 ff., 110, 112 ff.  
 Koppelungsgruppen 100 f.  
*Korkhaus* 154.  
 Korrelation 146 f.  
*Korschelt, E.* 65, 204.  
*Kranz, Heinrich* 179, 180, 206.  
*Kretschmer, E.* 156, 157, 206.  
 Kropf 163.  
*Kühne* 154.  
 Kurzfingerigkeit 155.  
 Kurzschädeligkeit 201.  
 Kurzsichtigkeit 165.  
*Lamarck, Jean Baptiste de* 5 ff., 8, 11, 204.  
*Lang, Arnold* 93.  
*Lange, Johannes* 176, 177, 178, 206.  
 Lebensbedingungen und Variabilität 122 ff.  
*Leeuwenhoek, Anton van* 2.  
*Lenz, Fritz* 159, 160, 161, 175, 206.  
 Leptosomer Typ 156.  
 Leptotän 47 f.  
 Lethalfaktoren 129.  
 Leukoplasten 26.  
*Linné, Karl v.* 4 f.  
*Loeb* 51, 71.  
*Lotsy* 127.  
*Lubbock, John* 9.  
*Lundborg, Hermann* 173, 206.  
*Luxenburger, Hans* 148, 151, 173, 174, 175,  
 176, 177, 206.  
*Lyell, Charles* 9, 142.  
 Mäuse (Vererbung) 93.  
 Magdalénien 190, 192.



- Mais (Auslese) 126.  
*Malpighi* 1.  
*Malthus, Thomas Robert* 9.  
 Manisch-depressives Irresein 175 f.  
*Maréchal* 23 f.  
*Martin, R.* 205.  
 Mechanismus 77 f.  
 Mediterrane Rasse 186, 187.  
*Meirowsky* 161.  
 Melanide Rasse 186.  
*Mendel, Gregor* 12, 13 ff., 46, 81 ff., 91, 92, 95, 103, 204.  
 Mendelismus 75, 81 ff., 91, 92, 93, 94, 105, 121, 129, 154, 155, 158, 159, 201, 202; höherer 93 ff.  
 Menschenrassen 181 ff.  
 Mentone-Gräber 192.  
 Meristeme 58.  
 Merogonie 51, 52 f.  
 Mesenchym 56.  
 Mesoblast 56.  
 Mesolithikum 190.  
 Metaphase 31, 35.  
 Methoden der menschlichen Erbforschung 143 ff.  
*Metschnikoff* 66.  
*Meyer-Heydenhagen, G.* 164.  
 Mikrosomen 22.  
 Mikrotomie 18, 19 f.  
*Mirabilis jalapa* 92.  
 Mitochondrien 26.  
 Mitose 29 ff.  
 Mittelwert 145 f.  
*Mjöen, Alfred* 165.  
*Mjöen, F.* 165.  
 Modifikation 122 ff.  
*Mohl, Hugo* 17, 28.  
*Mollison, Th.* 206.  
 Monaden 46.  
 Mongolenfalte 157.  
 Mongolide 158, 184 f., 201.  
 Monomerie 93.  
*Morgan, Thomas Hunt* 68, 72, 93 f., 97 ff., 101, 109, 111, 113, 114, 129, 205.  
 Morula 55.  
 Moustérien 190, 191.  
*Muckermann, Hermann* 33, 190, 206.  
*Müller, Johannes* 2.  
 Mulatten 158.  
*Muller, H. J.* 129, 151, 172, 205.  
 Multiple Sklerose 172 f.  
 Musikbegabung 165.  
 Muskulöser Typ 156.  
 Mutationen 126, 128 ff., 201; gerichtete 131; künstliche 129 ff.  
 Myopie 165.  
 Nachtblindheit 165 f.  
*Nachtsheim, Hans* 93, 128, 159, 202, 205, 207.  
*Nägeli, Carl v.* 13, 14, 28.  
 Nasenform 157.  
*Naudin, C.* 13.  
 Neandertaler Rasse 192, 196 ff.  
 Negride 158, 184, 185 f., 201.  
 Negrito 186.  
 Neodarwinismus 11.  
 Neolamarckismus 9, 11, 12.  
 Neolithikum 190.  
 Nesselpflanze (Vererbung) 88.  
*Nettleship* 166.  
*Newman* 151, 172.  
*Newport* 66.  
 Nordische Rasse 186 f., 199.  
 Nukleolen 25.  
  
*Obermaier, H.* 191, 206.  
 Oenothera 127.  
 Ohr (Erkrankungen) 166.  
 Ohrform 158.  
 Oligophrenie 176.  
 Oogonien 43.  
 Orientalide Rasse 186.  
 Ostbaltische Rasse 186, 187, 201.  
 Otosklerose 166.  
  
 Pachytän 48.  
 Palämongolide Rasse 185  
 Palänegride Rasse 185.  
 Papillarlinien 163 f.  
 Papua-Melanesier 201.  
 Parthenogenese 51 f.  
*Pearson, Karl* 167, 204.  
 Pekingmensch 192 f., 195 f., 198.  
*Penck* 189.  
 Penetranz 131.  
*Peters* 171.  
 Pflanzenfossilien 135 f.  
*Pflüger, E.* 59.  
 Phänotypus 90.  
 Pigmentation 158 f.  
*Pisum sativum* (Vererbung) 81 ff., 88 ff.  
*Pithecanthropus erectus* 193 ff.  
 Plasmolyse 27.  
 Plasmon 53.  
 Plastiden 26.  
*Plateau* 63.  
*Poll* 148.  
 Polydaktylie 155.  
 Polyembryonie 148.  
 Polymerie 93, 158.  
 Polyneside Rasse 186.  
 Polyovulation 148.  
 Polzellen 46.  
 Praechelléen 189, 191.



- Präformationstheorie 58, 59, 67.  
 Probandenmethode 145.  
 Promorphologie 65 ff.  
 Prophase 29, 32 f.  
 Prospektive Bedeutung, Potenz 67.  
 Protoplasma 17, 20 ff.  
 Psychopathien 177 f.  
*Punnett* 94, 95.  
 Pygmäen 201.  
 Pyknischer Typ 156.
- Quatrefages* 9.  
*Quelprud* 157.
- Rachitis 160.  
*Radl* 5, 7.  
 Rasse 181 ff.; Rasseeigenschaften 181 ff.,  
 Rasseinteilung 182 ff.; Rassenent-  
 stehung und -entwicklung 200 f.  
 Reduktionsteilung 43 ff.  
 Regeneration und Regulation 69 ff., 73.  
*Rehm, O.* 206.  
 Reifeteilung 43 ff.  
*Remark* 38.  
*Retzius, Anders* 183.  
 Rezessivität 82 ff., 144 f.  
 Richtungskörper 46.  
*Rick* 124.  
*Rosanoff* 176.  
 Rotgrünblindheit 110, 165.  
*Roux, Wilhelm* 63, 67, 68.  
 Rückkreuzung 91.  
*Rüdin, Ernst* 173, 174, 175, 206.  
*Rutot* 190.
- Sachs* 62.  
*Saint-Hilaire, Geoffroy* 6.  
*Saller, K.* 206.  
 Samenmutterzelle 43.  
 Samenzelle 38, 39.  
*Saudek, Robert* 151, 172.  
 Schädelform 152 f.  
*Scheidt, W.* 157, 206.  
*Schiff, Fritz* 161, 162.  
 Schizophrenie 173 ff.  
 Schizothymiker 156 f.  
*Schleiden* 2, 3, 28.  
*Schneider, A.* 18.  
*Schottky, Johannes* 180, 181.  
*Schultze, O.* 68.  
 Schwachsinn 176.  
*Schwalbe, G.* 205.  
*Schwann, Theodor* 2 ff., 28, 204.  
 Schwerhörigkeit 166.  
*Secchi* 15.  
 Seeigel (Versuche) 51, 52 f., 60, 61, 63, 65,  
 67, 70 f.
- Seelische Vererbung 166 ff.  
*Sharp, L. W.* 205.  
 Sibiride Rasse 185.  
*Siemens, H. W.* 148, 149, 161, 206.  
*Sinanthropus pekinensis* 192 f., 195 f., 198.  
 Sinide Rasse 185.  
 Sinnesorgane (Vererbung) 163 ff.  
 Sippentafel 143.  
*Sjögren, Torsten* 176, 207.  
 Skelett (Vererbung) 152 ff.  
 Skoliose (Rückgratsverkrümmung) 154.  
*Smith* 176.  
 Solutréen 190.  
 Somabahn 41 ff.  
 Sommersprossen 160.  
 Spaltfuß und -hand 155.  
*Spencer, Herbert* 9.  
 Spermatogonien 43.  
 Spezifität 131.  
*Spina bifida* 155.  
 Spindel 31.  
 Stammbaum 143.  
 Stammesgeschichte 133 ff., 181 ff.  
 Stammzelle 42 f.  
 Star 165.  
*Steffan* 161.  
*Steinmann, Gustav* 138, 139, 205.  
 Steinwerkzeuge 190 f.  
*Stern, Curt* 94, 101, 104, 115, 116 ff., 205.  
*Strasburger, Eduard* 4, 18, 21, 29, 43, 44,  
 58, 204.  
 Strassen, zur 64 f.  
 Strepsitän 48.  
*Stubbe, Hans* 130.  
*Stumpfl, Friedrich* 180 f., 207.  
 Sudanneger 186.  
 Synapsis 44.  
 Syndaktylie 155.
- Tagesblindheit 165.  
 Tastsinn 163.  
 Taubstummheit 166.  
 Telophase 31, 36.  
 Tetraden 45 f.  
*Thums, Karl* 173.  
*Timoféeff-Ressovsky, N. W.* 95, 96, 130,  
 131, 205.  
 Tritonauge 73.  
*Tschermak, Armin v.* 80.  
*Tschermak, Erich v.* 16.  
 Tuberkulose 162.  
 Tungide Rasse 185.  
 Turanide Rasse 186.  
 Typentheorie 5.
- Uebersichtigkeit 165.  
 Unterkiefer (Vererbung) 154.



- Vakuolen 26 f.  
 Variabilität, individuelle 122 ff.  
 Variationen, analytische 127.  
 Variationsstatistik 144 ff.  
 Vegetativer Pol 65.  
 Verbrechen 178 ff.  
*Verschuer, O. v.* 148, 149, 153, 155, 156, 162, 171, 206, 207.  
 Verwachsenfingrigkeit 155.  
 Vielfingrigkeit 155.  
*Viernstein* 180.  
*Virchow, Rudolf* 28 f.  
 Vitalismus 12, 70, 76 ff.  
*Vogt, Karl* 15.  
 Volk 202 f.  
 Vorderasiatische Rasse 186.  
*Vries, Hugo de* 16, 125, 127, 205.  
  
*Waardenburg* 165.  
*Wallace, Alfred Russel* 8, 9.  
*Weber, Erna* 206.  
 Weddide Rasse 186.  
*Weidenreich* 157.  
*Weinberg* 145.  
*Weinert, Hans* 194, 198, 199, 207.  
*Weismann, August* 11.  
*Weitz, W.* 148, 207.  
*Wettstein, R. v.* 205.  
*Wilson, Edmund B.* 21, 51, 64, 65, 205.  
*Winckler, Alma* 205.  
 Wirbellose, nachkambrische 137.  
 Wirbelsäule (Vererbung) 154.  
 Wirbeltiere, paläozoische und mesozoische 137 ff.  
  
*Wolff, K. F.* 2, 58.  
 Wolfsrachen 154.  
  
 X-Chromosom 54, 106 f., 114.  
 Y-Chromosom 106 f., 114.  
  
 Zähne (Vererbung) 154.  
 Zelle 17 ff.; Bau 17 ff.; Bauteile 20 ff.; Definition 18; Forschungsmethoden 18; Gestalt und Größe 20; Zelle und Kristall 27 f.;  
 Zellentheorie 17.  
 Zellentstehung 28 f.  
 Zellhaut 27.  
 Zellkern 22 ff.  
 Zellplasma 21 f., 53.  
 Zellteilung, ordentliche 28 ff.; außerordentliche 38, 43 ff.  
 Zellzerschnürung 38.  
 Zentralnervensystem (Vererbung) 166.  
 Zirkuläres Irresein 175.  
 Zuckerkrankheit 163.  
 Zwergwuchs 160.  
 Zwillingsforschung 147 ff.; Ähnlichkeitsdiagnose 149 f.; eineiige (EZ) und zweieiige (ZZ) 148; eineiige unter verschiedenen Lebensbedingungen 151, 172; Erbe und Umwelt 150 f.; erbgleiche und erbverschiedene 148 ff.; Konkordanz und Diskordanz 150; monochorische und dichorische 149; Zwillingsgeburtenszahl 148.  
 Zyklotymiker 156 f.





## Weitere Schriften des Verfassers

IM VERLAG VON FERD. DUMMLER,  
BERLIN UND BONN:

Eugenik (Lehrbuch). 1. bis 3. Tausend (VIII und 173 Seiten.) Mit 34 Abbildungen auf Tafeln und im Text. 1934.

Rassenforschung und Volk der Zukunft. Ein Beitrag zur Einführung in die Frage vom biologischen Werden der Menschheit. 3., vermehrte Auflage. (7. bis 9. Tausend.) (109 Seiten.) 1934.

Eugenik und Katholizismus. 2., verbesserte Auflage. (3. bis 5. Tausend.) (66 Seiten.) 1934.

Die Lehre von der Entwicklung und Vererbung — und das Christentum. Erwägungen aus dem Grenzgebiet. (24 Seiten.) 1934.

Eugenische Eheberatung. (In Verbindung mit O. v. Verschuer.) (72 Seiten.) 1931.

Wesen der Eugenik und Aufgaben der Gegenwart. (48 Seiten.) 1929.

Die Familie. Schriftenreihe für das Volk. Sieben Hefte von je 24 Seiten.

1. Die naturtreue Normalfamilie. 4., verm. Aufl. (66. bis 70. Tausend.)
2. Die Mutter und ihr Wiegenkind. 5., verm. Aufl. (71. bis 75. Tausend.)
3. Keimendes Leben. 3., vermehrte Auflage. (36. bis 40. Tausend.)
4. Eheliche Liebe. 3. Auflage. (36. bis 40. Tausend.)
5. Werdende Reife. 3., vermehrte Auflage. (36. bis 40. Tausend.)
6. Eugenik. 2., verbesserte Auflage. (11. bis 15. Tausend.)
7. Die Ehe-Enzyklika Papst Pius' XI. und die Eugenik. (1. bis 5. Tausend.)

Das kommende Geschlecht. Zeitschrift für Eugenik — Ergebnisse der Forschung. Schriftleiter und Herausgeber. Bisher sieben Bände.



Im Verlag von Herder & Co., Freiburg im Breisgau:

Kind und Volk. Der biologische Wert der Treue zu den eugenischen Gesetzen beim Aufbau der Familie. Zwei Teile.

1. Teil: Vererbung und Auslese. 16., bedeutend vermehrte Auflage. (39. bis 41. Tausend.) (XVI und 300 Seiten; 3 Seiten Tafeln.) 1933.
2. Teil: Gestaltung der Lebenslage. 16., bedeutend vermehrte Auflage. (37. bis 39. Tausend.) (XIV und 274 Seiten.) 1934.

Von den sieben Sakramenten. Grundsätzliches zu den religiösen Fragen der Gegenwart. 2. Auflage. (4. bis 6. Tausend.) (186 Seiten.) 1936.

Neues Leben. Ethisch-religiöse Darlegungen. Vier Bücher.

1. Der Urgrund unserer Lebensanschauung. 4. bis 6. Auflage. (11. bis 17. Tausend.) Mit einer Tafel. (X und 106 Seiten.)
2. Die Botschaft vom Gottesreich. 1. und 2. Auflage. (1. bis 5. Tausend.) Mit einer Tafel. (VI und 92 Seiten.)
3. Ehe und Familie im Gottesreich. 1. und 2. Auflage. (1. bis 5. Tausend.) Mit einer Tafel. (VI und 84 Seiten.)
4. Sinn und Wert der Eucharistie. 1. und 2. Auflage. (1. bis 5. Tausend.) Mit einer Tafel. (VIII und 74 Seiten.)

Im Verlag von Fredebeul & Koenen, Essen:

Die Religion und die Gegenwart. Grundsätzliches über die Sendung der Kirche und über christliche Welt- und Lebensanschauung im Anschluß an Kanzelvorträge in der St.-Matthias-Kirche und in der St.-Hedwig-Kathedrale zu Berlin, im Dom zu Münster und zu Xanten am Niederrhein, im Liebfrauentum zu München und im Dom zu Passau und in vielen anderen Heiligtümern des deutschen Volkes. 4., bedeutend vermehrte Auflage. (10. bis 12. Tausend.) (344 Seiten.) 1935.

Volkstum, Staat und Nation — eugenisch gesehen. 3. Auflage. (7. bis 8. Tausend.) (114 Seiten.) 1936.

Stauungsprinzip und Reifezeit. Gedanken zur geschlechtlichen Erziehung im Sinne der Eugenik. 3. Auflage. (11. bis 12. Tausend.) (93 Seiten.) 1936.

Im Verlag von Müller & Kiepenheuer, Potsdam:

Vererbung. Biologische Grundlagen der Eugenik. (1. bis 5. Tausend.) (105 Seiten.) 1932.

Im Verlag von Ferd. Schöningh, Paderborn:

Grundriß der Rassenkunde. 2. Auflage. (3. bis 5. Tausend.) Mit 4 Bildtafeln. (128 Seiten.) 1935.

Im Verlag von E. S. Mittler & Sohn, Berlin:

Eugenik und Volkswohlfahrt. (35 Seiten.) 1933.

Im Buchverlag Germania, Berlin:

Zeitenwende. (6. bis 10. Tausend.) (16 Seiten.) 1937.















