

betrachten, da uns die *Leptocephalus*-Larven der Aalartigen wohl besagen, daß erhebliche Größe für Hochseelarven nützlich sein kann; zugleich mit Goldschmidt als eine direkte Folge der Bedingungen des Hochseelebens, weil auch bei Amphibienlarven die Metamorphose sich infolge der Lebenslage hinausschieben kann und *Pleuronectes*-Larven — die sich übrigens gleichfalls auf verschiedenem Größenstadium metamorphosieren, Ehrenbaum 1897 — eine wenigstens halblarvale Pigmentierung beibehalten, solange sie pelagisch leben, während sie von dem Zeitpunkt an, wo sie den Grund berühren und ihren Haftreflex betätigen können, sich stärker pigmentieren, Franz 1910. Daß jeder »*Amphioxides*« auf dem Larvenstadium Geschlechtsreife erlangt, ist unwahrscheinlich. Daß es in einzelnen Fällen vorkommen kann, ist nicht ganz von der Hand zu weisen, zumal wegen Goldschmidts Befund (1905) einer langen rechtseitigen Gonadenreihe bei einem 10 mm langen »*Amphioxides pelagicus*«; doch wurden in diesem Falle die Gonaden nur klein und nur nahezu reif befunden, und daß die Metamorphose noch vor der vollen Geschlechtsreife hätte eintreten können, muß möglich erscheinen, zumal da Andrews 1893 auch bei einem in der Metamorphose stehenden *As. lucayanum* von nur 6 mm Länge bereits Gonadenanlagen meldet.

## 2. Die fundamentalen Prinzipien, Regeln und Typen der alternativen Vererbung.

Von Heinrich Prell, Tübingen.

Eingeg. 29. Januar 1922.

Die zahlreichen Vererbungserscheinungen verschiedenster Art, welche durch die experimentelle Erblichkeitslehre in den letzten Jahrzehnten ermittelt worden sind, haben gelehrt, daß die Weitergabe der elterlichen Anlagen an die Nachkommen nicht stets nach denselben Gesetzmäßigkeiten erfolgt. Diese Tatsache hat mit zwingender Notwendigkeit dahin geführt, daß wiederholt Versuche zu einer grundsätzlichen Gliederung der Vererbungserscheinungen gemacht worden sind.

Das Problem ist dabei von verschiedenen Richtungen aus in Angriff genommen worden. Auf der einen Seite war man bestrebt, Regeln für bestimmte Gruppen von Vererbungserscheinungen aufzufinden und zu formulieren. Auf der andern Seite suchte man verschiedene allgemeine Prinzipien der Vererbung zu ermitteln. Die sachlichen Resultate beider Untersuchungsrichtungen sind dabei überraschenderweise recht ähnlich ausgefallen. Ein allseitig befriedigendes Gesamtergebnis haben die Erörterungen aber nicht zu zeitigen ver-

mocht, hauptsächlich wohl deshalb, weil Prinzipien und Regeln als etwa gleichbedeutend angesehen wurden.

Im folgenden sei nun von der Annahme ausgegangen, daß Prinzipien und Regeln verschiedene Dinge sind, die nebeneinander berücksichtigt werden müssen, und daß darauf aufbauend erst eine scharfe Typengliederung möglich ist. Unter Prinzipien mögen dabei die allgemeinen Voraussetzungen für eine alternative Vererbung verstanden werden; als Regeln sollen ihnen die Gültigkeitsformen dieser Voraussetzungen für die einzelnen Erbgänge gegenübergestellt werden. Wenn dann die in Betracht kommenden Prinzipien kurz formuliert und die auf sie bezüglichen Vererbungsregeln abgeleitet sind, kann eine Zusammenfassung zeigen, wie sich aus der Kombination der gewonnenen Regeln ganz von selbst die Definitionen der bisher erkannten Grundtypen der alternativen Vererbung ergeben.

Von alternativer Vererbung — oder wenn man will, von Mendelismus im weitesten Sinne des Wortes — kann man dann reden, wenn drei Prinzipien durchaus gewahrt sind, nämlich das Prinzip der Autonomie, das der Zygonomie und das der Seironomie der Gene<sup>1</sup>. Alle drei waren in ihren Grundzügen schon Mendel bekannt, ohne daß er sie allerdings ausdrücklich formulierte; ihre Komplikationen sind aber erst viel später entdeckt worden.

Das erste dieser Prinzipien der alternativen Vererbung bezieht sich auf das Verhalten der einzelnen Erbanlagen zu der Gesamtheit des Erbgutes.

Das **Prinzip der Autonomie der Gene** oder der primären Anlagenselbständigkeit besagt: Das Erbgut eines Organismus besteht aus einzelnen unabhängigen Erbanlagen.

Die Ermittlung der Tatsache, daß der Genotypus eines Organismus jeweils nichts Einheitliches ist, sondern aus einzelnen Genen besteht, welche voneinander unabhängig sind und bei der Vererbung daher unabhängig voneinander weitergegeben werden können, darf wohl als das Fundament der Vererbungslehre angesehen werden. Die primäre Unabhängigkeit der Anlagen ist die Voraussetzung für alle Erscheinungen, welche die gesetzmäßig spaltende Vererbung charakterisieren. Denn erst dann, wenn die primäre Unabhängigkeit anerkannt ist, wird es möglich, ihre Einengung durch das Eingreifen anderer Prinzipien in ihrer vollen Bedeutung zu würdigen. Sie ist die Voraussetzung für die grundlegende Tatsache, daß keine »Befleckung« der Anlagen vorkommt, sondern daß, sofern Idiokinese

<sup>1</sup> Autonomie = Selbständigkeit; demgemäß Zygonomie etwa = Paarständigkeit (ζυγόν = Joch, Paar) und Seironomie etwa = Gliedständigkeit (σειρά = Seil, Kette).

unterbleibt, stets die Einzelanlagen genau so aus jeder Kombination wieder hervorgehen, wie sie in dieselbe eingegangen waren. Und nur diese Tatsache ist es ja, welche die Aufdeckung von Gesetzmäßigkeiten bei der Vererbung gestattet.

Das Prinzip der Autonomie der Gene ist zwar in der Literatur wohl fast allgemein anerkannt, aber nicht stets genügend hervorgehoben worden. So kommt es, daß es sehr häufig mit dem Prinzip der Seironomie zusammengezogen wird. Aus der Kombination von beiden wurde dann die »Unabhängigkeitsregel« abgeleitet, welche als eine der Mendelschen Regeln genannt wird. Diese enge Verknüpfung zweier tiefgreifend verschiedener Prinzipien habe ich bei früherer Gelegenheit zu lösen versucht, indem ich die Unabhängigkeitsregel der Literatur ersetzte durch eine andre, welche weder auf das Prinzip der Seironomie, noch auch auf das Prinzip der Zygonomie Rücksicht nahm<sup>2</sup>. Die Fassung der primären Unabhängigkeit der Anlagen als Regel hat aber deshalb zu Mißverständnissen geführt, weil diese Regel einerseits nie in vollem Umfange gilt, sondern stets durch andre Regeln eingeschränkt wird, und weil andererseits die Verbindung des Unabhängigkeitsbegriffes mit dem Prinzip der Seironomie so fest eingewurzelt ist, daß die Sonderung der beiden auf Widerstand stieß. Vielleicht ist es unter den Umständen besser, hier überhaupt auf die Ableitung einer Vererbungsregel zu verzichten und nur das Prinzip als solches festzuhalten.

Das zweite Prinzip der alternativen Vererbung betrifft das gegenseitige Verhalten der Erbanlagen in den sich vereinigenden Haplonten. Es bezieht sich also auf die Erscheinung, welche man gewöhnlich mit Bateson als Allelomorphie bezeichnet, und welche darin besteht, daß die Anlagen im diploiden Organismus paarweise (im pleoploiden Organismus gruppenweise) zusammengehören und dementsprechend im haploiden Zustand des Organismus sich gegenseitig ausschließen. Der Übergang aus der einen in die andre Phase ist also jeweils mit den Vorgängen der Anlagenpaarung oder Anlagentrennung verbunden.

Das Prinzip der Zygonomie der Gene oder der gesetzmäßigen Anlagenzuordnung besagt: Die Erbanlagen der verschiedenen Haplonten pleoploider Organismen sind einander gesetzmäßig zugeordnet.

In welcher Form dies Prinzip in Erscheinung tritt, hängt ganz von der Natur des einzelnen Organismus ab, welcher der Beobachtung zugrunde liegt. Handelt es sich dabei um einen Diplonten, so sind die Erbanlagen einander einfach paarweise zugeordnet. Die Folge dieser Zuordnung ist es, daß die betreffenden Anlagenpaare sich dann, wenn der Diplont in die Haplophase übergeht, spalten, und daß je ein Paarling in jeden Haplonten gelangt. Auf diese Weise erhalten auch die Geschlechtszellen jeweils einen Paarling eines jeden Anlagenpaares. Dieser Vorgang der zygotischen Spaltung (Correns), kürzer der Zygotolyse oder der Spaltung im engeren Sinne (Lehmann)<sup>3</sup>, ist ja eines

<sup>2</sup> Prell, H., Die Grenzen der Mendelschen Vererbung. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre Bd. XXVII. S. 65—75. 1921.

<sup>3</sup> Lehmann, E., Zur Terminologie und Begriffsbildung in der Vererbungs-

der Grundresultate Mendels gewesen. Er findet seinen Ausdruck in der wohlbekannten Spaltungsregel.

Die Spaltungsregel oder Regel von der gleichartigen Spaltung der allelomorphen Anlagenpaare lautet: Für die Bildung der Geschlechtszellen spalten sich die allelomorphen Anlagenpaare in die Anlagen, durch deren Conjugation sie entstanden waren; in jede Geschlechtszelle gelangt dabei stets und nur je ein Paarling eines jeden Anlagenpaares.

Weniger einfach liegen die Verhältnisse, wenn es sich nicht um diploide Organismen handelt, sondern um pleoploide, und zwar vorwiegend um tetraploide Organismen. Auch hier sind einander die einzelnen Erbanlagen der Haplonten zugeordnet, so daß immer Vierergruppen allelomorpher Gene vorliegen. Die Zygolyse hat in der üblichen Weise zur Folge, daß in jeden Azygoten die Hälfte der Anlagen gelangt. In den einzelnen Quartetten kann die Anlagentrennung aber ganz verschieden erfolgen ( $A_1A_2 : A_3A_4$  oder  $A_1A_3 : A_2A_4$  oder  $A_1A_4 : A_2A_3$ ), und es können weitere Gesetzmäßigkeiten eingreifen, welche die eine oder die andre Möglichkeit häufiger oder seltener auftreten lassen. Hier handelt es sich also nicht mehr um die gewöhnliche paarige Allelomorphic, sondern um eine multiple Allelomorphic beim gleichen Zygoten. In solchen Fällen gilt dann nicht mehr die Mendelsche Spaltungsregel, sondern eine veränderte, erweiterte Spaltungsregel. Da diese sich auf eine Gesetzmäßigkeit im Wechsel der Spaltung eines Quartetts in zwei gleiche Hälften bezieht, darf man sie vielleicht als Wechselspaltungsregel bezeichnen.

Im Hinblick auf ihre Folgen für die Gametenbildung habe ich bei früherer Gelegenheit diese Regel etwas anders gefaßt und sie als »Superdisproportionalitätsregel« aufgeführt<sup>4</sup>, also unter einem Namen, der wegen seiner Schwerfälligkeit vielleicht weniger zweckmäßig ist.

Die Wechselspaltungsregel oder Regel von der gesetzmäßig ungleichartigen Spaltung allelomorpher Anlagengruppen be-

lehre. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre Bd. XXII. S. 236—260. 1920. — Renner, O., Besprechung der Lehmannschen Arbeit. Zeitschr. f. Bot. Bd. XIII. S. 661—665. 1921. — Lehmann, E., Bemerkungen zu dieser Besprechung. Zeitschr. f. Bot. Bd. XIV. S. 173—179. 1922.

<sup>4</sup> Prell, H., Die Grundtypen der gesetzmäßigen Vererbung. Naturwiss. Wochenschr. N. F. Bd. XX. S. 289—297. 1921. — Die Superdisproportionalitätsregel wurde hier (S. 295) irrtümlicherweise neben einer »modifizierten Spaltungsregel« zur Charakterisierung der Wechselvererbung herangezogen; in Wirklichkeit stellt sie aber nur eine andre Fassung eben dieser modifizierten Spaltungsregel dar. Zur Charakterisierung der Wechselvererbung gegenüber der Mendelschen Vererbung hat sie also an die Stelle der gewöhnlichen Spaltungsregel zu treten und ist mit der gewöhnlichen Trennungsregel zu kombinieren, wie dies weiter unten durchgeführt werden wird. — Daß die hier vorgeschlagene Änderung der Namen einiger Regeln keinerlei Änderung ihres Inhaltes bedingt, bedarf vielleicht keiner besonderen Betonung.

sagt: Für die Bildung der Geschlechtszellen spalten sich die alleomorphen Anlagenquartette in die Anlagen, durch deren Conjugation sie entstanden waren; in jede der entstehenden Geschlechtszellen gelangen dabei stets und nur zwei Anlagen eines jeden Anlagenquartetts, deren Kombination abhängig ist von bestimmten, in jedem Einzelfall feststehenden Beziehungen bei der Anlagenpaarung. — Die auftretenden Geschlechtszellen entstehen demgemäß primär in gesetzmäßig verschieden zahlreichen Paaren gleich häufiger Gameten (bei vier alleomorphen Anlagen beträgt die Zahl der möglichen Gametenkombinationen sechs).

Zwischen Spaltungsregel und Wechselspaltungsregel besteht insofern eine enge Beziehung, als die eine nur ein Spezialfall der andern ist. Beruhen die im einzelnen feststehenden Beziehungen zwischen den Anlagen darauf, daß jede nur noch mit einer einzigen des andern Haplonten sich paaren kann, so geht aus der Wechselspaltung die einfache Spaltung hervor.

Das dritte Prinzip der alternativen Vererbung bezieht sich auf das Verhalten der Erbanlagen innerhalb der einzelnen haploiden Garnituren zueinander. Es fällt also im wesentlichen mit dem Komplex von Erscheinungen zusammen, welche als Anlagenkoppelung und Anlagentrennung bezeichnet werden.

Das Prinzip der Seironomie der Gene oder der gesetzmäßigen Anlagenbeordnung besagt: Die Erbanlagen der einzelnen Haplonten eines pleoploiden Organismus sind einander gesetzmäßig beieordnet.

Die einfachste Form, in welcher die gesetzmäßige Beordnung der Erbanlagen in Erscheinung treten kann, ist diejenige, daß die einzelnen Erbanlagen sich im Erbgange als völlig unabhängig voneinander erweisen. In diesem Falle erfolgt also in vollem Umfang das, was Correns als seirolytische Spaltung bezeichnet hat, also kurz eine Seirolyse oder Trennung im engeren Sinne (Prell) der Paarlinge verschiedener Anlagenpaare.

Die hier in Betracht kommende Unabhängigkeit der Erbanlagen fußt selbstverständlich auf der primären Unabhängigkeit, welche das Prinzip der Autonomie der Gene verlangt. Trotzdem handelt es sich in beiden Fällen insofern um etwas Verschiedenes, als vom Prinzip der Autonomie eine grundsätzliche, sekundär dann durch das Eingreifen anderer Prinzipien eingeengte Unabhängigkeit gefordert, hier dagegen die dann übrig bleibende, also wirklich in Erscheinung tretende Unabhängigkeit, festgestellt wird. Die beiden Formen der Unabhängigkeit sind nun wie gesagt, gewöhnlich in einer einzigen Regel, der Unabhängigkeitsregel der Literatur, zusammengefaßt worden. Nach Ausscheidung der primären Unabhängigkeit als besonderes Prinzip war für die »sekundäre« Unabhängigkeit die Regel anders zu fassen. Ich habe bei früherer Gelegenheit die hier maßgebende Regel nach ihren Folgen für die Gametenbildung benannt und dafür den Namen Äquiproportionalitätsregel angewandt. Dieser Name hat zwar den Vorzug der Ein-

deutigkeit; seine sprachliche Unzweckmäßigkeit hat sich aber bei dem Versuch, die Vererbungsregeln nach Prinzipien zu gruppieren, herausgestellt. Da bei der Wechselvererbung die Äquiproportionalitätsregel gilt und doch ungleiche Proportionalität der Gameten auftritt, können hier Mißverständnisse entstehen. Nachdem nun die primäre Unabhängigkeit überhaupt nicht mehr als Regel gefaßt ist, sondern nur noch als Prinzip beibehalten wird, steht eigentlich nichts mehr dem entgegen, allein für die Gesetzmäßigkeiten der tatsächlich in Erscheinung tretenden Unabhängigkeit die Bezeichnung als Unabhängigkeitsregel zu verwenden. Besser ist es aber wohl, in Analogie zu der Fassung jener Vererbungsregeln, welche sich an das Prinzip der Zygonomie anschließen, die Sonderung der Anlagen zu betonen und von einer Trennungsregel zu sprechen.

Die **Trennungsregel** oder **Regel von der gleichartigen Trennung der verschiedenen Anlagen** würde dann lauten: Für die Bildung der Geschlechtszellen kombinieren sich die einzelnen Anlagenpaarlinge verschiedener Anlagenpaare nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeitsrechnung miteinander. — Die vorkommenden Sorten von Geschlechtszellen entstehen also primär in gleicher Anzahl.

Genau das gleiche gilt naturgemäß dann, wenn die Erbanlagen, welche untersucht werden, nicht einheitlich sind, sondern wenn sie feste Gruppen von nur primär unabhängigen Erbanlagen, also »Komplexe«, darstellen. Die Vereinigung von Erbanlagen zu festen Anlagenkomplexen wird nun allgemein als Koppelung bezeichnet. Die Trennungsregel ist also zugleich eine Regel für das Verhalten bei stabiler oder absoluter Koppelung.

Wesentlich verwickelter werden die Dinge dann, wenn die Komplexe weniger fest gefügt sind und in einem bestimmten Prozentsatz der Fälle gesprengt werden können. Bei einer derartigen labilen oder relativen Koppelung findet dann nicht eine freie Trennung der Anlagen statt, sondern nur ein beschränkter Austausch von Faktoren zwischen Komplexen.

Das Auftreten dieses Austausches hat zur Folge, daß die verschiedenen Gametensorten nicht mehr im gleichen Verhältnis zueinander gebildet werden; für die hier in Betracht kommende Vererbungsregel habe ich daher früher die Bezeichnung als Disproportionalitätsregel angewandt. Nachdem der Name Äquiproportionalitätsregel, zu der sie im Gegensatz stand, anderweit ersetzt worden ist, ist es vielleicht auch hier zweckmäßiger, die frühere Bezeichnung aufzugeben und die Regel lieber nach dem für sie charakteristischen Vorgang, nämlich dem Austausch von Faktoren, zu benennen.

Die **Austauschregel** oder **Regel von der gesetzmäßig ungleichartigen Trennung der Anlagen** würde lauten: Für die Bildung der Geschlechtszellen kombinieren sich die einzelnen Anlagenpaarlinge der verschiedenen Anlagenpaare nach besonderen, im Einzelfall feststehenden Beziehungen. — Die vorkommenden Sorten von Geschlechtszellen entstehen dabei primär in verschieden zahlreichen Paaren gleich häufiger Gameten (bei zwei Anlagenpaaren beträgt die Zahl der möglichen Gametenkonstitutionen vier).

Die Trennungsregel ist nichts weiter als ein Spezialfall der Austauschregel; sie geht aus derselben hervor, wenn die besonderen Beziehungen zwischen den Anlagen in einer völligen Unabhängigkeit voneinander bestehen.

Alle die genannten Prinzipien und Regeln sind auf statistischer Basis ermittelt und in diesem Sinne auch zu bewerten. Sie können daher als Resultate vieler zahlenmäßig analysierter Versuche Anspruch darauf machen, sachlich als gesichert angesehen zu werden.

Anders ist es mit den morphologischen Grundlagen, welche den statistischen Gesetzmäßigkeiten untergelegt werden. Ein restlos lückerloser Beweis dafür, daß bestimmte cytologische Vorgänge für die statistischen Befunde maßgebend waren, läßt sich nur schwer führen. Aus diesem Grunde erschien eine Trennung der statistischen Resultate von den dafür angenommenen morphologischen Grundlagen unbedingt erforderlich, wie ich das auch bei früherer Gelegenheit betont und durchgeführt habe. Allerdings kann wohl gesagt werden, daß die im Laufe der Zeit beigebrachten Indizienbeweise für die morphologische Bedingtheit der statistischen Resultate den Eindruck so treffender Klarheit machen, daß man sich ihnen anscheinend kaum mehr wird entziehen können. Vielleicht ist es daher gegenwärtig berechtigt, in dieser Richtung Morgan, welcher rückhaltlos die Verknüpfbarkeit von statistischem und cytologischem Geschehen befürwortet, vorerst solange zu folgen, bis einwandfreie Gegenbeweise gegen seine Ansichten geliefert sind.

Das Prinzip der Autonomie der Gene läßt sich morphologisch darauf zurückführen, daß die Gene an bestimmte Teile des Idioplasmas, an einzelne Erbträger, gebunden sind. Diese wiederum sind vermutlich kleinste, spezifisch strukturierte Einheiten lebenden Protoplasmas, welche mit der Fähigkeit begabt sind, durch Wachstum und Teilung ihresgleichen hervorzubringen. Die Vorgänge bei der Chromosomenzerlegung während der Karyokinese und bei der Chromosomenpaarung während der Synapsis sprechen nun dafür, daß diese Erbträger dem Kern angehören, und zwar daß sie den Chromomeren entsprechen, welche die Chromosomen aufbauen; nur dann erscheint ihre Unabhängigkeit in dem Sinne, wie die alternative Vererbung es erfordert, restlos gesichert zu sein. Demnach ist das Prinzip der Autonomie der Gene morphologisch verknüpft mit dem Prinzip des Vererbungsmonopols des Kernes (Weismann) und dem Prinzip der Individualität der Chromomeren, das sich als letzte Konsequenz aus dem Prinzip der Individualität der Chromosomen (Boveri) ergibt.

Das Prinzip der Zygonomie läßt sich morphologisch auf das Verhalten der Chromosomen beim Geschlechtsvorgange zurückführen.

Bei der Reduktion weichen die vorher, während der synaptischen Periode, paarweise zusammengetretenen Chromosomen auseinander, und je ein Paarling eines jeden Paares gelangt in eine der reduzierten Tochterzellen. Genau das gleiche gilt auch beim Tetraplonten; auch hier treten die Chromosomen zunächst einmal paarweise zusammen, und die Spaltung der Paare als solche erfolgt genau so, wie bei den Diplonten. Die Zuteilung der Chromosomen ist danach also weitgehend abhängig von der Art und Weise, wie sie sich bei der Syndese paaren. Cytologisch ist es nun bekannt, daß die Syndese immer zwischen ganz bestimmten, einander in ihrer Gestalt meist weitgehend entsprechenden Chromosomen erfolgt. Inwieweit auch die einander bei der Paarung jeweils gegenüberstehenden Chromomeren sich entsprechen, steht noch dahin, doch sind bereits überraschende morphologische Analogien im Aussehen der gepaarten Chromosomenteile ermittelt. Somit darf man jedenfalls sagen, daß das Prinzip der Zygonomie der Gene morphologisch an das Prinzip der paarweise erfolgenden Conjugation bestimmter Chromosomen (Montgomery) und ihrer Trennung bei der Reduktion, und damit auch an ein Prinzip der Gleichwertigkeit (Allelomorphic) bestimmter Chromosomen gebunden ist.

Das Prinzip der Seironomie ist schließlich morphologisch verknüpft mit der Art der Verteilung des Idioplasmas auf Chromosomen und Chromomeren. Freie Trennung der Anlagen erfolgt dann, wenn die ermittelten Anlagenpaare oder Paare fester Anlagengruppen auf verschiedenen Chromosomenpaaren lokalisiert sind. Da die Zuteilung der einzelnen Chromosomen auf die Tochtergarnituren bei der Reduktion zufallsbestimmt ist, entstehen ja alle möglichen Chromosomenkombinationen gleich häufig. Die Lokalisation bestimmter Anlagen auf bestimmten Chromosomen scheint durch die Erfahrungen an den Geschlechtschromosomen (geschlechtsgebundene Vererbung) und Spaltungsverzug (non-disjunction) einwandfrei erwiesen zu sein. Gesetzmäßig ungleichartige Trennung der Anlagen tritt vermutlich dann auf, wenn die beobachteten Anlagenpaare auf dem gleichen Chromosomenpaar gelegen sind, und wenn zwischen den beiden Chromosomen ein Austausch von Chromomeren erfolgt<sup>5</sup>. Dabei ist es für das Resultat völlig gleichgültig, ob der Austausch durch Verklebung und andersartige Auseinanderreißung von Chromosomen (Chiasmotypie,

<sup>5</sup> Um Mißverständnissen zu begegnen, mag beiläufig darauf hingewiesen werden, daß selbstverständlich auf dieser morphologischen Basis auch praktisch freie Trennung der Anlagen zustande kommen kann, wenn, etwa bei sehr langen Chromosomen zwischen endständigen Chromomeren, ein Austausch in 50% der Fälle stattfindet; beobachtet ist ein solches Verhalten anscheinend noch nicht.



bzw. Symmixis) oder durch Fragmentation und nachfolgende andersartige Syzygie von Chromosomen (Rhegmotypie) oder noch anderswie erfolgt. Wichtig ist nur die große Regelmäßigkeit der statistisch ermittelten Austauschverhältnisse, durch welche Morgan zu der so bedeutungsvollen These von der linearen Anordnung der Anlagen-träger auf den Chromosomen geführt wurde. Diese These ist weiterhin von ihm zum Versuch der Lagebestimmung der Anlagen auf den einzelnen Chromosomen verwendet worden, und man darf wohl unumwunden zugestehen, daß die aus verschiedenen Versuchen gewonnenen Resultate in dieser Richtung, insbesondere auch beim Eingreifen defektiver und kumulativer Teilaggregation (deficiency und duplication), den Eindruck erstaunlicher Übereinstimmung, machen. Allerdings werden vor allem noch cytologische Stützen dafür in größerem Umfang beizubringen sein. Denn soviel scheint doch sicher zu sein, daß das Prinzip der Seironomie in engster Beziehung zu dem Prinzip der festen Lokalisation der Erbanlagen (Morgan) steht.

Alle drei statistischen Prinzipien der alternativen Vererbung lassen sich also mit ganz bestimmten cytologischen Prinzipien in Beziehung bringen. Die Frage, inwieweit die cytologischen Prinzipien als bewiesen angesehen werden dürfen, ist noch keineswegs entschieden, und viele Forscher treten ihnen in vorsichtiger Zurückhaltung abwartend gegenüber. Aus diesem Grunde sei nochmals ausdrücklich hervorgehoben, daß die Stellungnahme zu den cytologischen Problemen in keiner Weise von Einfluß ist auf die statistischen Resultate. Das gilt besonders auch für die Beurteilung der Wechselvererbung, da in der Literatur die statistische Behandlung der secondary non-disjunction gegenüber der cytologischen Behandlung vernachlässigt zu werden pflegt. Kein Zweifel am Mechanismus der Vererbungsvorgänge vermag die Tatsache des Vorhandenseins dieser Vererbungsvorgänge zu erschüttern.

Nachdem nunmehr die für die alternative Vererbung gültigen Prinzipien und Regeln genannt sind, erscheint es richtig, denselben kurz das gegenüberzustellen, was Morgan unter dem gleichen Namen versteht<sup>6</sup>.

Morgan unterscheidet im ganzen sechs Vererbungsprinzipien, nämlich 1) das Prinzip der Spaltung, 2) das Prinzip der freien Kombination, 3) das Prinzip der Koppelung, 4) das Prinzip des Faktorenaustausches, 5) das Prinzip der linearen Anordnung der Gene, und 6) das Prinzip der begrenzten Zahl der Koppelungsgruppen (S. 2). In diesen sechs Prinzipien erblickt er zugleich die bisher bekannten

<sup>6</sup> Morgan, Th. H., Die stoffliche Grundlage der Vererbung (Deutsche Ausgabe von H. Nachtsheim). Berlin 1921.

Vererbungsgesetze, welche er in gewissem Maße den Gesetzen der Physik gleich bewerten zu dürfen glaubt. Es bedarf keiner Betonung, daß in ihrer Gesamtheit diese Morganschen Prinzipien sich kaum von den hier abgeleiteten unterscheiden. Ihre Fassung scheint mir aber im einzelnen insofern nicht immer ganz glücklich zu sein, als dabei nicht stets Gleichwertiges sich gegenübergestellt wird.

Das erste Morgansche Prinzip gehört in das Bereich des Prinzips der Zygonomie der Gene; es deckt sich mit der Spaltungsregel, also der ersten Form der Gesetzmäßigkeiten bei der Zygonomie. Für die zweite Form der Gesetzmäßigkeiten bei der Zygonomie hat Morgan kein besonderes Prinzip aufgestellt, wie überhaupt die alternative Vererbungsweise partiell oder total pleoploider Organismen von ihm noch nicht als besonderer Vererbungstypus erkannt worden ist.

Das zweite Morgansche Prinzip fällt formell weitgehend mit dem Prinzip der Autonomie der Gene zusammen. Es ist aber noch nicht losgelöst von den Beziehungen zum Prinzip der Seironomie, da es nach Art der früheren Unabhängigkeitsregel nicht nur die primäre Selbständigkeit der Gene vertritt. Nach der hier entwickelten Auffassung wäre es also zu modifizieren.

Alle andern Morganschen Prinzipien gehören ganz in das Bereich des Prinzips der Seironomie der Gene. Die Prinzipien der Koppelung, des Faktorenaustauschs und (in gewisser Beziehung) der freien Kombination sind weiter nichts als verschiedene Möglichkeiten der Beziehungen zwischen den Anlagen einer Anlagengarnitur. Der Faktorenaustausch nach einer bestimmten Gesetzmäßigkeit bildet die gemeinsame Basis; die Grenzfälle sind einerseits die freie Kombination, bei welcher ungehindert eine zufallsbestimmte Verteilung der Anlagen erfolgt, und andererseits die stabile Koppelung, bei welcher überhaupt keine Trennung der Anlagen möglich ist. Die Prinzipien der linearen Anordnung und der beschränkten Zahl der Koppelungsgruppen beziehen sich auf die Zurückführung der statistischen Ergebnisse auf ihre morphologischen Grundlagen. Eine freie Kombination ist nur möglich, wenn die betreffenden Erbträger frei sind, also mit andern Worten, wenn sie auf verschiedenen Chromosomen gelegen sind; die Zahl der Chromosomen bestimmt also die Zahl der frei kombinierbaren Koppelungsgruppen. Die lineare Anordnung der Erbträger ist, wie erwähnt, für das mechanische Verständnis des Faktorenaustausches anscheinend unerläßlich. Ob man aber diese mechanischen Vorgänge den ihnen entsprechenden statistischen Resultaten in dieser Form als gesonderte selbständige Prinzipien hinzuzählen darf, oder ob man sie denselben besser nur als vermutlich kausal damit verknüpfte Parallelerscheinungen gegenüberstellen soll, ist schließlich Ansichtssache.

Die Morganschen Prinzipien der Vererbung haben somit nicht alle den Charakter von Prinzipien in dem [hier angewandten Sinne und sind mehr als eine Reihe von Gesichtspunkten anzusehen, welche für die moderne Erblchkeitslehre bedeutungsvoll sind.

Zurückkehrend zu den eignen Resultaten wäre weiter zu sagen, daß man aus den drei Prinzipien der gesetzmäßig spaltenden Vererbung im wesentlichen nur vier Vererbungsregeln ableiten kann. Dieselben gehören paarweise zusammen und stellen jeweils eine allgemeinere und eine speziellere Fassung für die Gültigkeit eines der Grundprinzipien dar.

Auf das Prinzip der Zygonomie der Gene oder der gesetzmäßigen Anlagenzuordnung beziehen sich die Regeln von der gleichartigen Zuordnung der Anlagen (Spaltungsregel) und von der gesetzmäßig ungleichartigen Zuordnung der Anlagen (Wechselspaltungsregel).

Auf das Prinzip der Seironomie der Gene oder der gesetzmäßigen Anlagenbeordnung beziehen sich die Regeln von der gleichartigen Beordnung der Gene (Trennungsregel) und von der gesetzmäßig ungleichartigen Beordnung der Gene (Austauschregel).

Bei den verschiedenen Vererbungstypen nun, welche bisher bekannt geworden sind, gelten die Vererbungsregeln in verschiedener Kombination. Jedesmal sind es zwei Regeln, welche in Betracht kommen, nämlich je eine, welche sich mit dem Prinzip der Zygonomie, und eine, welche sich mit dem Prinzip der Seironomie befaßt. Aus der beliebigen Kombination der vier Vererbungsregeln lassen sich demnach theoretisch vier verschiedene Grundtypen der Vererbung wahrscheinlich machen. Und von diesen Grundtypen sind in der Tat schon fast alle im Experiment ermittelt worden<sup>7</sup>.

Die Gültigkeit der Spaltungsregel und der Trennungsregel führt zu dem Vererbungstypus, welchen Mendel entdeckte, und welcher als **Mendelsche Vererbung** im eigentlichen Sinne zu bezeichnen ist.

Die Gültigkeit der Wechselspaltungsregel und der Trennungsregel führt zu dem Vererbungstypus, welchen ich als **Wechselvererbung** bezeichnet habe<sup>8</sup>. Im Rahmen der allgemeinen Wechselvererbung sind eine größere Zahl von Untertypen zu erwarten, je nachdem, ob Wechselspaltung in beiden Geschlechtern nach dem gleichen Verhältnis oder nach verschiedenen stattfindet. Bislang sind aber die Kenntnisse von den Erblchkeitsverhältnissen bei Wechselvererbung noch zu gering. Völlig geklärt ist eigentlich nur das verwickelte Verhalten beim Sonderfall der secondary non-disjunction,

<sup>7</sup> Betreffs des Verlaufes des Erbganges bei den verschiedenen Vererbungstypen verweise ich auf die Schemata in meiner früheren Arbeit (vgl. Anm. 4).

<sup>8</sup> Vgl. Anmerkung 4.

der nach seinem Entdecker als Bridgessche Vererbung bezeichnet werden kann.

Die Gültigkeit der Spaltungsregel und der Austauschregel führt zu dem als **Kroßvererbung** bezeichneten Vererbungstypus. Von diesem Grundtypus sind inzwischen schon eine Reihe von Untertypen bekannt geworden. Bei der allgemeinen Form der Kroßvererbung gilt in beiden Geschlechtern ein verschiedenes Koppelungsverhältnis (*Apotettix*-Typus). Als Grenzfall hierzu ist die Morgansche Vererbung anzusehen, bei welcher in einem Geschlecht absolute Koppelung herrscht (*Drosophila*- und *Sericaria*-Typus); der andre Grenzfall mit Fehlen der Koppelung im einen Geschlecht ist noch nicht beobachtet. Bei dem Sonderfall der Batesonschen Vererbung gilt in beiden Geschlechtern das gleiche Koppelungsverhältnis (*Lathyrus*-Typus).

Die Gültigkeit der Wechselspaltungsregel und der Austauschregel nebeneinander ist bis jetzt noch nicht beschrieben. Daß etwas derartiges vorkommt, ist aber wohl mit Sicherheit zu erwarten. Welche Komplikationen man beim Auftreten von Koppelungserscheinungen bei pleoploiden Organismen zu erwarten und zu berücksichtigen hat, liegt wohl auf der Hand.

Ein Vergleich der drei bisher experimentell belegten Vererbungstypen zeigt, daß sich deren Definition stets auf das Verhalten von mindestens vier Erbanlagen bezieht. Nur daraus, wie sich vier Erbanlagen, gleichgültig ob dieselben in zwei selbständigen Paaren auftreten oder ob sie zu einem Quartett vereinigt sind, bei der Vererbung zueinander verhalten, läßt sich erkennen, ob es sich um Mendelsche Vererbung, um Kroßvererbung oder um Wechselvererbung handelt. Daraus ergibt sich weiterhin von selbst, daß dann, wenn nur die zwei Erbanlagen eines Anlagenpaares bei einem Erbgang verschieden sind und untersucht werden können, es unmöglich ist, den dabei vorliegenden Vererbungstypus einem der drei (bzw. vier) Grundtypen einzuordnen. Hier handelt es sich vielmehr um eine Besonderheit, welche als Grenzfall aller andern Typen auftreten kann. Auf das Vorhandensein dieses gemeinsamen Grenzfalles, der eine Verbindung zwischen den verschiedenen Vererbungstypen bildet und zu ihnen allen in gleicher Weise in Beziehung steht, ausdrücklich hinzuweisen, erscheint nicht überflüssig<sup>9</sup>. Ob man ihm aber eine

<sup>9</sup> Bei dieser Gelegenheit darf erwähnt werden, daß die Benennung und Einordnung der Erbgänge mit nur einem spaltenden Anlagenpaar bereits zu einer lebhaften begriffskritischen Diskussion geführt hat, da Lehmann sie vom »Mendeln«, also vom Begriff der Mendelschen Vererbung, ausgeschaltet wissen wollte, während Renner diesen Standpunkt nicht teilte. Die Betrachtung der monohybriden Spaltung als zwischen den verschiedenen Typen der alternativen Ver-

besondere Bedeutung über seinen Charakter als Bindeglied hinaus beilegen darf, mag dahingestellt bleiben. Angesichts der Beziehungen zwischen den auf gleiche Prinzipien bezüglichen Regeln, deren eine jeweils ein Spezialfall der andern ist, muß ja auch sonst ganz allgemein mit gewissen Zusammenhängen zwischen den Vererbungstypen gerechnet werden.

Die Formulierung der Prinzipien und Regeln der alternativen Vererbung war in der vorliegenden Erörterung ausdrücklich auf statistische Basis gestellt worden. Sie war also, um den Unstimmigkeiten in der Beurteilung der cytologischen Daten aus dem Wege zu gehen, ausschließlich auf der zahlenmäßigen Analyse von Erbgängen aufgebaut worden. Eine solche Analyse ist naturgemäß gebunden an die Erscheinungsformen der Organismen, und diese Tatsache führt zu einem Resultat von ganz erheblicher Tragweite.

erbung vermittelnder Grenzfall dürfte diese Meinungsverschiedenheit zu beheben geeignet sein. Ähnlich verhält es sich bei einer weiteren, ebenfalls von Renner angeschnittenen begriffskritischen Schwierigkeit, nämlich bei der Frage danach, wie man sich zu verhalten hat, wenn im gleichen Erbgang ein Teil der Anlagen nach dem einen, ein Teil nach dem andern Vererbungstypus weitergegeben wird. Unter Zugrundelegung der Morganschen Lokalisationstheorie würde das beispielsweise in Betracht kommen, wenn von drei berücksichtigten Anlagenpaaren zwei auf dem gleichen Chromosomenpaare, das dritte auf einem andern Chromosomenpaare gelegen wären. Für die Stellungnahme entscheidend ist auch hier die Art und Weise, wie man den Begriff des Mendelns faßt. Dies kann in zweifach verschiedener Weise geschehen.

Man kann den Begriff des Mendelns in dem Sinne definieren, wie ihn einst de Vries prägte, wie ihn Lehmann aufs neue umgrenzte, und wie ich selbst ihn anwandte, und kann dann sagen: »Mendeln heißt den Mendelschen Regeln folgen«. In diesem Fall kann man bei einem monohybriden Erbgang nur von »Spalten« sprechen, nicht aber von »Mendeln«, da dies zugleich an ein bestimmtes Verhalten mehrerer verschiedener Anlagenpaare (Prinzip der Seironomie) gebunden ist. Ebenso würde man bei einem Erbgang, der ein unabhängiges und zwei gekoppelte Anlagenpaare erkennen läßt, höchstens von partiellem oder kombiniertem Mendeln sprechen können, da hier eben »Mendeln« einerseits und »Krossen« (also vererben nach dem Typus der Großvererbung) andererseits nebeneinander stattfinden. Daß bei einer solchen Nomenklatur, wenn sie streng durchgeführt wird, Mißverständnisse künftig ausgeschlossen sein würden, liegt auf der Hand.

Selbstverständlich kann man den Begriff des Mendelns auch an den des Mendelismus im weitesten Sinne (Bateson) anschließen und im Gegensatz zur ursprünglichen Fassung sagen »Mendeln heißt alternativ vererben«; Mendeln und Spalten wären in dem Fall tautologe Begriffe. Dann würde man vielleicht bei monohybrider Spaltung von Mendeln schlechthin, bei dihybrider oder polyhybrider Spaltung von Mendeln nach dem Primärtypus, dem Großtypus oder dem Wechseltypus, bei gleichzeitigem Auftreten zweier Vererbungstypen von kombiniertem Mendeln nach diesen beiden Typen sprechen können. Ob auf diesem Wege des Kompromisses sich in gleichem Umfang Klarheit schaffen lassen würde, muß dahingestellt bleiben.

Letzten Endes handelt es sich bei dieser ganzen Frage nur um eine Formfrage von untergeordneter Bedeutung, wenn erst über die sachlichen Zusammenhänge Klarheit erreicht ist. Eine Einheitlichkeit der Bezeichnungsweise wäre allerdings dringend zu wünschen.

Es ist genugsam bekannt, daß die Erscheinungsweise der am Erbgang beteiligten Individuen, ganz abgesehen vom Einfluß der Lebenslage, keineswegs stets die Einzelwirkungen der beteiligten Erbanlagen aufzeigt, sondern daß sie in höchstem Maße vom Zusammenspiel verschiedener Erbanlagen bestimmt wird. Aus diesem Grunde ist die Analyse eines Erbganges sehr oft nicht direkt möglich, und erst der Vergleich mehr oder weniger zahlreicher Kontrollversuche gestattet mit größerer Sicherheit, den vorliegenden Vererbungstypus zu erkennen. Die Aufgabe der Kontrollversuche ist es dabei, das vorliegende Bild von den Komplikationen durch die Merkmalsentfaltung freizumachen.

Bei der Analyse des einzelnen Erbganges muß also scharf geschieden werden zwischen dem Verhalten der Anlagen und dem Verhalten der Merkmale, oder mit andern Worten, zwischen den eigentlichen Vererbungsvorgängen und den Vorgängen der Merkmalsentfaltung oder Phänogenese. Es ist geradezu eine Selbstverständlichkeit, daß eine gleiche Trennung auch im allgemeinen mit der gleichen Entschiedenheit durchgeführt werden muß.

In diesem Sinne ist also unbedingt darauf zu halten, daß für die Vererbung nur Regeln aufgestellt werden, welche allein die Weitergabe der Erbanlagen betreffen und welche auf die Phänogenese keinerlei Rücksicht nehmen. Demgegenüber sind für die Phänogenese nur Regeln zu formulieren, welche allein die Entfaltung der Anlagen berücksichtigen und ihrerseits keine Beziehung zur Vererbung als solcher besitzen.

Aus der Kombination von beiden lassen sich dann nachträglich Regeln, oder besser Lehrsätze, für die Entfaltung von Merkmalen in Erbgängen, wie die »Uniformitätsregel« von Gärtner, oder auch für die Merkmalswiederkehr und die Erbähnlichkeit, wie die »entwicklungsgeschichtliche Vererbungsregel« von Haecker, ableiten, deren praktische Bedeutung nicht verkannt werden soll. Aber nie darf man dabei aus dem Auge verlieren, daß diese Regeln nur Anwendungen oder Folgerungen sind, denen gegenüber der Grundsatz der Trennung von Vererbung und Phänogenese stets prinzipiell gewahrt werden muß.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://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: [Die fundamentalen Prinzipien, Regeln und Typen der alternativen Vererbung. 249-262](#)