

Die somatogene Vererbung im Lichte der Bastard- und Variationsforschung.

Von **Richard Semon.**

Wenn man das Tatsachenmaterial überblickt, welches uns heute zur Beurteilung der Frage nach dem Vorkommen einer somatogenen Vererbung zu Gebote steht, so könnte man bei oberflächlicher Betrachtung zu dem Ergebnis gelangen, daß es schwer vereinbare, ja unlösliche Widersprüche in sich berge. Auf der einen Seite liegt eine große Anzahl von zuverlässig festgestellten, zum Teil experimentell begründeten Tatsachen vor, welche eine solche Vererbung mit der größten Deutlichkeit erweisen. Ich habe dieselben kürzlich in einem zusammenfassenden Aufsatz wiedergegeben ¹⁾ und werde in einer im nächsten Jahre selbständig erscheinenden Neubearbeitung desselben in einem besonderen Abschnitt die gegen die Beweiskraft dieses Materials vorgebrachten Einwände einer näheren Prüfung unterziehen und zeigen, daß viele dieser Beweisstücke vollkommen „einwandfrei“ sind. Hierauf gehe ich an dieser Stelle nicht ein.

Auf der anderen Seite gibt es eine Reihe von ebenfalls zuverlässig begründeten Tatsachen, die man bei oberflächlicher Betrachtung versucht sein könnte in negativem Sinne zu verwerten. Ich habe einen Teil derselben im zweiten und dritten Abschnitt der zitierten Arbeit behandelt und glaube gezeigt zu haben, daß die durch sie bedingten Widersprüche nur scheinbare sind. Auf einige besonders geartete Schwierigkeiten bin ich aber dort nicht eingegangen, weil es mir der für jene Zusammenfassung zur Verfügung stehende Raum nicht erlaubte. Diese Lücke fülle ich jetzt hier umso lieber aus, als es gerade gewisse Feststellungen der modernen Bastard- und Variationsforschung sind, die zunächst in Widerspruch zu stehen scheinen mit der Antwort, die die direkt zur Lösung unserer Frage angestellten Experimente erteilen.

¹⁾ R. Semon. Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Fortschritte der naturwissenschaftlichen Forschung, 2. Band, 1911.

Ich möchte die erste der hier sich bemerkbar machenden Schwierigkeiten, die unausgesprochen, wie es scheint, einen starken Einfluß ausübt auf Viele derjenigen, die sich aktiv an der Bastardforschung beteiligen, mit den Worten Kammerers wiedergeben, eines Forschers, der sich für sein Teil in seinen eigenen Arbeiten durch diese Schwierigkeit nicht hat beirren lassen, ihr aber in seinem Beitrag zum vorliegenden Mendel-Festband ¹⁾ folgenden treffenden Ausdruck gegeben hat: „Ist das ‚Soma‘ — trotz des zu Recht Bestehens der Mendelschen Gesetze — fähig, auf das ‚Keimplasma‘ formative Einflüsse zu nehmen oder nicht? Das zahlenmäßige Verhalten allelomorpher Merkmale bei der Bastardierung verneint diese Frage. Denn wenn die Keimzellen regelmäßig durch Reizleitung vom Soma her beeinflußt würden, so dürfte es nicht nur einzelne ausnahmsweise Fälle einer solchen (auch hier, wie wir sahen, anfechtbaren) Beeinflussung geben, sondern es müßte in der großen Mehrzahl der Fälle zutreffen. Nun trifft aber gerade das Gegenteil zu: Schwarze und weiße Eltern geben lauter schwarze oder graue oder schwarz-weißgefleckte Kinder, ein Paar der letzteren ergibt $\frac{1}{4}$ ebenso schwarze bzw. $\frac{1}{4}$ schwarze und $\frac{2}{4}$ ebenso graue oder gefleckte und $\frac{1}{4}$ rein weiße, fortan rein weiterziehende Enkel! Das Weiß dieser letzteren war in den Körpern von schwarzer oder grauer oder scheckiger Färbung nicht zu beeinflussen gewesen!“

Denselben Gedanken drückt für einen Fall von Dominanz Przibram ²⁾ bei Erörterung dessen, was für und wider somatogene Vererbung spricht, folgendermassen aus: „Gegen somatogene Vererbung spricht: die Geburt reiner Rezessiven aus heterozygoten Müttern.“ Przibram gibt dann eine Hilfhypothese, um dieser Schwierigkeit zu begegnen. Ich glaubte aber zeigen zu können, daß überhaupt keine Schwierigkeit vorliegt.

Nur eine genauere Analyse der bei einer Bastardierung und ihren Folgeerscheinungen gegebenen Bedingungen kann uns hierüber aufklären, und zwar haben wir zu analysieren: 1. die reizphysiologischen Bedingungen einer eventuellen somatogenen Vererbung; 2. die Möglichkeit der Manifestation einer solchen Ver-

¹⁾ P. Kammerer, Mendelsche Regeln und Vererbung erworbener Eigenschaften. Verhandlungen d. naturforsch. Vereins zu Brünn, 49. Band, 1911.

²⁾ H. Przibram, Experimentelle Zoologie, 3. Teil, Phylogenese inklusive Heredität. Leipzig und Wien, 1910, S. 242.

erbung bei Gelegenheit einer Bastardierung und darauf folgenden Spaltung.

Was die erste dieser beiden Fragen anlangt, so hat die gleich zu gebende Beantwortung allgemeine, nicht nur auf die Bastardierung beschränkte Geltung. Wir können sagen, daß somatogene Vererbung dann eintreten wird, wenn eine Induktion der mit dem Soma protoplasmatisch (also reizleitend) verbundenen Keimzellen durch im Soma ausgelöste Erregungen vollzogen wird. Erregungen des Soma nun können ausgelöst werden:

a) unmittelbar durch von außen auf das Soma wirkende physikalische oder chemische Reize (durch äußere Reize ausgelöste Induktion);

b) durch die mit der Funktion der Teile verbundenen Erregungsabläufe (funktionelle Induktion);

c) durch Erregungen, die bedingt sind durch das bloße Vorhandensein der Teile im Organismus im Sinne der „Positionsreize“ der Entwicklungsphysiologen („Morphaesthesie“ Nolls). Ich habe diese Erregungen, auf deren Vorhandensein wir vor allem aus den Tatsachen der Regulation und Regeneration schließen müssen, als morphogene Erregungen bezeichnet.¹⁾ Dementsprechend könnten wir von einer eventuell vorhandenen morphogenen Induktion sprechen.

Die Induktion durch äußere Reize ist diejenige, die offenbar am wirksamsten ist, und um die es sich bei den bisherigen positiven Ergebnissen der experimentellen Forschung über somatische Induktion vorwiegend gehandelt hat. Auf sie werden wir im zweiten Teil des vorliegenden Aufsatzes, wenn wir auf die Variationsforschung eingehen, zurückzukommen haben. Bei den durch die Bastardierung gesetzten Bedingungen, mit denen wir uns jetzt beschäftigen, kommt sie nicht in Betracht. Hier kann es sich nur um funktionelle oder um morphogene Induktion handeln.

Den Unterschied zwischen diesen beiden will ich an einem Beispiel auseinandersetzen. Gesetzt ein Tier besitzt im Vergleich zu einem anderen mächtig entwickelte Schweißdrüsen. Wenn dieses Tier sein Leben lang dauernd in sehr kühler Temperatur gehalten wird, so wird die funktionelle Inanspruchnahme dieser Drüsen eine, wenn überhaupt vorhandene, doch verschwindend kleine sein, und es werden demgemäß funktionelle Erregungen von diesen Organen auf die reizbare Substanz des übrigen

¹⁾ R. Semon, Die Mneme, 3. Aufl. Leipzig, 1911, S. 244.

Körpers einschließlich der mit diesen reizleitend verbundenen Keimzellen nicht in nennenswerter Weise ausgehen. Die Bedingungen für eine funktionelle Induktion fehlen demnach.

Dennoch haben wir selbst in diesem Falle nicht das Recht, die Möglichkeit für das Zustandekommen jeglicher Induktion zu leugnen. Denn die durch das bloße Vorhandensein der Drüsen im Körperganzen gesetzten Positionsreize, von deren Realität die Phänomene der Regulation und Regeneration Zeugniß geben, bedingen morphogene Erregungen und letztere ergeben wenigstens die Möglichkeit (nicht Wahrscheinlichkeit) einer über den Augenblick hinaus wirkenden Induktion, einer Engraphie, wie ich es genannt habe.

Es ist in hohem Grade wahrscheinlich, daß die funktionellen Erregungen eine sehr viel kräftigere Induktion auszuüben vermögen als die durch das bloße Vorhandensein eines Organes im Körperganzen bedingten morphogenen Erregungen. Dieser Schluß läßt sich außer anderem aus der Tatsache ziehen, daß Organe, die jegliche Funktion eingebüßt haben, in der Generationsreihe ausnahmslos der Rückbildung verfallen, wobei es allerdings, um einen merklichen Ausschlag zu erzielen, einer sehr langen Reihe von Generationen bedarf.

Hier sei noch eine Bemerkung eingeschaltet. Ich habe die morphogenen Erregungen als solche charakterisiert, die durch das bloße Vorhandensein eines bestimmten Teils im Körperganzen, durch Positionsreize und ähnliches, ausgelöst werden, wobei allerdings erste Voraussetzung ist, daß dieses Vorhandensein auf die reizbare Substanz überhaupt einen Einfluß auszuüben vermag, und nicht etwa der betreffende Teil keine reizleitende Verbindung mit ihr besitzt. Ist letzteres der Fall, wie z. B. bei den unten (S. 245) noch zu erwähnenden Färbungen der Chitinhülle in den Experimenten Towers, so ist natürlich jede Möglichkeit einer Beeinflussung der reizbaren Substanz durch das bloße Vorhandensein des Merkmals ausgeschlossen.

Nun gibt es aber eine Zeit im Leben jedes Organismus in der sich jeder Teil, ganz abgesehen von seiner eigentlichen Funktion in einer, ich möchte sagen, aktiveren Weise erregungsphysiologisch betätigt. Es ist die Zeit seiner ontogenetischen Entwicklung. Es wird sich empfehlen, diesen Unterschied bei der weiteren Analyse der hiehergehörigen Erscheinungen im Auge zu behalten. Für die Untersuchung der uns jetzt be-

schäftigenden Frage ist es nicht notwendig, näher hierauf einzugehen.

Nachdem wir uns über die verschiedenen Modalitäten einer eventuellen somatischen Induktion klar geworden sind, legen wir uns folgende zwei Fragen vor: 1. Sind durch die Bastardierung die Bedingungen für eine dieser drei Modalitäten somatischer Induktion geschaffen? 2. Ist bei einer Bastardierung die Möglichkeit der Manifestation einer eventuell unter ihrem Einfluß eingetretenen somatischen Induktion gegeben?

Die erste dieser beiden Fragen ist unbedingt zu bejahen. Wir haben ohne weiteres zuzugeben, daß während des Heterozygoten-Stadiums die Möglichkeit sowohl einer funktionellen als auch einer morphogenen Induktion der Keimzellen in Bezug auf die in Frage stehenden Merkmale gegeben ist. Kreuzt man z. B. einen Hühnerstamm mit einfachem Lappenkamm mit einem solchen mit Erbsenkamm, so besitzen die Hähne der F_1 -Generation sämtlich Erbsenkämme. In der F_2 -Generation treten aber in der Regel (nicht ausnahmslos) die Rezessiven in gewöhnlichem Verhältnis mit einfachem Kamm wieder auf. Eine morphogene Beeinflussung der Determinanten für einfachen Kamm durch das Soma der F_1 -Generation hat also offenbar nicht stattgefunden.

Manche morphologische Merkmale sind, besonders wenn es sich um Färbungsmerkmale handelt, sobald sie einmal fertig ausgebildet sind, nicht mehr imstande morphogene Erregungen auszulösen, also eine entsprechende Induktion auszuüben. Ich habe anderwärts¹⁾ auf solche Fälle bei Besprechung der Tower'schen Experimente²⁾ hingewiesen und gezeigt, daß z. B. von den Färbungen der Chitinbedeckung der Käfer kein morphogener Einfluß ausgehen kann, weil diese Färbungen auf Pigmentablagerungen in der äußeren Cuticula beruhen, die keine Porenkanäle besitzt und daher in ihrer Tiefe, wo sich die Pigmentablagerungen befinden, außer jeder reizleitenden Verbindung mit der reizbaren Substanz des übrigen Körpers mitsamt seiner Keimzellen steht. Immerhin scheiden solche Fälle für unsere Frage deshalb noch nicht ohne weiteres aus, weil mit der ontogenetischen Entwicklung des betreffenden Charakters Erregungsvorgänge in der reizbaren

¹⁾ „Stand der Frage“ S. 62.

²⁾ W. L. Tower, An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus *Leptinotarsa*. Carnegie Institution, Washington 1906.

Substanz verbunden sind, die sich eventuell bis zu den Keimzellen fortpflanzen und auf dieselben eine Induktion ausüben könnten. (In den Towerschen Fällen kommt eine solche Induktion deshalb nicht in Frage, weil die ontogenetische Entwicklung des Pigments zu einer Zeit erfolgt, in welcher sich die Keimzellen noch nicht in ihrer „sensiblen Periode“ befinden.)

Handelt es sich um funktionelle Eigentümlichkeiten, um Gewohnheiten, Instinkte, kurz um Dispositionen, die sich nicht durch morphologische Merkmale manifestieren, von denen also keine morphogenen Erregungen ausgehen können, so ist doch die Möglichkeit gegeben, daß solche Dispositionen bei Bastardierung eine funktionelle Induktion ausüben, wenn sie in der heterozygoten F_1 -Generation dominieren und sich bei ihr in Reaktionen manifestieren, die entsprechende funktionelle Erregungen zur Grundlage haben.

Angenommen, die in allen diesen Fällen in Frage kommenden Erregungen seien kräftig genug, um in der F_1 -Generation auf die Keimzellen dieser Generation eine Induktion auszuüben, worin wird der Erfolg dieser Induktion bestehen? Hier liegt nur die Möglichkeit vor, daß der in jeder Keimzelle von F_1 vor der sogenannten „Segregation“ vorhandene dominierende Faktor, den wir D nennen wollen, durch die von dem D -Merkmal ausgehende Induktion in irgend einer Weise verstärkt wird. Wie wir uns diese Verstärkung vorstellen wollen, ob durch Hinzufügung eines neuen qualitativ gleich beschaffenen Elements oder auf anderem Wege, braucht uns hier nicht zu beschäftigen. Jedenfalls wird sich die eventuelle von dem D -Merkmal ausgehende Neuerwerbung zu dem bereits vorhandenen D und nicht zu seinen Antagonisten R hinzugesellen und selbstverständlich wird sie sich, sobald die „Segregation“ erfolgt, auf die Seite von D und nicht auf die Seite von R schlagen. Erfolgt nun der die Spaltung bedingende Vorgang in den Keimzellen — auch das ist für unsere Frage ganz gleichgültig, ob wir ihn uns als buchstäbliche Segregation oder als Ausschaltung eines Allelomorphen durch einen anderen Modus vorstellen — so wird notwendigerweise die eine Hälfte der Gameten den Faktor D nebst seinem eventuellen somatogenen Neuerwerb von D -Charakter, die andere Hälfte aber R ohne diesen Neuerwerb besitzen, und das Resultat wird dasjenige sein, welches uns in Wirklichkeit entgeht.

Es wird gewöhnlich angenommen, daß die Spaltung bedingende Vorgang in den Gameten erfolge zur Zeit der Reifeteilungen der männlichen und weiblichen Keimzellen. Absolut sicher beweisen läßt sich das bis jetzt noch nicht, und jedenfalls bleibt da, wo die Reifeteilungen nicht nach der Ablösung der Gameten aus dem Zellverbande des Körperganzen erfolgen, die Möglichkeit offen, daß unter Umständen nach vollzogener „Segregation“ noch eine somatische Induktion in der betreffenden Richtung erfolgen könnte. Soviel darf man aber wohl sagen, daß die hierfür in Betracht kommende Zeit in allen Fällen nur eine sehr kurze ist. Schon aus diesem Grunde sind die Chancen äußerst gering, daß gerade in dieser Zeit noch eine ausreichende somatische Induktion der *R*-Gameten in der betreffenden Richtung erfolgt. Diese Möglichkeit ist indessen nicht für alle Fälle in Abrede zu stellen, und es erscheint mir keineswegs ausgeschlossen, daß in besonderen Fällen und unter ganz bestimmten Bedingungen, besonders wenn es sich um funktionelle Erregungen handelt, eine derartige Beeinflussung auch tatsächlich einmal vorkommt und nachzuweisen sein wird. Unsere experimentellen Erfahrungen sind nämlich zur Zeit durchaus noch nicht derartige, um ein abschließendes, für alle Fälle und alle Umstände geltendes Urteil abzugeben. Es gibt gewisse Unstimmigkeiten in der F_2 -Generation und späteren Generationen nach manchen Kreuzungen, die die Möglichkeit einer gewissen Induktion der Rezessiven zwar nicht gerade als wahrscheinlich, aber doch auch nicht als völlig ausgeschlossen erscheinen lassen.

Es ist richtig, in der großen Mehrzahl der bekannten Fälle sind die aus einer Mendel-Spaltung hervorgehenden Rezessiven von den entsprechenden reingezüchteten Vertretern des großelterlichen Stammes nicht zu unterscheiden. Darbishire ¹⁾ konnte bei Kreuzung von grünen und gelben Erbsen keinerlei Veränderung der Rezessiven wahrnehmen, und zwar bei einer durch mehrere Generationen fortgesetzten Züchtung. Er fand, daß der rezessive Charakter, auch wenn er in den Heterozygoten von F_1 — F_4 durch den dominierenden Charakter verdeckt worden war, in F_5 ebenso rein wiederauftrat, wie in der reinen Rasse, die in der *P*-Generation zur Kreuzung verwendet worden war. Es wäre nun allerdings nicht schwer zu zeigen, daß dies ein Fall

¹⁾ A. D. Darbishire. An Experimental Estimation of the Theory of Ancestral Constitution in Heredity. Proc. Royal Soc. B., Vol. 81, 1909.

ist, in dem eine somatische Induktion durch das Vorhandensein oder die Entwicklung des dominierenden Merkmals überhaupt nicht in Frage kommt. Ebenso könnte man in Bezug auf die Mehrzahl der übrigen Fälle nachweisen, daß während des kurzen Zeitabschnittes, zwischen den die Spaltung bedingenden Vorgängen in den Keimzellen und der Ablösung dieser letzteren aus dem Gewebsverbande eine solche Induktion teils ganz ausgeschlossen, teils höchst unwahrscheinlich ist. Von Objekt zu Objekt, von Merkmal zu Merkmal bieten sich hier eben andere Möglichkeiten, und deshalb ist bei der Prüfung dieser Frage eine Behandlung erforderlich, die die Bedingungen einzeln abwägt, die physiologisch individualisiert.

Ich komme zu dem Schluß: durch die die Spaltungen bedingenden Vorgänge in den Keimzellen ist es gegeben, daß eventuelle Neuerwerbungen in der der Spaltung unterliegenden Richtung auch ihrerseits der Spaltung anheimfallen und somit, wenn sie in der Richtung des dominanten Merkmals liegen, in den Rezessiven nicht in Erscheinung treten können. Eine Beeinflussung der rezessiven Gameten nach Abschluß der die Spaltung bedingenden Vorgänge ist nicht undenkbar; diese Möglichkeit ist aber so beschränkt, daß eine derartige Induktion, wenn überhaupt, nur in seltenen und ganz besonders gelagerten Ausnahmefällen realisiert werden kann. Wir müssen deshalb die zweite der oben von uns gestellten Fragen dahin beantworten, daß bei einer Bastardierung die Möglichkeit der Manifestation einer, eventuell unter ihrem Einfluß eingetretenen somatischen Induktion in der großen Mehrzahl der Fälle überhaupt nicht gegeben, in dem übrig bleibenden Rest zwar nicht völlig auszuschließen, aber sehr gering ist.

Wir haben somit gesehen, daß in Bezug auf das Verhalten der Rezessiven bei den Mendel-Spaltungen eine eigentliche Schwierigkeit, das heißt ein Ausbleiben von somatischer Induktion unter Bedingungen, unter welchen ihr Eintreten zu erwarten wäre, gar nicht vorhanden ist, und wenden uns nunmehr zu dem vermeintlichen Widerspruch, in dem die Ergebnisse der Variationsforschung zu der Annahme einer somatogenen Vererbung stehen sollen.

Wir gehen dabei von folgendem Satze Johannsens ¹⁾ aus: „Within pure lines — if no mutation or other disturbances

¹⁾ W. Johannsen, The Genotype Conception of Heredity, American Naturalist, Vol. 45, Nr. 531, March 1911, S. 137.

have been at work — or within a population in which there is no genotypical difference as to the character in question, selection will have no hereditary influence.“ In dieser Aufstellung findet sich der Konditionalsatz: „Wenn keine Mutation oder andere Störungen wirksam gewesen sind.“ Nun ist besonders durch die experimentellen Arbeiten Towers aber auch noch durch zahlreiche andere Untersuchungen festgestellt worden, daß Mutationen gesetzmäßig durch gewisse unter bestimmten Bedingungen angewandte äußere Eingriffe hervorgerufen werden können. Wir können unter Berücksichtigung dieser Tatsache den Johannsenschen Satz auch folgendermassen formulieren: „Selektion innerhalb des Biotypus ist nur dann erblich unwirksam, wenn jede Induktion der Keimzellen — auf welchem Wege eine solche zu Stande kommt, tut nichts zur Sache — ferngehalten wird.

Indem wir diesen Vorbehalt machen, auf dessen Bedeutung wir unten noch einzugehen haben werden, legen wir uns jetzt die Frage vor, welchen Schluß wir aus der genannten Feststellung für die Frage nach der somatogenen Vererbung zu ziehen haben. Gehen wir dabei von einem der von Johannsen genau untersuchten Fälle aus! Sät man die aus einer reinen Linie stammenden Samen einer Bohne aus, so schwankt Samengewicht (bzw. Samen-größe) der aus ihnen gezogenen Pflanzen auf Grund der etwas verschiedenen Bedingungen, unter denen die einzelnen Individuen und ihre einzelnen Teile aufwachsen, innerhalb bestimmter Grenzen. Wählt man nun aus diesen Samen die größten und die kleinsten Exemplare aus, so ergeben die Nachkommen der schwersten und größten Bohnen kein durchschnittlich größeres Samengewicht als die Nachkommen der kleinsten. Die betreffenden, offenbar durch kleine äußere Einwirkungen hervorgerufenen Modifikationen der Eltern, die sich im vorliegenden Fall durch Erhöhung des Samengewichts manifestieren, treten in der Nachkommenschaft nicht wieder zu Tage, sie sind nicht erblich geworden. Oder, anders ausgedrückt, weder die äußere Reizwirkung, die das Soma der Elternpflanze modifiziert hat, noch auch, wie ich im Hinblick auf andere Fälle hinzufügen will, die durch die Entwicklung der Modifikation im Soma der Elternpflanze bedingten Erregungs-abläufe haben die Keimzellen der Pflanze und damit die genotypische Grundlage, die Reaktionsnorm der Nachkommenschaft verändert.

Damit ist nun zunächst nichts weiter ausgesprochen als die schon längst bekannte Tatsache, daß sehr viele, wir können ruhig

sagen, die große Mehrzahl der Einwirkungen, die das Soma, sei es in morphologisch sei es in funktionell nachweisbarer Beziehung verändern, keine nachweisbare Induktion der Keimzellen hervorrufen. Ich habe dies ausführlich in meiner zusammenfassenden Darstellung des Standes der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften erörtert und gehe darauf hier nicht ein. Nur sei wiederum daran erinnert, daß diesen negativen Fällen auch eine Anzahl positiver gegenübersteht, in denen es bei Anwendung stärkerer Reize beziehungsweise bei Rücksichtnahme auf die Momente besonderer Sensibilität der Keimzellen regelmäßig gelingt, eine entsprechende Induktion dieser letzteren zu erzielen.

Sagen uns somit jene Selektionsversuche innerhalb der Vertreter derselben genotypischen Grundlage nichts prinzipiell Neues, wenn es sich um die erste Nachkommengeneration handelt, so ändert sich die Sache, wenn eine derartige Selektion erfolglos über eine größere Reihe von Generationen ausgedehnt wird, was bekanntlich in einer Anzahl von Versuchen geschehen ist.

Das Ausbleiben einer Vererbung bei Anwendung einer schwachen äußeren Reizung bzw. bei Einwirkung zu einer Zeit außerhalb der sensiblen Periode der Keimzellen läßt nämlich zunächst in seiner Deutung in Bezug auf den wirklich erzielten Erfolg zwei Möglichkeiten offen: entweder es ist überhaupt jede Beeinflussung der Keimzellen unterblieben oder aber es hat eine solche zwar stattgefunden, sie ist aber so verschwindend klein, daß die durch sie bedingten Reaktionsänderungen bei den aus diesen Keimzellen entwickelten Individuen mit unseren Beobachtungsmitteln nicht nachzuweisen sind. Wäre nun letzteres der Fall, so sollte man erwarten, daß die Wiederholung solcher subliminaler Einwirkungen in einer größeren Reihe von Generationen schließlich doch einen wahrnehmbaren Erfolg hervorbringen müßte. Da nun aber ein solches in den Selektionsversuchen, die z. T. durch 12 Generationen ausgedehnt worden sind, in keiner Weise ¹⁾ zu Tage getreten ist, so wird man zu dem Schluß gedrängt, daß bei derartigen äußerst schwachen Beeinflussungen überhaupt jegliche, auch jede subliminale Induktion der Keimzellen unterbleibt.

Dies wäre in der Tat eine wichtige und keineswegs selbstverständliche Feststellung. Sie würde nicht etwa besagen, daß

¹⁾ Von hie und da in gewissen Experimenten aufgetretenen Unstimmigkeiten will ich hier ganz absehen.

überhaupt keine Induktion der Keimzellen möglich ist — das Gegenteil wird ja durch positive experimentelle Tatsachen bewiesen — sondern nur, daß unter Umständen Einwirkungen, die immerhin stark genug sind, deutliche somatische Modifikationen hervorzurufen, keine, auch nicht eine infinitesimale Induktion der Keimzellen hervorbringen. Ehe wir aber auch nur dieses, wie ich betone, äußerst wichtige Ergebnis als endgültig bewiesen annehmen, haben wir seine tatsächliche Begründung noch näher zu prüfen.

Da muß denn zunächst hervorgehoben werden, daß in allen bisherigen Experimenten mit verhältnismäßig recht kleinen Generationsreihen gearbeitet worden ist, bei allen den Versuchen wenigstens, bei welchen es sich überhaupt um eine Vererbung durch Keimzellen und nicht bloß um eine rein vegetative Vermehrung handelt. Auf letzteren wichtigen Punkt werden wir unten noch ausführlich einzugehen haben. Zehn Jahre sind im Leben eines Menschen eine lange Zeit, und zehn, meinerwegen auch zwanzig Generationen erscheinen dem individuellen Experimentator deshalb als eine imposante Zahl. Es liegen uns aber ganz bestimmte tatsächliche Anhaltspunkte dafür vor, daß unter Umständen bei regelmäßiger Wiederkehr bestimmter an sich gar nicht besonders starker Erregungen und ebenso bei dauerndem Wegfall sonst regelmäßig auftretender Erregungen (Nichtgebrauch) schließlich doch nachweisbare erbliche Veränderungen auftreten, daß es aber dazu dann außerordentlich langer Generationsreihen bedarf, während in kürzeren Reihen keine Spur eines Erfolges nachzuweisen ist.

Ich will dies an einem Beispiel erläutern. Bekannt ist die regelmäßig auftretende Rückbildung der Sehorgane bei den Bewohnern lichtloser Höhlen und Grotten in den verschiedensten Tierklassen. Eine solche Rückbildung durch Züchtung im Dunkeln binnen weniger Generationen experimentell hervorzurufen, ist bisher noch nie geglückt. Payne¹⁾ beobachtete bei *Drosophila* von der 10. im Dunkeln gezüchteten Generation an eine leichte funktionelle, aber noch bei der 49. Dunkelgeneration keine greifbare morphologische Veränderung. (Die positiven Ergebnisse von Kapterew²⁾ bei *Daphnien* erscheinen nach den Untersuchungen von

¹⁾ F. Payne, Forty nine Generations in the Dark. Biol. Bull. Vol. 18, Nr. 4, March 1910.

²⁾ Biol. Zentralblatt, 30. Bd. 1910.

Papanicolau¹⁾ durchaus problematisch). Die Widersprüche, die hier vorzuliegen scheinen, lösen sich nun, wenn man den folgenden Beobachtungen die gebührende Berücksichtigung zuteil werden läßt.

R. Schneider²⁾ fand nämlich in den älteren Clausthaler Schächten eine dichte Bevölkerung von *Gammarus pulex*, die eine morphologische Veränderung der Augen im Sinne einer beginnenden Rückbildung erkennen lassen, wodurch sich diese unterirdisch lebende Rasse von *Gammarus pulex* der gänzlich blinden Grottenform *Gammarus (Niphargus) puteanus* nähert. Hierdurch aufmerksam gemacht versuchte Schneider auch eine entsprechende Zwischenform zwischen dem oberirdischen *Asellus aquaticus* und dem grottenbewohnenden augenlosen *Asellus cavaticus* aufzufinden, und dies gelang ihm auch nach längeren Bemühungen in den Freiburger Grubenrevieren in Stollenstrecken, welche jene Clausthaler Gruben an Alter um ein bedeutendes übertreffen.³⁾ In einem der ältesten der Freiburger Schächte („Rote Grube“, die seit Menschengedenken nicht mehr befahren wird und etwa 400 Jahre alt sein dürfte) fand er ein abgeschlossenes Wasserbecken, das ausschließlich einen *Asellus* beherbergt, dessen Auge zwar noch aus 4 Becherocellen besteht, bei welchem die Glaskörper aber einer nicht zusammenhängenden Pigmentmasse nur noch locker eingefügt sind und auch zu der nur mangelhaft ausgebildeten Cornea in keiner engeren Beziehung mehr stehen.

Eine noch weitergehende Rückbildung fand Viré⁴⁾, dem die Schneiderschen Befunde nicht bekannt geworden sind, bei seinen Untersuchungen über die Fauna der unterirdischen Gewässer des Pariser Beckens. Bei *Asellus aquaticus* aus den unterirdischen Gewässern der Seine fand er zuweilen Exemplare mit ganz rückgebildeten Augen; bei *Asellus* aus den natürlichen Quellen der Katakomben fehlten die Augen entweder ganz oder waren nur durch 4—5 rötliche Pigmentflecken vertreten, die an der Stelle der im übrigen völlig rückgebildeten Augen lagen. Bei dem typischen *Asellus cavaticus* ist jede Spur des Auges verschwunden.

1) Biol. Zentralblatt, 30. Bd. 1910. S. 756.

2) R. Schneider, Der unterirdische *Gammarus* von Clausthal. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch., Berlin 1885.

3) R. Schneider, Ein bleicher *Asellus* in den Gruben von Freiberg im Erzgebirge. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Berlin, 1887.

4) A. Viré, La faune souterraine de France. Paris, 1900.

Ich glaube, diese Befunde sollten uns das eine lehren, daß der zeitliche Faktor, das heißt die Länge der Generationsreihe nicht zu gering anzuschlagen ist, welche unter Umständen dazu erforderlich ist, daß sich sehr schwache Induktionen bemerklich machen können, die beispielsweise durch äußerst schwache Reize oder durch den Wegfall sonst vorhandener Erregungen bedingt sind. Es ist somit solange Vorsicht in der Verwertung negativer Befunde geboten, als nicht die Versuche über sehr lange Reihen von Generationen ausgedehnt worden sind.

Nun besitzen wir allerdings Selektionsversuche, die an sehr ausgedehnten Reihen — ich sage absichtlich nicht Generationsreihen — ausgeführt worden sind; es sind die Versuche von Jennings ¹⁾ an *Paramecium*. Die *Paramecien* einer beliebigen Heuinfusion bilden eine Population im Sinne Johannsens. Isoliert man nun die einzelnen Individuen und züchtet sie rein weiter, so erhält man Deszendenzlinien, innerhalb welcher Selektion, mag sie sich nun auf die durchschnittliche (d. h. durch die „Reaktionsnorm“ bedingte) Größe oder auf das Tempo der Teilungen, oder auf die Reaktionsnorm für Eintritt der Konjugation beziehen, machtlos ist, auch wenn diese Selektion durch Hunderte von Teilungsfolgen fortgesetzt wird. In seiner oben zitierten Publikation sagt Johannsen (S. 137): „Here I also may recall the brilliant experiments of H. S. Jennings with *Paramecium*, experiments which have been carried out quite independently of my own researches and which have been of great importance for the propagation and support of the genotype-conception. The bearing of these experiments has been attacked on the ground that the *Paramecium* multiply asexually; but the matter seems to me of no importance in the present case. The experience that pure-line breeding of plants and pure-strain cultures of micro-organisms, in full agreement, demonstrate the non-adequacy of selection as a genotype-shifting factor, is a circumstance of the greatest interest.“

Wenn Johannsen in dieser Auslassung die Ansicht vertritt, daß die ungeschlechtliche Vermehrung von *Paramecium* für die

¹⁾ H. S. Jennings, *Heredity, Variation and Evolution in Protozoa*. II. Proc. American Philosoph. Soc. Vol. 47, Nr. 190, 1908. Vgl. ferner desselben Autors Aufsätze in *American Naturalist*, Vol. 43, Nr. 510, 1909, Vol. 44, March 1910 und Vol. 45, Februar 1911.

Beurteilung dieses Falles ohne Bedeutung sei, so ist das soweit richtig, als man nur die biometrische Seite der Frage ins Auge faßt. Für die uns hier interessierende Seite der Frage aber und das Vererbungsproblem im allgemeinen ist dieser Umstand nicht gleichgültig sondern von weittragender Bedeutung.

Eine durch bloße Teilungen eines Stammorganismus entstandene Paramaeciumkolonie entspricht durchaus einer auf rein vegetativem Wege (Ausläufer, Zerschneidung, Brutknospen) erzeugten Pflanzenkultur. Die so entstandenen Individuen sind bloße Bruchstücke eines und desselben Individuums, wobei das charakteristische ist, daß bei dieser Vermehrungsart jeder Gegensatz von Soma und Keimzelle fortfällt und sich alles hier lediglich am Soma abspielt.

Was lehren uns also die Zuchtexperimente von Jennings? Sie sagen uns, daß bei Paramaecium die Mehrzahl (nicht alle) der morphologischen und physiologischen Modifikationen, die durch Milieureize erzeugt werden, keine bleibende Veränderung in der reizbaren Substanz des Geschöpfes, keine Engramme hinterlassen, und daß sich auch durch hundertfältige Wiederholung der so beschaffenen Reize keine Engramme erzielen lassen. Diese Feststellung ist an sich wichtig genug, aber sie bezieht sich gar nicht auf eine Folge von verschiedenen Generationen in dem Sinne, den wir sonst dem Begriff Generation beizulegen gewohnt sind. Es gibt in einer solchen Zucht keine Eltern, Kinder, Enkel usw., weil jede frühere Teilungsphase restlos in der späteren aufgegangen ist, und im Laufe der hundertfältigen Teilungen, die zwischen eventuellen Kopulationen liegen können, keinerlei Verjüngungsprozesse auftreten. Eine derartige Paramaecium-Kolonie — wie übrigens auch ähnliche Zuchten von anderen lediglich durch Teilung sich fortpflanzenden Mikroorganismen, z. B. von niederen Pilzen — verhält sich mit einem Wort genau so wie ein einziger, freilich in seine zelligen Bestandteile aufgelöster Organismus. In ihre Teile zusammengefügt, würde sie durchaus dem Soma einer Pflanze oder eines Tieres entsprechen. An ihr läßt sich mithin nur die Frage der Erwerbung, bezw. Nichterwerbung von Engrammen durch das Soma, nicht aber die sich daran erst anschließende Frage nach der Mittlerrolle untersuchen, die das Soma bei dem Erwerb von Keimzellenengrammen spielt.

Dadurch geschieht aber der anderweitigen Bedeutung der von Jennings und Anderen gewonnenen Ergebnisse kein Eintrag.

Wir wissen allerdings schon lange, daß auch die reizbare Substanz des Soma keineswegs von allen Reizen, die an sich kräftig genug sind, um Reaktionen auszulösen, in ihrer Reaktionsfähigkeit¹⁾ verändert, das heißt, engraphisch beeinflusst wird. Man hätte sich aber denken können, daß in allen solchen Fällen subliminale Engramme entstehen, Veränderungen, die zu schwach sind, um sich für sich schon geltend zu machen, die aber durch häufige Wiederholung des Reizes über die Manifestationsschwelle gehoben werden könnten. Die Jenningschen und verwandte Versuche lehren uns nun, daß sich dies jedenfalls in einer Anzahl von Fällen nicht so verhält. Es scheint mir, daß man aus ihnen schließen darf, daß es eine Grenze gibt, unterhalb welcher ein Reiz, beziehungsweise eine Erregung, bei einem bestimmten Zustand der betreffenden reizbaren Substanz keine Veränderung der Reaktionsfähigkeit hervorruft, unterhalb welcher er überhaupt nicht engraphisch wirkt, und wo demzufolge eine beliebig häufige Wiederholung auch nichts an der Sachlage zu ändern vermag.

Etwas ganz entsprechendes haben, wie wir sahen, — allerdings bei viel weniger häufiger Wiederholung des Reizes — Johannsen, Tower und Andere in Bezug auf die engraphische Veränderung der Keimzellen gefunden: wenn es überhaupt nicht gelingt, durch einen Reiz eine Veränderung der Reaktionsnorm der Keimzellen, also ein Keimzellenengramm zu schaffen, so vermag auch eine verhältnißmäßig häufige Wiederholung dieser Einwirkung (*ceteris paribus*) dies nicht zu tun.

Andererseits kann es aber als festgestellt gelten, daß, wenn zu einem noch so schwachen Engramm ein neues Engramm gleicher Art hinzugefügt wird, bei der gemeinsamen Ekphorie eine gewisse Steigerung der Wirkung resultiert. Dieser Erfolg der Wiederholung eines engraphisch nicht gänzlich unwirksamen Reizes, ist sehr leicht in Bezug auf somatische Engramme²⁾ nachzuweisen. Auch für Keimzellenengramme geht sie aus vielfachen Beobachtungen hervor, z. B. denen von Kammerer über das Auf-

¹⁾ Schon in der ersten Auflage der „Mneme“ habe ich am Schluß des ersten Kapitels (S. 19, 3. Aufl. S. 14) sowie S. 33 (3. Aufl. S. 26) die engraphische Veränderung als eine Veränderung der Reaktionsfähigkeit bezeichnet.

²⁾ Vgl. bes. das 15. Kapitel meiner „mnemischen Empfindungen“, Leipzig 1909. Auch viele Erscheinungen einer von Jahr zu Jahr sich steigenden Akklimatisation, wie die z. B. Bordage, bei den nach Réunion verpflanzten Pfirsichbäumen beobachtet hat, sind in diesem Sinne zu deuten.

treten von Bruntschwien bei *Alytes* in der fünften Generation, denen von Przibram bei seinen Hitzerratten sowie der von Generation zu Generation zunehmenden Zähmheit von *Sphodromantis* und noch vielen anderen ähnlichen Tatsachen.

Hier tritt uns wieder die grundsätzliche Uebereinstimmung im engraphischen Verhalten des Soma und der Keimzelle entgegen, eine Uebereinstimmung, deren Vollständigkeit nach den verschiedensten Richtungen hin ich in der „Mneme“ nachzuweisen versucht habe. Die positiven wie die negativen Befunde gelten für Soma wie Keimzelle in gleicher Weise. Was die soeben besprochenen negativen Befunde anlangt, so gelten sie für beide aber nur, wie wir es ausgedrückt haben, „unter Umständen“. Unter anders beschaffenen Umständen aber ist das Bild durchaus verändert. Diese anders gearteten Umstände können sowohl auf der Beschaffenheit der Reize beruhen, als auch in dem besonderen Zustande begründet sein, in welchem sich die reizbare Substanz in dem Augenblick befindet, in dem sie von den Reizen getroffen wird (Zustand ihrer Sensibilität). Unter entsprechend veränderten Voraussetzungen gelingt es dann sehr wohl, zunächst das Soma, dann aber auch die Keimzellen engraphisch zu beeinflussen.

Auf die engraphische Veränderung des Soma gehe ich hier nicht näher ein, da ich diesen Gegenstand ausführlich in meinen früheren Arbeiten behandelt habe. Auch bei den oben besprochenen Zuchtversuchen von Jennings an *Paramecium* sowie bei überhaupt allen Kulturen, bei denen bloß eine Vermehrung durch Teilung stattfindet, handelt es sich, wie wir gesehen haben, lediglich um die Frage nach einer Veränderung der Reaktionsfähigkeit im Sinne einer Entstehung somatischer Engramme. Nicht nur das Ausbleiben einer solchen Entstehung, sondern auch ihr Eintritt unter bestimmten Verhältnissen wurde bei den betreffenden Versuchen beobachtet. Jennings¹⁾ fand, daß in seinen *Paramecium*kulturen unter Umständen einige wenige Individuen auftreten, die sich langsamer als der Typus teilten, und andere, die sich rascher als dieser teilten. Diese Unterschiede erhielten sich unbegrenzt in den späteren Teilungsphasen dieser Individuen. Solche „genotypische“ Veränderungen scheinen besonders nach gelegentlichen Kopulationen aufzutreten. Vielleicht ist mit der

¹⁾ H. S. Jennings, *Pure Lines in the Study of Genetics in lower Organisms*. *American Naturalist*, Vol. 45 Febr. 1911.

Kopulation oder mit der Vorbereitung zu derselben eine Sensibilisierung der reizbaren Substanz, eine „sensible Periode“ verbunden, die zur Folge hat, daß Reize, die zu einer anderen Zeit nicht engraphisch wirken, es zu dieser Zeit tun. Diese Vermutung wäre näher zu prüfen.

Aehnlich wie bei Infusorien und eigentlich noch augenfälliger liegen die Dinge bei reinen, d. h. von einem einzigen Individuum abstammenden Zuchten von Bakterien. Dies wird durch die Zuchtversuche von Hansen, Barber sowie Wolf (der übrigens nicht von der Einzelzelle ausging, aber auf anderem Wege „reine Linien“ zu erzielen suchte) bewiesen. Auch die Untersuchungen von Kowalenko und Burri weisen meiner Ansicht nach durchaus in diese Richtung, besonders wenn man im Auge behält, daß es sich um engraphische Veränderungen handelt; die man nur mit einer Engraphie des Soma, nicht aber mit einer solchen der Keimzellen der höheren Organismen vergleichen darf, was vielfach von den Autoren nicht berücksichtigt wird. Auf den sprunghaften Charakter aller dieser Veränderungen komme ich unten zurück.

Soviel über die Engraphie des Soma! Ist es nun aber auch möglich, durch Reizeinwirkung eine Induktion der Keimzellen zu erzielen, dergestalt daß in den aus ihnen entstehenden Organismen die Reaktionsfähigkeit geändert ist, ist es möglich, innerhalb der reinen Linien die genotypische Grundlage durch Reizeinwirkung zu ändern? Diese Möglichkeit wird von keinem Biologen bestritten. Das Auftreten solcher „Mutationen“ hat Johannsen selbst in seinen Zuchten reiner Linien wiederholt beobachtet. Lidforss sah in seinen Rubus-Kulturen unzweifelhafte, nicht durch Kreuzung veranlaßte Mutationen in einer Häufigkeit von 1—5 % auftreten, und ebenso sind in Svalöf Mutationen vielfach beobachtet worden. Was die Bedingungen ihres Entstehens anlangt, so ist es, wie Johannsen sagt, deutlich, „daß die Lebenslagefaktoren einen ganz wesentlichen Einfluß haben — und haben müssen“.¹⁾

Eine genauere Analyse der Entstehungsbedingungen von Mutationen findet sich in dem schönen Werk von Tower²⁾, der

¹⁾ Johannsen, Elemente der exakten Vererbungslehre, Jena 1909, S. 449.

²⁾ W. L. Tower, An Investigation on Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa. Carnegie Institution, Washington 1906.

Frucht vieljähriger Experimente, deren Resultate auch von Johannsen anerkannt werden, obwohl sie nur an Reinzuchten angestellt worden sind, nicht aber an „reinen Linien“ im strengen Sinne des Wortes, was sich durch die Natur des Untersuchungsobjektes verbot. Durch diese Versuche an verschiedenen Arten von Kartoffelkäfern (*Leptinotarsa*) hat Tower festgestellt, daß es durch gewisse kräftige Temperatur- und Feuchtigkeits- (bezw. Trockenheits-)Reize gelingt, eine engraphische Veränderung der Keimzellen, eine Mutation zu erzielen. Voraussetzung dabei ist, daß man die Reize während der „sensiblen Periode“ der Keimzellen einwirken läßt, die in die Zeit ihres Wachstums und ihrer Reifung fällt. Unter Beobachtung der entsprechenden Maßregeln gelang es Tower 70, 83, ja 100% der Keimzellen genotypisch zu verändern, das heißt in ihnen Engramme zu erzeugen, die sich in einer dauernd veränderten Reaktionsnorm der Nachkommenschaft manifestierten.

Auch anderen Experimentatoren — ich erinnere besonders an die Ergebnisse von Blaringhem und Mac Dougal auf botanischem Gebiet sowie, um nur ein zoologisches Beispiel herauszugreifen, an die berühmten Schmetterlingsversuche von Standfuß und Fischer — ist es gelungen, durch Reizwirkungen erbliche Variationen oder Mutationen, also engraphische Veränderungen der Keimzellen hervorzurufen, doch will ich auf alle diese Versuche nicht weiter eingehen, da bisher keine anderen Versuchsreihen so genau analysiert sind, wie die Towerschen, und die Grundtatsache von niemandem mehr in Abrede gestellt wird.

Das Resultat unserer Betrachtungen können wir nunmehr in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Nicht jeder Reiz, der eine Reaktion hervorruft, wirkt engraphisch, das heißt bewirkt eine bleibende Veränderung der Reaktionsfähigkeit. Über diese schon länger bekannte Tatsache hinaus wird aber durch die Unwirksamkeit der Selektion innerhalb der reinen Linien, beziehungsweise innerhalb der Zuchten von gleicher genotypischer Grundlage bewiesen, daß in vielen Fällen durch eine solche Reizeinwirkung auch nicht eine subliminale Veränderung der Reaktionsfähigkeit erzielt wird, kein subliminales Engramm, das sich etwa durch Summation mittels häufiger Wiederholung des Reizes über die Schwelle heben ließe. Dies gilt:

a) sowohl für das Ausbleiben einer engraphischen Beeinflussung des Soma. (Experimente von Jennings bei *Paramecium*, Barber und anderen bei Bakterien),

b) als auch für das Ausbleiben einer engraphischen Beeinflussung der Keimzellen. (Unwirksamkeit der Selektion in den Experimenten von Johannsen, Tower und anderen.)

Ich möchte hierzu bemerken, daß diese Sätze nur dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnis entsprechen und vorläufig noch keine absolute Geltung beanspruchen können. Eine Ausdehnung der Versuche über noch sehr viel größere Generationsreihen und eine Verschärfung der Beobachtung der Reaktionen dürfte vielleicht später einmal eine Einschränkung dieser Aussage in Bezug auf manche der in Frage stehenden Fälle notwendig machen. Ich will nicht sagen, daß ich dies für wahrscheinlich, ich will nur erwähnen, daß ich es nicht für vollkommen ausgeschlossen halte. Jedenfalls gilt natürlich für alle diejenigen Fälle, in denen die Reize engraphisch wirklich absolut unwirksam sind, sie also auch nicht die minimalste Mutation hervorrufen, der Satz, daß Selektion innerhalb der reinen Linien oder ihrer Aequivalente unwirksam und für die Bildung neuer Arten ohne Bedeutung ist. (Umso bedeutsamer ist dafür ihre aussiebende, isolierende und platzmachende Wirksamkeit innerhalb der Populationen.)

Als zweites Resultat hat sich uns ergeben:

2. In anderen Fällen beschränkt sich die Wirkung der Reize nicht auf die einmalige Hervorrufung einer Reaktion, sondern ergibt eine bleibende Veränderung der Reaktionsfähigkeit, eine engraphische Wirkung, und zwar kann sich dieselbe äußern:

a) am Soma (zahlreiche Tatsachen der Reizphysiologie, der Akklimatisation, vegetative Mutationen),

b) an den Keimzellen (vgl. die Zusammenstellung des betreffenden Tatsachenmaterials in meiner Arbeit über den „Stand der Frage“). Die Untersuchungen Towers weisen darauf hin, daß zu einer solchen Wirkung in manchen Fällen nicht nur eine besondere Stärke des Reizes sondern auch eine besondere Empfänglichkeit der Keimzellen gehört.

Zu diesen Sätzen sind wir unter Mitberücksichtigung der Ergebnisse der modernen Variationsforschung gelangt. Ist damit nun das Vorkommen einer somatogenen Vererbung bewiesen oder ist es widerlegt? Keins von beiden! Die Variationsforschung hat

uns nur in Harmonie mit der übrigen experimentellen Forschung, sowie mit sonstigen Erfahrungen gelehrt, daß nicht alle Erregungen, die eine Reaktion des Soma hervorrufen, auch engraphisch wirken, daß dazu vielmehr eine besondere Stärke des Reizes, bezw. eine besondere engraphische Empfänglichkeit der reizbaren Substanz (Sensibilisierung) gehört. Sie sagt uns aber nicht das geringste aus über den Weg, auf dem die Reize zu den Keimzellen gelangen. Führt ihr Weg sie über das Soma, müssen sie durch seine Reizpforten aufgenommen, durch seine Apparate transformiert werden, um auf die Keimzellen die entsprechenden (oft durchaus spezifischen) Wirkungen hervorzu- bringen, so ist das eine somatische Induktion, und wir haben von einer somatogenen Vererbung zu sprechen. Ist das nicht der Fall, können sie nur bei direkter Einwirkung auf die Keimzellen diese verändern, und zwar in einer dem Soma in der Regel durchaus parallelen Weise, so herrscht allein Parallelinduktion und eine somatogene Vererbung findet nicht statt.

Dies ist eine Frage für sich, auf die die Variationsforschung uns keinerlei Antwort erteilt. Physikalische und physiologische Gesichtspunkte sind bei der Lösung dieses Problems entscheidend, und sie sprechen, wie ich in einem besonderen Kapitel meiner Arbeit über den „Stand der Frage“ gezeigt habe, durchaus gegen die allgemeine Durchführbarkeit der Parallelinduktion. Auch habe ich dort gezeigt, daß Tower in seinem ausgezeichneten Werk über *Leptinotarsa* durch ein doppeltes Mißverständnis zu der Annahme gelangt ist, seine Resultate ließen sich nur durch Parallelinduktion erklären. Zur Entscheidung dieser Frage tragen sie vielmehr nicht das mindeste bei. Alle von ihm beobachteten Eigentümlichkeiten in dieser Richtung erklären sich vielmehr einerseits aus dem Vorhandensein einer sensiblen Periode der Keimzellen bei *Leptinotarsa* und andererseits aus der Unmöglichkeit für sein Objekt, auf eine zur Zeit dieser Periode vorgenommenen Reizung mit einer bestimmten somatischen Reaktion nämlich mit Aenderung der Färbung des Körpers zu antworten. Auf die Frage nach dem Wege, auf dem die Reize zu den Keimzellen gelangen, geben also weder die Towerschen Experimente noch die Ergebnisse der Variationsforschung eine Auskunft. Sie hat auf anderem Wege entschieden zu werden, und diese Entscheidung fällt, wie gesagt, durchaus zu Gunsten der somatischen Induktion.

Nur auf ein Gegenargument möchte ich zum Schlusse noch eingehen. Es lautet: Die Variationsforschung erkennt allerdings die Möglichkeit einer Aenderung der genotypischen Grundlage durch Reizwirkung an, sie leugnet nicht die Möglichkeit einer engraphischen Veränderung der Keimzellen, die sich in einer Aenderung der Reaktionsnorm der Nachkommen äußert. Aber, so wendet man ein, diese Veränderung ist eine sprungförmige und manifestiert sich in einer Sprungvariation (Mutation), sie ist keine kontinuierliche, wie man bei ihrer Entstehung durch somatische Induktion erwarten müßte.

Ist das letztere richtig? Hat man wirklich bei somatischer Induktion, d. h. bei einer durch die Leitungswege des Soma vermittelten Induktion eine kontinuierliche Beschaffenheit der sich manifestierenden Veränderung anzunehmen? Hier liegt ein grosses obwohl weitverbreitetes Mißverständnis vor, das aus einer Unklarheit über den physiologischen Vorgang der Reizwirkung überhaupt entspringt. Es ist hier nicht der Ort, diese Frage in ihrer Allgemeinheit zu behandeln; ich behalte mir dies für später vor. Hier sei nur betont, daß es in dem Wesen jeder engraphischen Reizwirkung liegt, mag sie nun das Soma oder die Keimzellen betreffen, die Reaktionsfähigkeit späteren Reizeinwirkungen gegenüber, wenn überhaupt, diskontinuierlich zu verändern.

Die Erwerbung eines jeden Engramms bedingt insofern eine sprunghafte Veränderung als die Reaktionsfähigkeit vor der Einwirkung des engraphisch wirksamen Reizes von derjenigen nach der Einwirkung staffelweise verschieden ist. In manchen Fällen sind diese Unterschiede nur „ebenmerklich“, sie stellen dann einen sehr kleinen Schritt dar; in anderen Fällen, wenn der Reiz stärker gewesen ist, ist der Unterschied ein viel größerer, statt eines ebenmerklichen Schritts liegt ein viele solcher Schritte messender Sprung vor. Dies gilt für jede engraphische Reizwirkung, also ebenso für die individuelle Erwerbung von Sinnesengrammen (Erinnerungsbildern) und für funktionelle Erwerbungen des Individuums (Phänomene der Uebung), wie für die Erwerbung von Keimzellenergrammen. Alle diese Erscheinungen erweisen sich als eine bald schritt-, bald sprunghafte Veränderung der Reaktionsfähigkeit.

Natürlich kann man je nach der Beschaffenheit des Reizes und der im Augenblick bestehenden Empfänglichkeit (Sensibilisierung) der reizbaren Substanz unter Umständen denselben oder einen sehr

ähnlichen Erfolg einmal durch eine sukzessive Anzahl kleiner oder kleinster Schritte, das anderemal durch einen einzigen großen Sprung erreichen. Auch im ersteren Falle handelt es sich aber um in ihren Manifestationen diskontinuierliche Vorgänge. Wenn Kammerer seine Feuersalamander durch Entziehung des Wasserbeckens bei jedem Gebärakt schrittweise dazu gebracht hat, vom Larvengebären zum Vollmolchgebären überzugehen, so handelt es sich, da diese große Distanz in der Veränderung der Reaktionsnorm in kleineren Etappen zerlegt worden ist, zwar nicht um einen großen Sprung, immerhin aber doch um eine Anzahl kleinerer Sprünge. Ferner ist in diesem Falle nachgewiesen, daß *pari passu* mit diesen engraphischen Veränderungen des Soma des Muttertiers auch eine entsprechende Engraphie seiner Keimzellen erfolgt. Sehr deutlich tritt auch diese sprunghafte Veränderung der Reaktionsfähigkeit bei den Alytesexperimenten Kammerers hervor, überhaupt überall da, wo man die betreffende Veränderung qualitativ und quantitativ genauer analysiert.

Es gibt Fälle, in welchen dieses ruckweise Auftreten der Veränderung dadurch verschleiert wird, daß man die Versuchsobjekte dauernd unter denselben besonderen Reizverhältnissen beläßt. Es läßt sich aber bei näherer Prüfung selbst in diesen Fällen zeigen, daß die Veränderung der Reaktionsfähigkeit, also die eigentliche Engraphie auch hier in einzelnen Etappen erfolgt. Dies zeigt sich am deutlichsten dann, wenn diese Aenderung sich von Generation zu Generation verstärkt. So treten z. B. die Hitzemerkmale bei den Hitzerratten Przibrans erst in der vierten Generation deutlich hervor, und derselbe Autor beobachtete eine von Generation zu Generation sich verstärkende Zähmheit bei in der Gefangenschaft gehaltenen, Selektionsprozessen nicht unterworfenen *Sphodromantis*.

Es liegt demnach in der Natur der Sache, daß jede Engraphie stoßweise zu Stande kommt, und daß je nach der Größe dieser Stöße die manifestierenden Reaktionen größere oder kleinere, unter Umständen sehr kleine Sprünge darstellen. Dies gilt für die Manifestationen jeglicher Induktion, nicht etwa bloß für die typischen Sprungvariationen, von denen Johannsen (a. a. O. 1911, S. 158) sagt: „*Natura facit saltus*“. In Wirklichkeit wird natürlich in keinem Falle die Kontinuität des Naturgeschehens unterbrochen, und eine größere oder geringere Diskontinuität zeigt sich nur unter der Voraussetzung, daß man den Zustand vor der Reizein-

wirkung mit demjenigen nach derselben vergleicht. Aber dann zeigt sie sich eben stets und ist nur graduell abgestuft, und soviel ist sicher, daß die Größe des Sprunges einer erblichen Variation (also einer veränderten Reaktionsnorm der Keimzellen) sich in keiner Weise als Gegenbeweis gegen ihre Entstehung durch somatische Induktion verwerten läßt. Erfolgt doch auch, wie wir gesehen haben, die Aenderung der Reaktionsfähigkeit des Soma, wenn man den Zustand vor mit dem nach der Reizeinwirkung vergleicht, stets in größeren oder kleineren Sprüngen.

Die Abneigung vieler Autoren, deren Ausgangspunkt die Bastard- und Variationsforschung bildet, gegen die Anerkennung einer somatischen Induktion beruht im wesentlichen darauf, daß vielfach über die physiologischen Bedingungen derselben noch ganz verschwommene Vorstellungen herrschen, daß man sich über die verschiedenen Unterarten dieser Induktion, die wir oben (S. 243) unterschieden haben, nicht klar ist und sich vorstellt, unter somatischer Induktion sei ein mysteriöser Einfluß zu verstehen, den das bloße Vorhandensein eines körperlichen Merkmals, gleichviel welcher Beschaffenheit, auf die Keimzellen ausüben müsse. So entwickelt sich das uns zu Unrecht zugeschriebene Gebilde einer „transmission-conception“¹⁾, die angeblich eine Übertragung der „persönlichen Qualitäten“ der Vorfahren auf die Nachkommen verfechten soll. Dies ist eine durchaus irreführende Darstellung, soweit sie sich gegen diejenigen richtet, die die Möglichkeit einer somatischen Induktion der Keimzellen annehmen. Letztere Forscher stehen in dieser Beziehung auf genau derselben Grundlage wie Johannsen, nämlich daß „the qualities of both ancestor and descendant are in quite the same manner determined by the nature of the sexual substances — i. e. the gametes — from which they have developed.“ Diese bestimmende Natur der Gameten bezeichnet Johannsen als ihre genotypische Grundlage, und dieser Begriff bezeichnet im Grunde genau dasselbe, was ich den ererbten Engrammschatz genannt habe. Dieser ererbte Engrammschatz, diese genotypische Grundlage wird eben von Generation zu Generation weitergegeben. Über diesen Punkt herrscht schlechterdings keine Verschiedenheit der Meinungen, höchstens eine solche der Bezeichnungen und hierüber sollte man sich in erster Linie klar

¹⁾ Vgl. Johannsen a. a. O. 1911, S. 130.

werden, um den wahren Differenzpunkt umso schärfer aufzufassen.

Keine Meinungsverschiedenheit herrscht ferner über die Möglichkeit einer Aenderung der genotypischen Grundlage durch Reizwirkung. Eine solche Möglichkeit wird, wie schon oben erwähnt, auch von Johannsen uneingeschränkt zugegeben.

Worüber allein ein Streit herrscht, ist die Frage, ob Reize, um eine genotypische Veränderung hervorzubringen oder, um meine Ausdrucksweise anzuwenden, um engraphisch auf die Keimzellen zu wirken, dieselben direkt treffen müssen, oder ob auch durch die Reizporten des Soma aufgenommene und dadurch energetisch transformierte Reize dies vermögen, ob mit einem Wort nur elementare Energie und nicht auch Erregungsenergie eine Induktion der Keimzellen herbeizuführen vermag. Dies und nichts anderes ist der Kern der Meinungsverschiedenheit.

Wenn man sich auf eine statistische Behandlung des Vererbungsproblems beschränkt, kommt man nicht zu einer hinreichend scharfen Formulierung dieser Frage, die eine reizphysiologische ist und nur vom reizphysiologischen Standpunkt aus geprüft und entschieden werden kann. Für somatische Induktion kommen, wie wir gesehen haben, folgende Möglichkeiten in Betracht: 1. eventuelle Induktion durch morphogene Erregungen, bedingt durch das bloße Vorhandensein bezw. durch die ontogenetische Entwicklung eines Teiles; 2. durch funktionelle Erregungen, bedingt durch die Funktion eines Teiles (bezw. das dauernde Ausbleiben einer Funktion); 3. durch Erregungen, welche durch äußere Reize ausgelöst werden.

Daß die morphogenen Erregungen an sich in der großen Mehrzahl der Fälle nicht kräftig genug sind, um eine somatische Induktion der Keimzellen zu bewirken, wird durch den negativen Ausfall der Selektion innerhalb der reinen Linien und ihrer Äquivalente und wird ferner durch den negativen Ausfall vieler bisher angestellter Transplantationsversuche bewiesen. Wie weit man hier aber generalisieren darf, bleibt angesichts der Ausdehnung der meisten jener Selektionsversuche auf verhältnismäßig nur kleine Reihen von Generationen, ferner angesichts der Unstimmigkeit einiger der bisherigen Ergebnisse der Bastard- und Variationsforschung und endlich angesichts einiger positiver Resul-

tate der Transplantation¹⁾ abzuwarten. Ich möchte mich hier vorläufig eines Urteils enthalten.

Ganz anders aber liegen die Dinge in bezug auf die Frage nach der Induktion durch funktionelle Erregungen und solche, die durch äußere Reize ausgelöst werden. Daß äußere Reize die genotypische Grundlage verändern können, ist eine feststehende, von niemandem bestrittene Tatsache. Ob die Reize dabei direkt als elementare Energien wirken, oder aber, durch die Reizpforten des Soma aufgenommen, zu Erregungsenergien transformiert werden, darüber sagen, wie wir gesehen haben, weder die Ergebnisse der Variationsforschung noch auch die Leptinotarsaexperimente Towers das geringste aus. Hier sind physikalische und physiologische Kriterien maßgebend und sie entscheiden auf Grund einer Fülle von im letzten Jahrzehnt bekannt gewordenen Tatsachen für das Vorkommen von somatischer Induktion. Rein funktionelle Erregungen unterscheiden sich allem Anschein nach in dieser Beziehung nur graduell von durch äußere Reize ausgelösten Erregungen. Für beide aber ist es Grundbedingung, um eine genotypische Veränderung, eine Engraphie der Keimzellen hervorzubringen, daß die letzteren sich in einem hinreichend sensiblen Zustand befinden.

Die auf diesem Wege hervorgebrachte Veränderung der genotypischen Grundlage ist, wie dies für jede engraphische Veränderung gilt, eine sprunghafte. Jedes fertige Engramm, mag es nun Soma oder Keimzellen betreffen, stellt sich als eine diskontinuierliche Veränderung der Reaktionsfähigkeit dar. Bei seiner Schaffung findet natürlich keine Unterbrechung der Kontinuität des Naturgeschehens statt. Wie ich in der „Mneme“ und ihrer ersten Fortsetzung gezeigt habe, vollzieht sich auch die rein somatische Engraphie nur in Sprüngen, das heißt, die Wiederholung desselben Reizes, selbst die Wiederholung einer funktionellen Erregung (Übung) bewirkt kein „Ausschleifen der Bahnen“, sondern erzeugt nachgewiesenermaßen jedesmal neue, anders determinierte Engramme. In dieser Beziehung wie in jeder anderen herrschen für die engraphische Veränderung des Soma und der Keimzellen dieselben Gesetze.

¹⁾ Vgl. Kammerer, Mendelsche Regeln und Vererbung erworbener Eigenschaften. Verhdlg. d. naturf. Vereines in Brünn, 49. Bd. 1911. S. 14. In der Deutung seiner Befunde läßt Kammerer die größte Vorsicht walten und hält auch die Möglichkeit einer anderen Deutung offen (vgl. S. 15, 16).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [49](#)

Autor(en)/Author(s): Semon Richard Wolfgang

Artikel/Article: [Die somatogene Vererbung im Lichte der Bastard- und Variationsforschung 241-265](#)