6. Zur Begriffsbildung in der Phänogenetik.

Von Heinrich Prell, Tübingen.

(Mit 5 Figuren.)

Eingeg. 28. Dezember 1921.

Von einschneidender Bedeutung für den Ausbau der Vererbungslehre war die Durchführung einer scharfen begrifflichen Scheidung zwischen dem Aussehen eines Organismus und seiner Konstitution. Der überzeugenden Klarheit, mit welcher Johannsen diesen Gedanken vertrat, ist es zu verdanken, daß er zum wissenschaftlichen Allgemeingut wurde.

Johannsen schlug vor, man möge »den statistisch, bzw. rein deskriptiv hervortretenden Typus ... als Erscheinungstypus bezeichnen, oder, kurz und klar, als ‚Phänotypus'« (S. 142)[1]. Demgegenüber prägte er den Namen »Genotypus für den Inbegriff aller konstitutionellen Elemente, welche die Reaktionsnorm der Gameten, bzw. der Zygote bedingen« (S. 208). »Auf der einen Seite steht also der Inbegriff aller Gene — der Genotypus, können wir sagen — als die grundlegende Konstitution des Organismus; auf der andern Seite haben wir das Milieu (die ‚Lebenslage') — und das oft recht verwickelte Zusammenspiel von Genotypus und Milieu bedingt die realisierten persönlichen Charaktere jedes Organismus« (S. 146). »Die Inspektion der ‚fertigen' Organismen kann demnach nicht ohne weiteres aussagen, ob gefundene phänotypische Unterschiede durch Verschiedenheiten im Milieu oder im Genotypus — oder vielleicht in beiden — bedingt sind« (S. 146).

»Unsre beiden Wörter ‚Phänotypus' und ‚Genotypus' sind aber nur zwei als Termini der Vererbungslehre — wie es sich gezeigt hat — recht praktisch gewählte Namen an und für sich alter Begriffe. Wir treffen ja ganz entsprechende begriffliche Unterschiede in allen Gebieten der Naturforschung; rein allgemein unterscheidet man ja doch scharf zwischen den ‚realisierten Zuständen' oder ‚Reaktionserfolgen' einerseits und dem ‚Reagierenden', bzw. seinen ‚Konstitutionsformeln', ‚Reaktionsgesetzen' oder ‚Reaktionsnormen' anderseits. So sind Eis, Wasser, Dampf verschiedene Reaktionserfolge, von demjenigen ‚Reagierenden', dessen Konstitutionsformel wir (durchaus nicht erschöpfend) durch *H-O-H* ausdrücken. Und der populäre, generelle Name dieses Reagierenden, ‚das Wasser' (im weiteren Sinne), ist hier — wie so oft, aber wenig glücklich — an den gewöhnlichsten der realisierten Zustände geknüpft; dieser Zustand erhält mit Unrecht einen Rang als das ‚Normale' oder ‚Typische'« (S. 411).

---

[1] Johannsen, W., Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 2. Aufl. Jena 1913.

Daraus ergibt sich also für die Variabilität und ihre Erblichkeit, »daß die im gegebenen Organismus realisierten Zustände (sein Phänotypus) nicht, oder jedenfalls nicht notwendigerweise, die Reaktionsnorm des betreffenden Organismus (seinen Genotypus) beeinflussen müssen. Wir verwechseln nicht Reaktionserfolge mit Reaktionsnorm, also auch nicht Variationen der realisierten Zustände mit dem Komplex ihrer ‚inneren' (genotypischen) und ‚äußeren' (durch Milieufaktoren repräsentierte) Bedingungen, bzw. ‚Ursachen'« (S. 412).

Johannsens Nomenklatur hat sich nahezu allgemein eingebürgert. Im Laufe der Zeit hat es sich aber doch fühlbar gemacht, daß sie nur einen Teil der in Rechnung zu setzenden Begriffe berücksichtigt. Es konnten sich daher leicht Unklarheiten einschleichen, welche in Mißverständnissen über die Begrenzung der neu geschaffenen Begriffe ihren Ausdruck fanden.

Die Entstehung eines jeden Organismus ist ein entwicklungsmechanischer Vorgang. Die Ausbildung der Erscheinungsform eines Organismus, also seines Phänotypus, beruht demnach auf dem Ablauf eines entwicklungsmechanischen Prozesses, den man Phänogenese nennen kann. Die Gesichtspunkte, welche bei der Analyse einer Phänogenese zu berücksichtigen sind, oder, mit andern Worten, die Begriffe, welche für eine entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse oder Phänogenetik (Haecker) erforderlich sind, mögen nun etwas genauer betrachtet werden. Daran anschließen kann sich dann eine Auswertung der gefundenen Resultate.

Ein Phänotypus ist ein bestimmter Reaktionserfolg. Diese Tatsache zwingt ganz von selbst zu einem weiteren Ausbau des Vergleiches zwischen einer biologischen Reaktion und einer chemischen Reaktion.

In dem von Johannsen herangezogenen Beispiel des chemischen Körpers *H-O-H*, den wir Wasser im weiteren Sinne nennen, kann man etwa sagen: Das »Reagierende«, nämlich das Molekül *H-O-H* besitzt die »Reaktionsnorm«, nämlich das physikalische Verhalten, unter gewissen »Reaktionsbedingungen«, nämlich einer Temperatur von $> 100^{\circ}$ C bei 760 mm *Hg*-Druck, einen gewissen »Reaktionserfolg«, nämlich den gasförmigen Aggregatzustand, aufzuweisen.

Im ganzen sind also vier verschiedene Begriffe auseinanderzuhalten, nämlich das materielle Objekt selbst, zwei immaterielle Kräftekomplexe, welche darauf einwirken, und das materielle Resultat dieser Einwirkung.

In entsprechender Weise ist auch biologisch zu unterscheiden zwischen einem »Reagierenden«, seiner »Reaktionsnorm«, seinen »Reaktionsbedingungen« und dem »Reaktionsprodukte«.

Das Reagierende ist jeweils die Artzelle, bzw. deren charakteristischer Anteil, das Keimplasma oder Idioplasma.

Dieses Reagierende besitzt eine gewisse Reaktionsnorm, die wir als den Genotypus bezeichnen. Genotypus ist danach also ein immaterieller Kräftekomplex, welcher an das Idioplasma gebunden ist und durch dasselbe sich manifestiert[2]. Daß auch Johannsen

---

[2] Die begriffliche Scheidung des immateriellen Genotypus (oder Determinationskomplexes nach Roux) von dem materiellen Idioplasma ist von erheblichem Wert für die Frage nach der Natur der Erbfaktoren.

Daß dem Vorgang der alternativen Vererbung der Mechanismus der mitotischen Kernteilung zugrunde liegt, dürfte als gesichert anzusehen sein. Nach den hier abgeleiteten Anschauungen wäre nun zu unterscheiden zwischen der immateriellen Erbanlage (dem »Gen« Johannsens) als einer Kraft, und dem körperlichen Erbträger als dem Substrat, an welches diese Kraft gebunden ist. Dadurch, daß der »Erbfaktor« der Vererbungslehre bald mit dem einen, bald mit dem andern identifiziert wurde, mußte eine gewisse Unklarheit entstehen.

Ein Erbträger ist ein kleinster Teil lebenden Protoplasmas, welcher spezifisch strukturiert ist und sowohl selbsterhaltungsfähig, als auch zur Wiedererzeugung von seinesgleichen befähigt ist. Das letztere ist deshalb besonders zu betonen, weil ja der Sprößling nicht die vom Elter überkommenen Erbträger weitergeben kann, sondern aus diesen hervorgegangene neue Erbträger, welche den ursprünglichen (unter normalen Verhältnissen) vollkommen gleich sind. Ändert sich ein Erbträger, findet also eine Idiokinese statt, so hat auch der umgewandelte Erbträger die Fähigkeit zur Wiedererzeugung von seinesgleichen. Morphologisch darf man vielleicht vorläufig den Erbträger mit dem Chromomer, als dem kleinsten sichtbaren oder erschlossenen Bruchteil der als Idioplasma betrachteten chromatischen Substanz, identifizieren.

Eine Erbanlage ist eine von diesem Erbträger ausgeübte Kraft. Es erscheint selbstverständlich, daß diese Kraft sich mit den von andern Erbträgern ausgehenden Kräften zu einer Resultante vereinigt, und daß erst diese Resultante die Merkmalsentfaltung beeinflußt. Eine mehr oder weniger sichtbare Pleiotropie der Gene, eine Beeinflussung zahlreicher Merkmale durch einzelne Anlagen, ist danach also selbstverständlich.

Ändert sich die chemische Natur eines Erbträgers, etwa durch eine Anlagerung oder durch eine mehr oder weniger tiefgreifende Umlagerung von Atomen oder Radikalen, so ändert sich auch die von ihm ausgeübte Kraft. Der veränderte Erbträger mag nun zu dem ursprünglichen in einem gewissen Kontinuitätsverhältnis stehen; für die ausgeübten Kräfte gilt das sicher nicht. Eine etwa als Lichtfilter wirkende Lösung von mangansaurem Kali besitzt eine gewisse innere Kontinuität zu dem beim Stehenlassen daraus gebildeten übermangansauren Kali. Die optische Leistungsfähigkeit besitzt eine solche Kontinuität sicher nicht. Die Salzlösung wirkt entweder als Grünfilter (K_2MnO_4) oder als Rotfilter ($KMnO_4$); die Fähigkeit, vorwiegend grünes Licht durchzulassen, ist entweder vorhanden, oder sie fehlt. Man kann hier also von einem alternativen Vorhandensein oder Fehlen einer Fähigkeit sprechen, ähnlich, wie es die Presence-Absence-Theorie (Bateson) für Erbanlagen verlangt. Danach ginge also die Presence-Absence-Theorie von Fähigkeiten aus, wäre also an die immaterielle Fassung des Erbfaktorbegriffes gebunden. Das ist vollkommen berechtigt, und es liegt keinerlei Grund vor, sie deshalb abzulehnen. Man muß sich nur darüber klar sein, daß sie bloß für die statistische Behandlung der Vererbungslehre brauchbar ist, nicht für die cytologisch-entwicklungsmechanische. Einen Versuch, das Prinzip der Presence-Absence-Theorie mit dem Kontinuitätsprinzip, das die entwicklungsmechanische Fassung der Vererbungslehre verlangt, zu vereinigen, stellt die Grund-

den Genotypus als immateriell ansieht, hat er ausdrücklich in der Diskussion mit amerikanischen Forschern betont.

Außerdem übt die gesamte Umwelt auf das Idioplasma Reaktionsbedingungen aus. Das Idioplasma befindet sich also in dem immateriellen Kraftfeld der Umwelt, und auch dieses manifestiert sich in seinen Auswirkungen durch das Idioplasma. Für die Gesamtheit der Lebenslagefaktoren, die Realisationsnorm, welche für jeden Reaktionserfolg einen bestimmten Typus besitzt, können wir den Namen Plastotypus verwenden.

Das Reaktionsprodukt ist der Organismus in seinem gegebenen Aussehen, in welchem er einen bestimmten Erscheinungstypus oder Phänotypus repräsentiert.

Genotypus, Plastotypus und Phänotypus, welche sich sprachlich weitgehend gleichen, sind begrifflich nicht direkt vergleichbar.

Der Phänotypus als Inbegriff der Merkmale eines Organismus stellt eine »meßbare Realität« (Johannsen S. 149) dar. Alles, was sich an einem gegebenen Organismus beobachten läßt, gehört somit dem Phänotypus an, gleichgültig ob es sich auf die äußere Gestalt oder auf die Morphologie der Zellen oder sogar des Kernes, wie das für Zahl und Form der Chromosomen in Betracht käme, bezieht.

Für Genotypus und Plastotypus gilt das nicht, da beide der Untersuchung nicht unmittelbar zugänglich sind. Der Genotypus als Inbegriff der erblichen Anlagen ist fest mit dem Idioplasma verbunden, während der Plastotypus als Inbegriff der Milieufaktoren von außen her auf das Idioplasma einwirkt. Beide sind in ihrer Gesamtheit nicht zu fassen, sondern nur Unterschiede zwischen mehreren von ihnen, welche man miteinander vergleicht, lassen sich hervorheben. Jeder erschlossene Genotypus besteht also aus einem Anlagengrundstock (Θ) unbekannten Umfanges und gewissen »Grundunterschieden« (Baur) oder Genen (Erbanlagen), welche Gegenstand der Untersuchung sind. Ebenso besteht jeder Plastotypus aus einer Summe unbekannten Umfanges von Lebenslagefaktoren verschiedener Natur und gewissen bekannten Einzelfaktoren oder »Reizen«, denen besonderes Interesse zugewandt wird.

Während der Dauer des Entwicklungsvorganges wirken nach dieser Auffassung auf die sich vermehrenden und spezialisierenden Artzellen fortgesetzt zwei Kräftekomplexe ein, welche je einen be-

faktor-Supplement-Theorie (Plate) dar. Vielleicht ist es aber besser, hier das Schlagen einer vermittelnden Brücke zu vermeiden, weil eine solche leicht die Grenzen verwischt. Gerade die Unabhängigkeit corpusculär-cytologischer und dynamisch-statistischer Betrachtungsweise zu betonen, und bei sachlicher Scheidung ihre gegenseitige Bedingtheit im Auge zu behalten, erscheint taktisch richtiger.

stimmten Typus für die einzelne entwickelte Zelle, und somit auch für die Gesamtheit der Zellen im vielzelligen Organismus, besitzen. Man kann den phänogenetischen Entwicklungsvorgang demnach in Gestalt eines Parallelogrammes der Kräfte schematisch zur Darstellung bringen (Fig. 1). Dabei empfiehlt es sich nur, für den fertigen Organismus als Träger des Phänotypus eine kurze Bezeichnung zu verwenden, als welche »Phänont« (also etwa »Erscheinungswesen«) dienen mag.

Die graphische Darstellung für die Entstehung von Phänonten gibt nun eine bequeme Unterlage zur Ableitung der verschiedenen

Fig. 1.

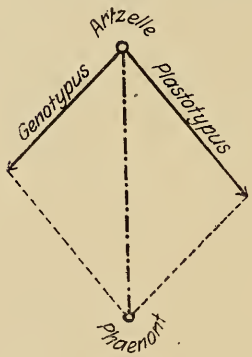


Fig. 2.

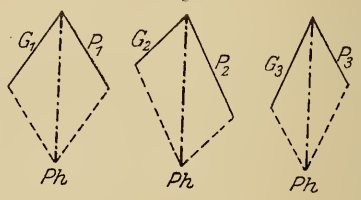
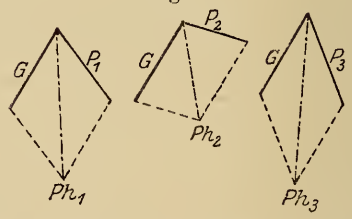


Fig. 3.



G = Genotypus; *P* = Plastotypus; *Ph* = Phänont oder Träger des Phänotypus; Zahlen als Indices bezeichnen die Verschiedenheit der betreffenden Genotypen, Plastotypen oder Phänonten.

Fig. 1. Schema zur Darstellung der Abhängigkeit des Phänotypus von der Auswirkung des Genotypus und des Plastotypus.

Fig. 2. Schema für die Entstehung von Vertretern des gleichen Phänotypus durch das Zusammenwirken ungleicher Genotypen mit ungleichen Plastotypen.

Fig. 3. Schema für die Entstehung von phänotypisch verschiedenen Vertretern des gleichen Biotypus durch das Zusammenwirken gleicher Genotypen mit ungleichen Plastotypen.

Arten von morphologischer Differenzierung. Auf diese Weise gelangt man zu einer Gruppierung gegebener Phänonten auf Grund von Übereinstimmungen bei ihrer Phänogenese.

Den gleichen Phänotypus (Johannsen) repräsentieren alle Phänonten, welche das gleiche — oder doch ein in gewisser Beziehung oder innerhalb gewisser Grenzen übereinstimmendes — Aussehen besitzen (Fig. 2). Sie können dabei genotypisch und plastotypisch

ganz verschieden sein. Ein jugendlicher Schimmel und ein alter Rappe zeigen so den gleichen Phänotypus der unreinen Schwarzfärbung, obwohl sie strukturell verschieden sind und das ungleiche Alter sie in verschiedene Lebenslagen verweist.

Den gleichen Biotypus (Johannsen) repräsentieren alle Phänonten, welche den gleichen — oder besser vielleicht, soweit wir es ermitteln können, gleichen — Genotypus besitzen (Fig. 3). Sie können naturgemäß äußerlich ganz verschieden sein, da sie plastotypisch verschieden

Fig. 4.

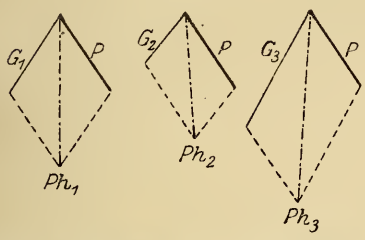


Fig. 5.

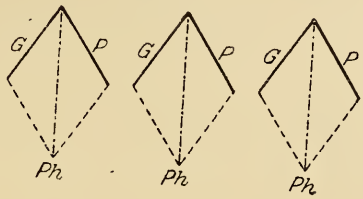


Fig. 4. Schema für die Entstehung von phänotypisch verschiedenen Vertretern des gleichen Pleotypus durch das Zusammenwirken ungleicher Genotypen mit gleichen Plastotypen.

Fig. 5. Schema für die Entstehung von phänotypisch gleichen Vertretern des gleichen Morphotypus durch Zusammenwirken gleicher Genotypen mit gleichen Plastotypen.

sein können. Als Beispiel sei der Biotypus »*Primula sinensis rubra*« genannt, der bei 20° C rot, bei 30° C weißblühend ist. Als weiteres Beispiel diene der Biotypus »Schwalbenschwanz«, der als Ei, Raupe, Puppe und Falter auftreten kann[3].

Den gleichen Pleotypus repräsentieren alle die Phänonten welche den gleichen — oder wenigstens, soweit wir es ermitteln können oder berücksichtigen wollen, gleichen — Plastotypus besitzen (Fig. 4). Auch sie können naturgemäß äußerlich recht verschieden sein, da sie genotypisch verschieden sein können. Als Beispiel sei auf den Pleotypus »*Primula sinensis* bei 30° C« hingewiesen, welcher eine einheitliche weiße Blütenfarbe besitzt; die in Betracht kommenden Genotypen können aber insofern verschieden sein, als ein Teil derselben für den Pleotypus »*Primula sinensis* bei 20° C« weiße, ein Teil rote Blütenfärbung bedingt. Ebenso darf hier der entwicklungsgeschichtliche Pleotypus »Raupe« genannt werden, der bei genotypisch verschiedenen Faltern in mehr oder weniger verschiedener Form wiederkehrt.

---

[3] Solche verschiedene Erscheinungsformen des gleichen Biotypus bezeichnet man zweckmäßig mit Delpino als »Pleonten« dieses Biotypus.

Ob es erforderlich ist, für Phänonten, welche genotypisch und plastotypisch gleich sind, welche also gleichzeitig denselben Phänotypus, Biotypus und Pleotypus repräsentieren, eine besondere Benennung anzuwenden, sie etwa als Repräsentanten des gleichen Morphotypus zu bezeichnen, mag dahingestellt bleiben (Fig. 5).

Vielleicht ist die hier vorgeschlagene Erweiterung der Johannsenschen Nomenklatur geeignet, die Mißverständnisse zu verhindern, welche immer wieder vorkommen, und welche durch unrichtige Verwendung von Johannsenschen Bezeichnungen bedingt werden[4]. Insbesondere sollte die Verwendung des Begriffes Genotypus für Individuen, der man oft begegnet, grundsätzlich vermieden werden. Die Frage schließlich, ob es auf die Dauer überhaupt zweckmäßig sein wird, Erbanlagenkomplex und Lebenslagenkomplex ebenso als »Typen« (Genotypus, Plastotypus) zu bezeichnen, wie die Erscheinungsformen selbst (Phänotypus, Biotypus usw.), oder ob man nicht lieber von »Normen« (Reaktionsnorm, Realisationsnorm) sprechen soll, ist nur von formeller, nicht aber von sachlicher Bedeutung. Wünschenswert dürfte es nur sein, daß beide Faktorenkomplexe gleichartig benannt werden.

---

[4] Der Notwendigkeit, eine Erweiterung der Johannsenschen Nomenklatur vorzunehmen, hat bereits Siemens Rechnung zu tragen versucht, (Siemens, H. W., Die biologischen Grundlagen der Rassenhygiene und der Bevölkerungspolitik. München 1917). Siemens bezeichnet den Johannsenschen Phänotypus als »Erscheinungsbild, bestehend aus erbbildlichen (d. h. erbbildlich [idiotypisch] bedingten) Eigenschaften und nebenbildlichen (paratypischen) Eigenschaften (S. 46)«. Dabei versteht er unter Idiotypus das »Erbbild; die erbliche Beschaffenheit eines Lebewesens oder einer Gruppe« (S. 80), also, wie er auch an andrer Stelle ausdrücklich betont, genau dasselbe, was Johannsen als Genotypus bezeichnete; über die Zweckmäßigkeit dieser Umbenennung kann man verschiedener Meinung sein. Seinen Paratypus definiert Siemens als das »Nebenbild; die nicht erbliche Beschaffenheit eines Lebewesens« (S. 80). Diese Nomenklatur ist nicht klar. Insbesondere ist die ihr zugrunde liegende Unterscheidung der Eigenschaften oder Merkmale in »erbbildlich bedingte (und folglich »erbliche«) und nebenbildliche (paratypische, nicht erbliche) Eigenschaften« (S. 46) grundsätzlich abzulehnen. Eigenschaften, die nicht erbbildlich bedingt sind, gibt es überhaupt nicht, da jede Eigenschaft letzten Endes als Realisationserscheinung einer erblichen Reaktionsnorm anzusehen ist. Nur die Eigenschaften mehrerer Organismen können sich beim Vergleich als genotypisch oder plastotypisch verschieden erweisen, also den Charakter von Genovarianten oder von Plastovarianten besitzen. Erst durch Baur hat der Begriff des Paratypus eine einwandfreie Fassung erhalten und ist dabei ähnlich wie der Begriff des Plastotypus umgrenzt worden (Baur-Fischer-Lenz, Grundriß der menschlichen Erblichkeitslehre und Rassenhygiene. München 1921). Ich habe es vorgezogen, meine schon in mehreren Arbeiten angewandte Nomenklatur, welche keinerlei Mißverständnisse zuläßt, auch hier beizubehalten, zumal aus verschiedenen Gründen eine Ausgestaltung der Definition für Paratypus wohl unvermeidlich ist.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: 54

Autor(en)/Author(s): Prell Heinrich

Artikel/Article: Zur Begriffsbildung in der Phänogenetik. 218-224