

Bedeutung, falls sie konstant sind. Zwei Faktoren A und B bzw. A und b, die in einem langen Chromosom weit genug auseinander liegen, werden bei gleicher Wahrscheinlichkeit der Kombinationen AB und Ab in 50% der Reifeteilungen von einander getrennt, wenn sich bei jeder Reduktionsteilung innerhalb der betreffenden Strecke des Chromosoms mindestens einmal die Möglichkeit der Überkreuzung ergibt. Über 50% kann die Häufigkeit der endgültigen Trennung nicht gesteigert werden, auch wenn in 100% der Fälle ein zweites crossing over möglich ist und deswegen in 50% wirklich ausgeführt wird. Es wäre aber darauf zu achten, ob nicht etwa A von B 55 mal und A von b 45 mal in hundert Fällen getrennt wird; das würde bedeuten, daß die Kombination Ab vor AB immer etwas bevorzugt ist, daß die Koppelung Ab den Wert  $n = \frac{55}{45}$  und die Koppelung AB den reziproken Wert hat. Wenn c die prozentuale Häufigkeit des nach beiden reziproken Richtungen gleich leicht erfolgenden Austauschs bedeutet, dagegen bei Bevorzugung der einen Kombination  $c_1$  die prozentuale Häufigkeit des Austauschs nach der einen und  $c_2$  die der Auswechslung nach der entgegengesetzten Richtung darstellen, so ist  $c_1 + c_2 = 2c$ , und c höchstens = 50. Liegen A und B näher beieinander, so daß auf der Strecke AB nur in 60% der Reifeteilungen die Zerreißen des Chromosomenpaares möglich ist, so ist gewöhnlich  $c = 30$ . Es könnte aber statt dessen auch  $c_1 = 40$  und  $c_2 = 20$ , oder gar  $c_1 = 59$  und  $c_2 = 1$  sein. Bevor wir solche entscheidenden Erscheinungen kennen, ist ein Beweis für die vertretene Auffassung nicht gegeben, aber es ist wenigstens ein Weg für die experimentelle Prüfung sichtbar: der vorgetragene Gedanke soll eine Arbeitshypothese sein.

Wir halten nach Morgan's und Baur's Ergebnissen fest: wenn die Träger der Gene durch verhältnismäßig einfache Radikale dargestellt werden, so sind es bei der Keimzellenbildung einer Heterozygote nicht diese Radikale für sich, die isoliert ausgetauscht werden, sondern mächtige, die betreffenden Radikale tragende Stücke der Keimplasmamolekeln, also Stücke von Chromosomen oder ganze Chromosomen. Diese Reaktionsvorgänge machen sich nur bemerkbar bei Bastarden, die mindestens Dihybriden sind, weil der Austausch identischer Molekelteile, wie er in Monohybriden und Homozygoten wohl auch vorkommt, keine sichtbare Wirkung nach außen hervorbringen kann. Ob die Mendelschen Spaltungen und vor allem die Erscheinungen der Überkreuzung wirklich als molekulare, chemische Vorgänge aufzufassen sind, ist vielleicht auf experimentellem Weg zu entscheiden.

Ulm 1918.

München, im Oktober 1919.

## Bemerkungen zu dem Aufsätze von O. Renner: Mendel'sche Spaltung und chemisches Gleichgewicht.

Von Ernst Lehmann, Tübingen.

Renner (1920) hat in dem vorhergehenden Aufsätze versucht, die Bastardspaltung bzw. die Vorgänge bei der Gametenbildung auf molekulare Gesetzmäßigkeiten zurückzuführen, wie sie bei den rückläufigen Reaktionen Geltung haben. Er hat die ganze Keimzelle oder doch den darin als Erbträger fungierenden Chromosomensatz als ein Riesenmolekül aufgefaßt und die Umgruppierung solcher Riesenmoleküle bei der Reduktionsteilung auf das Massenwirkungsgesetz zurückzuführen versucht. Renner sieht also das Wesen der Mendelspaltung in reversiblen Reaktionen. Er knüpft bei seinen Betrachtungen an früher von mir gemachte Überlegungen an und übt an ihnen Kritik (Lehmann 1914). Da die dabei in Frage kommenden Vorstellungen in engster Be-

ziehung zu den Grundlagen unserer Vererbungenstheorien stehen, so ist eine eingehendere Stellungnahme zu ihnen hier am Platze<sup>1)</sup>.

### 1. Gen und Radikal.

In der 2. Auflage seiner Elemente (1913, S. 607) hat zunächst Johannsen die Gene mit Radikalen oder Radikalketten komplexer Moleküle der organischen Chemie in Beziehung gebracht. Wie Johannsen aber alle näheren Betrachtungen über das Gen vermied und im Gen nur ein gegebenes Etwas, was der Vererbung zugrunde liegt, sah, so hat er auch alle näheren Betrachtungen über die Beziehungen zwischen Gen und Radikal vermieden und, wie er das noch 1918 (S. 124) betont, bei diesem Vergleich nur an eine grobe Analogie gedacht; führt er doch 1918 sogar ausdrücklich aus, daß es sehr zweifelhaft sein mag, ob die Vorgänge bei der Geschlechtzellbildung (bezw. bei der Reduktionsteilung) „mit einer Auswechslung chemischer „Seitenketten“ verglichen werden dürfen“.

Mir (1914) schien nun aber im Gefolge meiner Veronicauntersuchungen und nach dem Satze Weismann's, den Dembowski jüngst an die Spitze seiner Arbeit gestellt hat: „Die Tragweite des Prinzips läßt sich erst erkennen, wenn seine Durchführung wirklich versucht wird,“ der Versuch angezeigt, den Beziehungen zwischen Gen und Radikal weiter nachzugehen; lag es doch nahe, daß die Radikalbetrachtung des Gens, welche bald allgemeiner geworden ist, auch unsere Auffassung des Gens selbst stärker beeinflusste. Andererseits aber können wir doch auch nicht mit dem Begriff des Gens arbeiten, ohne über die nähere Beschaffenheit desselben etwas zu präjudizieren. „Denn auf die Art verzichten wir von vornherein darauf, die wahre Natur des Gens aufzuklären und verstehen darunter lediglich eine Ursache, welcher Art auch dieselbe sein mag, welche die Entstehung einer gegebenen Eigenschaft bewirkt. Das aber beraubt das Gen seiner ganzen Bedeutung. Denn daß jedes Merkmal schließlich durch eine Ursache hergerufen wird, das ist ja nicht neu“ (Dembowski, S. 52).

Ein näheres Durchdenken der Beziehungen zwischen Gen und Radikal führte dann ungefähr zu den folgenden Ergebnissen: Wenn wir  $\text{Gen} = \text{Radikal}$  setzen, so muß dem Genaustausch bei der Gametenbildung bezw. Reduktionsteilung eine Reaktion entsprechen. Da aber die Ausgangsprodukte, welche in die Spaltung bezw. Reaktion eintreten, schließlich wieder hervortreten, so könnte es sich um nichts anderes als um eine umkehrbare Reaktion handeln. Um die Sachlage weiter zu beleuchten, führte ich ein einfaches Beispiel einer reversiblen Reaktion ein, das der Esterbildung aus Alkohol und Essigsäure, und suchte mit seiner Hilfe die monohybride Spaltung verständlich zu machen. Es stellte sich das aber bald als aussichtslos heraus, wie ich 1914 an der betreffenden Stelle näher ausführte. Wenn Renner mir nun wegen des Versuchs der Inbeziehung-Setzung von monohybrider Spaltung und rückläufiger Reaktion einen Vorwurf macht, so verkennt er dabei einmal, daß hier zunächst eine Beziehung zwischen Mendelismus und rückläufiger Reaktion unter jeder Bedingung herbeigeführt werden mußte und daß seine Kritik ganz im Banne seiner eigenen Anschauungen steht, mit denen wir uns nunmehr beschäftigen werden.

Renner bringt zunächst das Verhalten zweier nur in einem Merkmal verschiedener Rassen, also die monohybride Spaltung in Beziehung zu der Vermischung etwa von Lösungen von NaCl und NaBr, wobei dann der Faktorenaustausch dem Austausch etwa von Br und Cl entsprechen soll. Voraussetzung hierzu wäre natürlich dabei, daß die Faktoren

1) Wie schon früher bin ich auch diesmal den Herren Kollegen Weinland und Kliegl für vielfache freundliche Beratungen bestens dankbar. Ganz besonders aber konnte ich die physikalisch-chemischen Fragen mit Herrn Kollegen Niggli aufs eingehendste beraten, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank ausspreche.

im Keimplasma wie Na die Halogene in NaCl und NaBr im dissoziierten Zustande vorliegen. Wenn wir das ganze Keimplasma mit Renner als ein Riesenmolekül auffassen, so können wir uns vielleicht die beiden in der Synapsis zusammentretenden Keimplasmen und ihre Faktoren entgegengesetzt geladen denken, wenn wir annehmen wollen, daß elektrolytische Vorgänge eine Rolle spielen, aber eine tiefgehende elektrolytische Dissoziation der einzelnen Keimplasmen, wie etwa bei NaCl oder dem NaSalz einer Nukleinsäure wäre wohl bei den hochzusammengesetzten, kolloidalen Substanzen, die hier in solchen Einzelmolekülen in Frage kommen, schwer verständlich. Da wir aber monohybride und polyhybride Spaltungen nicht wesensverschieden annehmen können — lassen sich ja monohybride Spaltungen zu polyhybriden zusammenfügen —, so müßte eine vielfältige solche Dissoziation angenommen werden. Wir werden später darauf zurückzukommen haben.

Renner setzt nun aber bei seinen Ausführungen nicht die monohybride Spaltung, sondern die dihybride Spaltung in Beziehung zu dem von mir verwandten Essigesterbeispiel. Wir werden sogleich zu erörtern haben, inwieweit sich das durchführen läßt. Vorerst wollen wir aber noch einen Blick nach einer anderen Seite tun.

## 2. Bastardspaltung-Mischung und Entmischung.

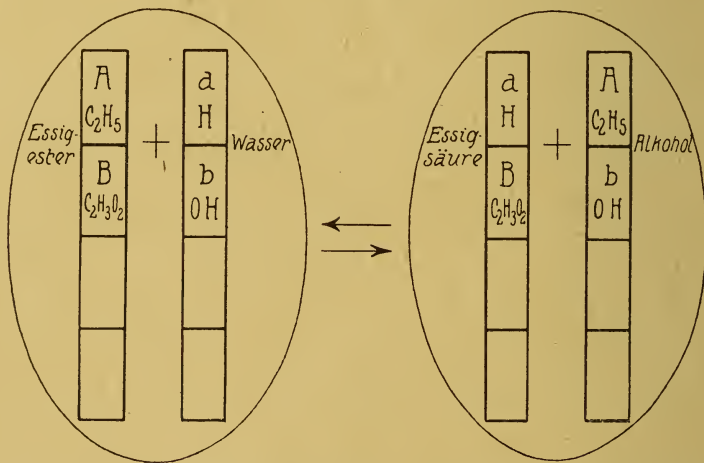
In meiner Veronicarbeit hatte ich im Gefolge von zunächst unverständlichen Kreuzungserfolgen nach einer anderen Analogie zu den Bastardspaltungen gesucht. Ich dachte damals an glatte Mischungs- und Entmischungsverhältnisse der Gene bei der Mendelspaltung (bezw. der Reduktion im Gonotokonten) und schwerer Entmischbarkeit bei ausbleibender Spaltung. Ich stand damit auf dem Boden alter Hypothesen über Veränderungen in der organischen Natur (vgl. Johannsen 1918, S. 122), wobei es mir allerdings damals entgangen war, daß Johannsen in der ersten Auflage seiner Elemente (1909, S. 426) schon ganz entsprechende Anschauungen wie ich, ebenfalls unter Heranziehung der Fettsäuren, vertreten hatte. Die Anschauung, die Spaltungsverhältnisse bei der Gametenbildung auf Mischung und Entmischung zurückzuführen, lag damals etwas näher als heute, wo wir in den Chromosomen als Träger der Vererbung, wie ja schon früher im Anschluß an Flemming, vielfach rein morphologisch gedachte Struktureinheiten sehen, deren Topographie von Morgan und seiner Schule aufzuhellen versucht wird. Eine solche Vorstellung, nach welcher die Verteilung der Gene durch Mischung und Entmischung geschieht, ist rein morphologisch gedacht selbstverständlich nur möglich, wenn wir von jeder Seite eine Mehrzahl identischer Gene uns eingeführt denken. Sowohl von theoretischer Seite (Darwin's Pangenestheorie, de Vries' intrazelluläre Pangenesis und Weismann's Determinantenlehre), als auf dem Boden chromosomaler Vorstellungen (man vergleiche nur Goldschmidt's Darstellung der Genenverteilung bei der Reduktionsteilung) liegen für eine solche Betrachtung ja mancherlei Grundlagen vor, wengleich nicht zu verhehlen ist, daß eine Entmischung, welche immer wieder zu denselben Ausgangskombinationen zurückführt, schwer denkbar ist; ob das auf strukturell-molekularer Basis im Sinne Renner's ohne Einführung bestimmter strukturbietender Kräfte möglich ist, wollen wir zunächst abwarten, werden wir aber bald entscheiden können. Wenn wir indessen Gedankengängen folgen, welche die rein morphologisch-strukturelle Hypothese der Chromosomen nicht mitmachen — ich denke beispielsweise an Lundegardh (1910, S. 327), der im Chromosom Anhäufungen von chemischen Körpern sieht, die Sammelglieder in den Anlage-Eigenschaftsketten ausmachen, an Freundlich (1919, S. 832), der sich die Gene als bestimmte Gruppen von Reaktionen, die zueinander abgestimmt neben- und nacheinander verlaufen, vorstellt, oder an Jensen (1919, 519), welcher die genotypischen Verhältnisse ebenfalls viel mehr unter physiologischen als morphologischen Gesichtspunkten betrachtet, so

eröffnen sich vielleicht auch nach der Richtung der Mischungshypothesen neue Perspektiven. Wir wollen aber diese Fragen als nicht zu unserem Thema gehörig, im Folgenden außer acht lassen und uns der weiteren Renner'schen Darstellung zuwenden.

### 3. Bastardspaltung und Massenwirkungsgesetz.

Renner sieht in den Umsetzungen im Gonotokonten Vorgänge, welche den nach dem Massenwirkungsgesetz ablaufenden reversiblen molekularen Reaktionen wesentlich sind. Damit geht er zunächst viel weiter, als alle seine Vorgänger auf diesem Gebiet, auch Johannsen, welche in solchen Beziehungen nur grobe Analogien fanden. Wir fragen uns aber, ohne dies zunächst weiter zu berücksichtigen, welches sind die tatsächlichen Beziehungen zwischen Massenwirkungsgesetz und Bastardspaltung?

Wir sahen ja schon, daß Renner im gesamten, von jeder Seite eingeführten Chromosomensatz ein Riesenmolekül annimmt. Wir wollen nun betrachten, wie er unter Vergleichung einer dihybriden Spaltung mit der Essigesterbildung die Beziehungen zwischen rückläufiger Reaktion bzw. Massenwirkungsgesetz und Bastardspaltung auffaßt. Wir wollen zunächst den ganzen Vorgang durch das folgende Schema illustriern.



Gonotokontenzellen mit rückläufig reagierenden, 4 chromosomigen Keimplasmanmolekülen.

Sofern die Moleküle miteinander reagieren, sehen wir also das vor sich gehen, was zu erwarten wäre, wenn zwei Einzelmoleküle von Alkohol und Essigsäure in eine Einzelzelle eingesperrt sind und gerade so zusammentreffen, daß sie reagieren. Die Einzelzelle wäre dann die Gonotokontenzelle, die Moleküle die Chromosomen. In dieser Beziehung erhöhen sich also zweifellos die Analogien durch die Berücksichtigung dihybrider Spaltung. Wir sehen indessen sogleich weiter, daß hiermit die Vergleichspunkte zwischen Reaktion der Moleküle in der Einzelzelle und unseren Vorgängen im Gonotokonten erschöpft sind. Um eine Gültigkeit des Massenwirkungsgesetzes abzuleiten, müßten wir die folgenden Punkte annehmen:

1. Es treten in einer Zelle hintereinander zahlreiche Zusammenstöße ein; ist eine Reaktion in der einen Richtung zustande gekommen, so können zunächst eine ganze Reihe von Zusammenstößen ohne Reaktionen erfolgen, ehe wieder eine Reaktion in

gleicher oder umgekehrter Richtung erfolgt. Es muß sich um ein homogenes System handeln mit soviel gleichartigen Teilchen, daß eine statistische Behandlung der Vorgänge möglich ist. Das ist in unserem auf eine Gonotokontenzelle beschränkten System nicht der Fall.

2. Es befinden sich in unserem System nebeneinander stets nur entweder Essigester und Wasser oder Essigsäure und Alkohol. Die Reaktion verläuft nach der einen Richtung vollständig und gleicherweise auch nach der anderen, oder es kommt gar keine Reaktion zustande. Wir können also in unserem System den Enderfolg voraussagen, wenn wir wissen, was wir hineingebracht haben, während ja gerade der Sinn des Massenwirkungsgesetzes rein statistisch ist, und es für den einzelnen Fall nichts aussagen will.

Ein solches direktes Inbeziehungsetzen von rückläufiger Reaktion bezw. Massenwirkungsgesetz zu dem Geschehen in der Gonotokontenzelle, welche wir uns als homogenes System vorstellen wollen, ist, wie wir sehen, ausgeschlossen und braucht nicht weiter erörtert zu werden.

Renner faßt offenbar auch gar nicht einen solchen Vergleich ins Auge. Er setzt vielmehr anscheinend das ganze Geschehen bei der Keimzellbildung einer Rasse oder von Bastarden zwischen verschiedenen Rassen mit dem Massenwirkungsgesetz in Beziehung, oder m. a. W., die wiederholten Reduktionsteilungen in hintereinander oder nebeneinander tätigen, durch ganze Haplonten und Diplonten oder vegetative Zellen getrennten Gonotokonten setzt er mit dem Massenwirkungsgesetz in Vergleich. Wollen wir das aber tun — zunächst ganz abgesehen davon, ob es möglich ist und einen Sinn hat, so könnten wir gewisse Beziehungen hervorkehren.

Wir dächten uns zur Klärung der Sachlage einmal 100 Gonotokontenzellen der trennenden Zellwände beraubt und dann die 100 Reduktionsteilungen in einem gemeinsamen Topf so vor sich gehend. Wir hätten dann wohl ungefähr das, was Renner bei seinem Vergleiche vorschwebt, nur die Geschnisse nebeneinander verlegt. In diesem Topf wirken nun die einzelnen Keimplasnamoleküle, wollen wir einmal der Einfachheit halber statt Chromosomen sagen, aufeinander und zwar so, daß, wenn gleichviel AB und ab Moleküle vorhanden sind unter Annahme der Gleichgewichtskonstante 1 auch gleichviel Moleküle Ab und aB herauskommen. Natürlich ist es dabei nach dem Massenwirkungsgesetz ganz gleichgültig, ob ich von 100 g Molekülen Alkohol und 40 g Molekülen Essigsäure oder von 2436 g Molekülen Alkohol und 340 g Molekülen Essigsäure ausgehe, die Gleichgewichtskonstante wird immer die nämliche werden, hier also 1. Das ist ja gerade das Wesen des Massenwirkungsgesetzes.

In unserem Falle aber sind wir im Gegenteil dazu gar nicht in der Lage, das Massenwirkungsgesetz in diesem Sinne nachzuprüfen. Denn wir können ja gar nichts über die Konstanz der Gleichgewichtskonstante aussagen, da wir gar nicht verschiedene Massen aufeinander einwirken lassen können, was zur Prüfung des Massenwirkungsgesetzes unbedingtes Erfordernis wäre.

Stellen wir uns einmal vor, wir wollten verschiedene Massen aufeinander einwirken lassen. Wir könnten dann vielleicht so vorgehen, daß wir 80 Eier von *Fucus vesiculosus* und 200 Spermatozoiden von *Fucus serratus* zusammenbringen. Nehmen wir an, es würde jedes Ei befruchtet — wäre das nicht der Fall, so könnten wir vielleicht den Befruchtungskoeffizienten feststellen —, so würden die 120 restierenden Spermatozoiden einfach zugrunde gehen und nur die übrigen 80 mit den Eiern zusammentreten und bei der Reduktion nur wieder die gleichen Massen aufeinander wirken. Wir können eben in allen Fällen nur gleiche Massen aufeinanderwirken lassen, was nicht

einwirkt, geht zugrunde. Wenn wir aber immer nur dieselben Ausgangsmassen haben, so verliert die Konstante 1 jegliche Bedeutung.

Wir können aber weiter auch nicht die Geschwindigkeit der Einwirkung prüfen. Wenn ich von Alkohol und Essigsäure ausgehe und beide aufeinander einzuwirken beginnen, so wird gleich mit der beginnenden Einwirkung von links nach rechts, allerdings zu Anfang sehr langsam auch die Reaktion von rechts nach links einsetzen. Nach und nach wird sie immer stärker werden, je größer die Zahl der Ester-Wasser Moleküle wird. Wir können dann  $v = k \cdot c_1 \cdot c_2$  berechnen. Wo liegt die Möglichkeit einer ähnlichen Feststellung in dem Bastardierungsfall vor?

Wenn aber von Renner die Erscheinungen des crossing-over bezw. die Koppelungsverhältnisse in direkte Beziehung zum Massenwirkungsgesetz gebracht werden, und wenn aus den Koppelungsverhältnissen Schlüsse auf abweichende Konstanten gezogen werden sollen, so übersieht Renner wohl, daß diese Erscheinungen doch erst wieder Teilerscheinungen der gesamten Reaktionen der Keimplasmen sein müßten und nicht ohne weiteres mit den Gesamtreaktionen in Beziehung gesetzt werden können.

Das einzig Gemeinsame ist: Mendel'sche Regeln und Massenwirkungsgesetz sind statistische Gesetze, die Vorgänge betreffen, die wir im weiteren Sinne Reaktionen nennen können (vgl. dazu S. 286). Das Massenwirkungsgesetz handelt von vielen molekularen Reaktionen, die sich in einem homogenen System abspielen. Die Massenwirkungskonstante ist eine genau bestimmbare Größe, die, wenn sie Konstante (d. h. von den ursprünglichen Massen unabhängig) sein soll gewissen leicht zu prüfenden Bedingungen gehorchen muß.

Im biologischen Vergleichsfall spielen sich die im weiteren Sinne als Reaktionen benennbaren Vorgänge getrennt ab, sowohl in der Zeit hinsichtlich der einen oder anderen Richtung, als auch im Raum. Der statistischen Behandlung sind natürlich auch solche Vorgänge zugänglich und es resultieren Zahlen, die im ersten, ganz anders gearteten Fall erhalten würden, wenn die Konstante = 1 gesetzt wird.

#### 4 Keimplasma und Molekül.

Seit Brückes elementaren Lebenseinheiten, ja seit Buffon's Vorstellungen über die Zusammensetzung der Organismen aus belebten Einzelteilen ist die Hypothese molekülartiger Lebenseinheiten in den Organismen unter den verschiedensten Namen und an den verschiedensten Stellen immer wieder von neuem aufgetaucht.

Die Beziehungen, in die die Lebenseinheiten (Biophoren, Plasomen etc.) zu den Molekülen gebracht wurden, sind verschiedene. Elsberg (1874) und Haeckel (1876) sprechen die Lebenseinheiten „die sie Plastidule nennen, direkt als Protoplasmamoleküle an und stellen sie den Molekülen gleich. Auch Weißmann brauchte zunächst dafür den Ausdruck Molekül, doch sagt er (1883, S. 87) „den Ausdruck Molekül würde ich heute in diesem Sinne nicht mehr gebrauchen, sondern statt dessen „Kleinste Lebenseinheiten“ sagen. Sehr deutlich spricht sich auch de Vries (S. 69) gegen die Molekülaufassung seiner kleinsten Lebenseinheiten der Pangenese aus; er sagt: „Die Pangenese sind keine chemischen Moleküle, sondern morphologische, jede aus zahlreichen Molekülen aufgebaute Gebilde; sie sind Lebenseinheiten, deren Eigenschaften nur auf historischem Wege zu erklären sind“. Auf S. 46 sagt er: „Auf diese Einheiten den Namen Moleküle oder lebendige Moleküle anzuwenden, scheint mir nicht erlaubt. Solches kann nur zu Verwirrungen und Mißverständnissen führen, und geschieht tatsächlich auch wohl nur aus Mangel an einer einfachen Bezeichnung. Als solche dürfte sich aber der in der Einleitung vorgeschlagene Name „Pangene“ empfehlen.“

Auch die Anschauungen über die gegenseitige Anordnung dieser Lebenseinheiten sind verschieden. Ursprünglich in weitgehendem Maße selbständig fassen sie Darwin und de Vries auf, obgleich bei letzterem später strukturelle Gedanken hinzukommen. Naegeli sieht in seinem Idioplasma feste Bindungen, ähnlich Galton im stirp. Auch

Weißmann (1913, S. 307), der sich seine Biophoren ja als recht selbständige Gebilde denkt; ist überzeugt, daß sie zum Chromosom durch bestimmte Kräfte zusammengehalten werden. Diese hypothetischen, inneren Kräfte, die den Zusammenhalt der Determinanten veranlassen, nannte er Affinitäten und bezeichnete sie zum Unterschied von rein chemischen Affinitäten als vitale. „Es müssen Kräfte zwischen den verschiedenen Determinanten walten, die sie zu einem lebendigen Ganzen verbinden, dem Id, welches assimilieren, wachsen und sich durch Teilung vermehren kann, wie wir es für die kleineren Einheiten, das Biophor und die einzelne Determinante ebenfalls annehmen mußten. Bei den Iden beobachten wir ja auch die Wirkungen dieser Kräfte ganz unmittelbar, indem bei jeder Kernteilung das einzelne Chromosom sich in zwei gleich große Hälften spaltet, und nicht etwa durch äußere Zugkräfte, wie man solche früher in den Fällen der Kernspindel vermuten konnte, sondern durch rein innere Kräfte, oft schon lange bevor die Kernspindel sich gebildet hat. Auch sonst erörtert er noch die Unterschiede seiner Biophoren und der chemischen Moleküle. S. 308 sagt er: „Ein gewöhnliches chemisches Molekül kann sich nicht durch Teilung vermehren; wird es gewaltsam gespalten, so zerfällt es in ganz andere Moleküle; erst das lebendige Molekül, d. h. das Biophor besitzt die wunderbare Eigenschaft des Wachstums etc.“ Er läßt das Biophor durch eine Gruppe von Molekülen, die Determinante durch eine Gruppe von Biophoren etc. sich bilden, bezeichnet aber die Kräfte, welche diese Bindung veranlassen, als durchaus hypothetisch und unbekannt.

Und blicken wir dann noch in die Auffassung eines anderen, höchst bedeutsamen, älteren Naturphilosophen, die den Renner'schen Vorstellungen vielleicht noch näher kommen als Weißmann's Gedankengänge, Lotze. Dieser nimmt kein Detail der Dispositionen im Keime als Voraussetzung an, „sondern nur einige wenige Teile mit einfachen bestimmten Verhältnissen“, wobei „ein solches Prinzip der allermannigfaltigsten gesetzmäßigen Entwicklung wohl fähig ist“. Aber auch er weiß über diese einfachen, bestimmten Verhältnisse nichts auszusagen.

Renner aber geht nun ganz anders vor. Er begnügt sich nicht, die Lebereinheit in einer Struktureinheit unbekannter Natur zu sehen. Er identifiziert das Keimplasma mit dem Molekül, ja er verfolgt die Reaktionen seiner Einzelmoleküle untereinander und schlägt sie dem Physikochemiker als Untersuchungsobjekte molekularer Gesetzmäßigkeiten vor. „Falls die Morgan'schen Befunde und Deutungen in allen Stücken bestätigt werden, ist es übertriebene Vorsicht, von Bild und Analogie zu sprechen. Ein körperliches Gebilde, das in seinem ganzen Verhalten Analogie mit einer Molekel zeigt, ist eben eine Molekel“).

Was bedeutet das und was hat das für einen Zweck?

Dembowski (1919, S. 6) führt die folgenden Sätze aus: „In der modernen Vererbungslehre tritt immer mehr die Tendenz hervor, die Methoden der exakten Wissenschaften auf die Lebenserscheinungen anzuwenden. Ohne Zweifel werden die

1) Nur anmerkungsweise sei gesagt, daß die Morgan'schen Befunde und Deutungen heute natürlich noch weit davon entfernt sind, allgemein bestätigt zu sein. Man denke nur daran, daß Morgan für Einzeleigenschaften verschieden lokalisierte Gene annimmt und vergleiche damit den Satz Johannsens (1913, S. 144): „Wir dürfen uns aber nicht vorstellen, daß je einem speziellen Gene eine besondere Eigenschaft . . . entspricht. Eine solche Vorstellung, die früher verbreitet sein konnte, . . . muß nicht nur als naiv, sondern auch als ganz und gar irrig aufgegeben werden.“ Vgl. auch die Ausführungen von physiologischer Seite (Jensen, 1919) und die von Goldschmidt, Crossing over ohne Chiasmotypie (Genetics 1917, II, S. 82) und Tischler's kritische Stellung zur Chiasmotypie (Biol. Zentralbl. 1920, 2. 22 ).

Forscher dazu durch einen Analogieschluß verleitet, denn die Analogie der unter so vielen Namen in unsere Wissenschaft eingeführten Einheiten mit Atomen und Molekülen liegt auf der Hand. Es ist aber ebenso evident, daß diese Analogie als eine oberflächliche bezeichnet werden muß. Den Atomen und Molekülen werden solche Eigenschaften zugeschrieben, deren Wesen keiner wissenschaftlichen Erklärung mehr zugänglich sind . . . In der Biologie gilt als endgültige Erklärung das Zurückführen der Erscheinungen auf physikalisch-chemische Gesetze. Dazu verhelfen uns die biologischen Einheiten, mögen sie Biophoren, Idioplasten oder Automerizonten heißen, nicht im geringsten.“

Diesen Sätzen kann ich insofern nicht beistimmen, als ein Zurückführen auf Biophoren etc. unsere Einsicht in die Lebensvorgänge in weitgehendem Maße gefördert hat und noch weiter fördern wird unter der Voraussetzung, daß wir uns immer bewußt bleiben, daß diese Biophoren Struktureinheiten sind, die sich zu den Molekülen in ähnlicher Weise verhalten können, wie die Moleküle zu den Atomen etc. Damit aber ist das weitere gegeben, worin sich die Übereinstimmung mit Dembowski ausdrückt, daß es die wichtigste Aufgabe der Biologie ist, das Geschehen innerhalb und durch diese Biophoren auf chemisch-physikalische Gesetzmäßigkeiten zurückzuführen. Das aber ist nicht damit getan, daß wir die Biophoren oder gar das ganze Keimplasma kurzweg als Molekül bezeichnen. Wir verschleiern ja damit im Gegenteil die Fülle aller biologischen Probleme und geben nur eine Scheinerklärung. Ja wir verschleiern damit ganz außerordentliche, vorhandene Arbeitsleistungen. Betrachten wir dieselben kurz und legen wir uns dazu die Beziehungen von Molekül und Keimplasma nach dem Stande der heutigen Erkenntnis in noch etwas erweiterter Form klar.

Unsere heutige physikalische Chemie sieht im Molekül eine Struktureinheit, welche auf Atome zurückgeht, und diese wiederum auf Elektronen. Auch das Keimplasma, und wenn wir es auf die Chromosomen beschränken wollen, vielleicht den ganzen haploiden Chromosomensatz können wir als Struktureinheit auffassen. Das Gemeinsame, was wir also in Molekül und Keimplasma erblicken, ist die Struktureinheit. Wir haben aber schon eingangs gesehen, daß kaum anzunehmen sein dürfte, daß etwa innerhalb der Keimplasmen eine weitgehende elektrolytische Dissoziation zu postulieren ist, etwa im Chromosom zu Chromomeren oder gar Genen. Eine solche Dissoziation würde offensichtlich übergeordnete strukturelle Beziehungen voraussetzen, wenn anders ein gesetzmässiger Zusammenhalt der ganzen Struktureinheiten gewährt bleiben sollte. Johansen (1918, S. 124) sagt: „Für unsere Auffassung ist der „Genotypus“, d. h. dasjenige in den Geschlechtszellen bezw. in dem befruchteten Ei, das die Entwicklungsmöglichkeiten des betreffenden Individuums bestimmt, als eine Totalität, nämlich eine Konstitution zu betrachten.“ Solche übergeordnete strukturelle oder konstitutionelle Beziehungen sind uns aber wohlbekannt. Im einfachsten Falle kennen wir sie in Form der Polymerisation, so also, daß wir uns einzelne Moleküle polymerisiert denken. Weitergehende strukturelle Kräfte führen dann einerseits zu den einfachen Kristallen, andererseits zu Gebilden, die wir als kolloidal bezeichnen und welche wohl nach unseren heutigen Vorstellungen auch in den Mizellen Naegeli's (Zsigmondy, 1918, S. 104) vorliegen. Auch hier wie da, in den Polymerisationsprodukten, in den Kristallen und den Kolloidteilchen wie Mizellen liegen neue Struktureinheiten, gebunden durch bestimmte strukturelle Kräfte vor. Wir müssen uns natürlich hier versagen, die so wichtigen Strukturtheorien der Kolloide näher zu verfolgen, sehen in ihnen aber eine besondere Bedeutung für die Klärung vieler biologischer, in engster Beziehung zu den hier behandelten Fragen stehender Probleme (Zsigmondy, S. 104 ff.). Wir können uns nun die Mizellen oder Kolloidteilchen wiederum zu Biophoren, Determinanten, Chromosomen und Keimplasmen vereinigt denken, beherrscht wiederum von Strukturgesetzen kolloidaler oder übergeordneter Art. All diese Forschungsgebiete aber würden wir ver-



schleiern, wenn wir das Keimplasma schlechthin mit dem Molekül identifizieren wollten. Eine solche Identifikation kann nicht befriedigen und wir müssen Johannsen durchaus beistimmen, wenn er 1918, S. 124 sagt: „Jedoch ist die Analogie mit einem einzelnen chemischen Körper nicht befriedigend, man müßte eher an die Konstitution eines mehrphasigen Systems als Analogon des Grundtypus denken.“ Wohin sollte uns dies Prinzip dann aber auch weiter führen? Mit demselben Recht, welches uns das Keimplasma als Molekül bezeichnen läßt, können wir natürlich, wie Trautz (1917) ganz folgerichtig weiter schließt, den Organismus als Molekül bezeichnen. Dazwischen aber liegen all die Struktureinheiten, welche durch Kern und Plasma in der Zelle, und durch Gewebe und Organe gegeben sind. Welche biologischen Vorteile können sich uns aber ergeben, wenn wir den Löwen und den Menschen oder mit demselben Recht eine Dampfmaschine oder ein Automobil und ihre gegenseitige Wirkung auf molekularer Grundlage erörtern? Statistische Gesetzmäßigkeiten, wie sie in ähnlicher Betrachtungsweise die Nationalökonomie gewinnt, können auf diesem Wege erlangt werden, aber nicht molekulare. Renner meint doch auch nicht im Ernst, daß der physikalische Chemiker sich der gegenseitigen Einwirkung zweier Menschen, also Einzelmoleküle, in demselben Sinne wie Keimplasmen zur Klärung physikalisch-chemischer Probleme bedienen würde?

Die beiden Analogien, statistisches Geschehen, wie es sich im Mendelismus und dem Massenwirkungsgesetz offenbart und die Struktureinheit, welche uns in Keimplasma und Molekül entgegentritt, haben Renner zu seinen Vorstellungen geführt, denen wir aber, wie dargelegt, nicht folgen können. Wollten wir uns damit zufrieden geben, die Analogie der Struktureinheit und des Umsatzes rechtfertige die gemeinsame Benennung Molekül, so ist nicht einzusehen, weshalb wir etwa Atom, Ion, Molekül und Kristall voneinander zu unterscheiden hätten. Die Gene als radikale chemischer Verbindungen im derzeit geläufigen Sinne aufzufassen, haben wir heute keine Berechtigung. Analogien sind zweifellos in gewissen Sinne vorhanden, sie sind verständlich, weil es wohl allgemeine Struktur- und Reaktionsgesetze gibt, von denen die beiden Fälle Einzelbeispiele darstellen. Aber mit dem üblichen Begriff von Molekül und von molekularer Reaktion sind so viele präzise Vorstellungen verbunden, daß eine Erweiterung die Unklarheit vermehren würde, ohne den gewünschten Erfolg zu geben. Es gibt doch auch in der Kolloidchemie Reaktionen, die niemand im gewöhnlichen Sinne molekular nennt.

Vielleicht ist es mir nun aber erlaubt, im Zusammenhange kurz nochmals die Analogien darzustellen, welche sich uns auf morphologisch-struktureller Basis zwischen Keimplasma und unbelebter Materie im Rahmen der heutigen Forschung, ergeben, wobei natürlich all die außerordentlich zahlreichen Komplikationen und Strukturgesetze, welche zwischen Kolloidteilchen und Keimplasma liegen mögen, da sie uns noch ganz verborgen sind, unberücksichtigt bleiben müssen.

Wir können die Keimplasmen als Struktureinheiten auffassen, wobei die beiden antagonistischen oder allelomorphen Keimplasmen als aus entgegengesetzt geladenen Genen oder Kolloidteilchen aufgefaßt werden können, von allerlei Vorgängen innerhalb der beiderseitigen Keimplasmen, etwa im Sinne von Freundlich, sehen wir dabei hier ganz ab; auch die verschiedene Strukturhöhe von Mizellen, Kolloidteilchen, Genen, Biophoren, Determinanten, Iden (Chromosomen) bleibt ganz unberücksichtigt. Vielleicht können wir uns dann das Spaltungsgesetz als auf elektrolytischer Basis, die Unabhängigkeitsregel mehr im Rahmen kolloidaler Strukturgesetze vorstellen. Inwieweit beides verschieden wäre, bleibt weiteren Forschungen vorbehalten.

Die Keimplasmen oder Idioplasmen treten im Cytoplasma, mit dem sie zu einer neuen Struktureinheit zusammengeschlossen sind, aufeinander. Die dort jeweils herrschenden Bedingungen veranlassen, daß die Chromosomensätze in der Zygote und in

den Körperzellen getrennt bleiben, während der Synapsis im Gonotokonten aber zusammen-treten. Wir wissen ja, wie vielfach äußere Bedingungen die Geschwindigkeit von Reaktionen im weitesten Sinne beeinflussen und es ist uns andererseits nach den Untersuchungen von Klebs wohlbekannt, daß die äußeren Bedingungen den Eintritt der Blühereife und damit wohl auch der Synapsis beeinflussen, was noch besonders durch die Untersuchungen Karstens über das Verhältnis der Kernteilung zu Umweltfaktoren gestützt wird. Natürlich müssen wir aber dabei stets im Auge behalten, daß die Chromosomen nach der reinen Chromosomentheorie der Vererbung auch selbstbestimmend auf das Plasma einwirken müßten (vgl. auch Jensen, 1919). Während der Synapsis nun werden sich Vorgänge kolloidchemischer Natur abspielen, die wir vielleicht teils als Reaktionen, teils als Mischungs- und Entmischungsvorgänge auffassen können — beide Prozesse gehen beieinander nahe stehenden, hochkomplizierten Substanzen ineinander über und unsere Vorstellungen über diese Grenzerscheinungen sind bisher noch sehr wenig geklärt. Zweifellos werden sich auch katalytische Prozesse in erheblichem Maße beteiligen. Alle diese Prozesse aber dürften beherrscht sein von Strukturgesetzen kompliziertester Art innerhalb und zwischen den Chromosomen, deren weiteres Studium zu den wichtigsten Aufgaben zukünftiger experimenteller Biologie gehören dürfte.

Tübingen, am 25. Januar 1920.

### Literaturübersicht.

- Dembowski, J., Das Kontinuitätsprinzip und seine Bedeutung in der Biologie, 1919.  
 Elsberg, On the plastidule hypothesis. *Proceed. Assoc. f. the Advancement of Science.*  
 Buffalo Meeting 1876.  
 Freundlich, Das Auftreten einer Mutation vom Standpunkte der Wahrscheinlichkeit,  
*Naturwissenschaften* 7. 1919, 832.  
 Haeckel, Die Perigenesis der Plastidule. 1876. S. 35.  
 Jensen, Physiologische Bemerkungen zur Vererbungs- und Entwicklungslehre. *Natur-*  
*wissenschaften* 7. 1919, S. 519.  
 Johannsen, Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 1. Auflage 1909. 2. Auflage  
 1913.  
 — Weismann's Keimplasma-Lehre. *Naturwissenschaften* 6. 1918, S. 124.  
 Karsten, Über die Tagesperioden der Kern- und Zellteilungen. *Zeitschr. f. Bot.*  
 1918, 10, 1.  
 Klebs, Künstliche Entwicklungsänderungen 1906 u. a.  
 Lehmann, Über Bastardierungsuntersuchungen in der Veronica-Gruppe *agrestis*.  
*Zeitschr. f. ind. Abstgs.- u. Vererbgs.* 1914, 13, S. 88.  
 Lotze, Leben und Lebenskraft in Wagner, *Handwörterbuch der Physiologie* 1843.  
 Naegeli, Theorie der Abstammungslehre 1884.  
 Nernst, W., Theoretische Chemie 1913.  
 Renner, O., Mendel'sche Spaltung und Chemisches Gleichgewicht. *Biolog. Zentral-*  
*blatt* 1920.  
 Trautz, Die Theorie der Gasreaktionen und der Molarwärmen. *Sitzber. d. Heidelberger*  
*Akademie d. Wiss., Math.-naturw. Klasse, Abt. A* 1917, 3. Abh.  
 de Vries, *Intracelluläre Pangenesis* 1889.  
 Weismann, Aufsätze über Vererbung 1892.  
 — Vorlesungen über Deszendenztheorie 1913.  
 Zsigmondy, *Kolloidchemie* 2. Auflage 1918.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Lehmann Ernst

Artikel/Article: [Bemerkungen zu dem Aufsatz von O. Renner: Mendel'sche Spaltung und chemisches Gleichgewicht. 277-286](#)