

Über die Möglichkeit einer chemischen Deutung der Bastardbildung und Mendelspaltung.

Von

J. AEBLY.

(Als Manuskript eingegangen am 27. November 1923.)

Die Aufgabe, die ich mir gestellt habe, zerfällt in zwei Teile. Im ersten, mathematisch-kritischen Teil, werden die mathematischen Grundlagen der MENDELSCHEN Theorie geprüft. Es wird dabei unter Verzicht auf strenge Beweise möglichst anschaulich nachgewiesen, dass die Reduktion aller möglichen Fälle auf die ursprüngliche Mendelsche Auffassung, unter Zuhilfenahme einer Reihe von einander oft widersprechender Annahmen, im Grunde einen rein formalen mathematischen Näherungsprozess darstellt, den man als Urnenschema mit Regulationsmechanismen auffassen kann.

Der zweite Teil stellt den Versuch dar, die Annahme der stofflichen Natur der Vererbungsträger auf ihre Konsequenzen zu prüfen und in Anlehnung an die chemische Reaktionskinetik eine Hypothese der Vererbung zu entwickeln, die die gesicherten Ergebnisse der experimentellen Vererbungsforschung zu erklären vermag.

I. Mathematische Kritik des Mendelismus.

Es ist unbestreitbar, dass die Vererbungslehre seit der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze ausserordentliche Fortschritte gemacht hat. Die Möglichkeit, fast alle Vererbungsvorgänge in Mendelschem Sinne zu deuten, hat indessen die Tatsache etwas verdunkelt, dass diese Möglichkeit in sehr vielen Fällen nur auf Grund von Zusatzhypothesen möglich war, die mit den grundlegenden Anschauungen Mendels in Widerspruch stehen. Schon die Annahme einer Koppelung und Abstossung von Faktoren, von den später aufgetauchten Hypothesen ganz zu schweigen, stellt einen Schritt dar, der nicht unbedenklicher Natur ist. Hat man damit doch den Weg beschritten, der mit dem in der Wahrscheinlichkeitsrechnung gebräuchlichen Verfahren der Darstellung „zufälliger“ Ereignisse formal völlig übereinstimmt. Man darf sich dabei durch die Bezeichnung „zufällig“

nicht beirren lassen und denken, dass die Wahrscheinlichkeitsrechnung nur auf solche Ereignisse anwendbar sei, die zufällig in des Wortes engster Bedeutung sind, noch auch davon, dass es nicht möglich ist, in den Lehrbüchern der Wahrscheinlichkeitsrechnung ein Urnenschema zu finden, das als Grundlage der mathematischen Theorie des Mendelismus, wie sie in den Lehrbüchern der Vererbungslehre dargestellt wird, aufgefasst werden kann.

Die Mendelsche Theorie stellt wahrscheinlichkeitstheoretisch etwas Neues dar, indem ausser dem reinen Zufall, der in den verschiedenen Urnenschemata zur Symbolisierung unabhängiger und abhängiger (verbundener) Wahrscheinlichkeiten zur Wirkung kommt, noch gewisse ordnende Vorgänge angenommen werden, die ich oben als Regulationsmechanismen bezeichnet habe.

Der einfachste Fall eines Monohybridismus stellt sich in seinen beiden Phasen $AA \times aa = 2 Aa$ und $2 Aa \times Aa = AA + 2 Aa + aa$ folgendermassen dar:

Den Eltern AA und aa entspreche je eine Urne (I und II) die schwarze (AA) bzw. weisse (aa) Kugeln enthalten. Aus jeder Urne wird ein Zug gemacht, worauf die so gezogene schwarze und weisse Kugel verbunden und in eine dritte Urne (III) gelegt wird, die den Bastard Aa darstellt.

Nun tritt der der Mendelspaltung entsprechende Regulationsmechanismus in Tätigkeit, der darin besteht, dass die Kugeln getrennt werden und in eine zweifächerige mit III verbundene Urne (IIIa) wandern, die in jedem Fach nur Kugeln einer Farbe enthält.

Der Kreuzung $Aa \times Aa$ entspricht ein zweimaliger Zug aus IIIa, der als mögliche und gleich wahrscheinliche Resultate die Kombinationen $AA Aa aA aa$ ergibt, so dass man bei einer hinreichend grossen Anzahl von Ziehungen als Verhältnis $AA : Aa : aa = 1 : 2 : 1$ erhält, da $Aa = aA$ ist. Der Kreuzung $AA \times Aa$ entspricht je ein Zug aus I und IIIa, mit dem Resultat $AA : Aa = 1 : 1$. Der Kreuzung $aa \times Aa$ je ein Zug aus II und IIIa mit dem Resultat $Aa : aa = 1 : 1$.

Aus diesem Schema lässt sich auch die Konstanz der Verhältniszahlen der Typen $AA : Aa : aa$ von F_2 an bei Panmixie leicht ableiten: Jede Kreuzung kann auch dargestellt werden durch zwei Züge aus der Urne IIIa.

Polyhybridismus mit freier Kombinierbarkeit der Faktoren ist nur eine Kombination von Wiederholungen des eben beschriebenen Schemas. Anders die Fälle mit Koppelung resp. Abstossung von Faktoren. Durch diese Annahmen wird das Urnenschema komplizierter, da das Resultat einer Ziehung in irgend einer Weise von dem Resultat der frühern

Ziehungen abhängt. Da diese Abhängigkeit in den allerverschiedensten Formen zum Ausdruck kommt, ist die Möglichkeit der Kombinationen unbegrenzt. Während die Theorie der unabhängigen Ereignisse schon sehr weit entwickelt ist, befindet sich die Theorie der abhängigen Ereignisse noch sehr im Rückstand, weil sich eine ganz allgemeine Theorie nicht geben lässt. Man muss sich damit begnügen, für spezielle Fälle abhängiger Wahrscheinlichkeiten Schemata aufzustellen.

Im Grunde genommen ist daher das Problem der Auffindung der genotypischen Formeln eines Kreuzungsergebnisses, das sich bisher nach den Aussagen kompetenter Vererbungsforscher immer als möglich erwiesen hat, durchaus kein Beweis für die materielle Richtigkeit der zugrundegelegten Hypothesen, sondern lediglich ein Beweis für die Leistungsfähigkeit mathematischer Näherungsverfahren im allgemeinen und des Urnenschemas im besondern. Die heutige Vererbungslehre ist ihrem innersten Wesen nach, darüber möge man sich keinen Illusionen hingeben, durchaus mathematische Statistik. Es ist eine jedem Mathematiker geläufige Tatsache, dass nicht nur analytische Funktionen durch andere näherungsweise ersetzt werden können, sondern selbst ganz willkürlich gegebene Funktionen, wie z. B. die Verteilung verschiedener Typen in einer Population. Handelt es sich nur um die Darstellung der tatsächlichen Verhältnisse, so ist das Resultat einer solchen Operation irgend eine der möglichen „Verteilungskurven“ unter denen die normale Fehlerkurve eine gewisse Rolle spielt. Das ist das Problem, das von PEARSON und seiner Schule im Laufe der Jahre ausserordentlich gefördert wurde.

Das Problem, eine gegebene Verteilung auf ein Urnenschema zurückzuführen, lässt im allgemeinen viele Lösungen zu¹⁾. Der Mendelismus unterscheidet sich nun von der „rein“ statistischen Lösung, wie sie die Pearsonsche Schule erstrebt, nicht dadurch, dass er im Gegensatz zu dieser ein „richtiges“ Bild der tatsächlichen Verhältnisse liefert, wie man glauben konnte, solange man es nur mit einfachen Verhältnissen zu tun hatte, die dem klassischen Mendelschema entsprachen, sondern dadurch, dass er unter den möglichen Lösungen diejenige wählt, die eine funktionelle Abhängigkeit der Kreuzungsergebnisse von dem Ausgangsmaterial ergibt. Die einzelnen mendelnden Eigenschaften der Eltern werden dabei durch ein Urnensystem dargestellt, in dem die Ziehungen so zu erfolgen haben, dass das vorvorliegende Kreuzungsergebnis als wahrscheinlichste Kombination erscheint.

¹⁾ Vergl. E. BOREL, Théorie des Probabilités, 2. Aufl.: Schéma des urnes, pag. 167 ff.

Es ist mir bis jetzt trotz mehrerer diesbez. Versuche nicht gelungen, eine allgemeine und strenge mathematische Theorie der „Mendelschen Approximationen“ zu geben, wie man das Verfahren nennen könnte. Dass aber eine solche im Prinzip möglich sein muss, geht aus folgenden Überlegungen hervor:

1. Der nachgewiesenen Zurückführbarkeit des einfachsten Falles der monohybriden Kreuzung und Spaltung auf ein Urnenschema unabhängiger Wahrscheinlichkeiten.

2. Der durch die Vererbungsforscher praktisch nachgewiesenen Möglichkeit der Reduktion fast sämtlicher Fälle auf das grundlegende Mendelschema unter Zuhilfenahme einer zum voraus nicht bestimmten Zahl von Genen, sowie Annahmen über nicht freie Kombinierbarkeit der Gene u. a. m., die sich wahrscheinlichkeitstheoretisch als verbundene Wahrscheinlichkeiten darstellen.

Dabei kommt in Betracht, dass die Genauigkeit der Darstellung, namentlich wenn man die gesamte Verteilung und nicht einzelne daraus durch mehr oder weniger willkürliche Gruppierungen zusammengefasste Verteilungen ins Auge fasst, durchaus nicht immer den Anforderungen an Genauigkeit entspricht, die man zu stellen berechtigt ist. Ja sogar die allererste Forderung, dass die Zahlen sich bei mehrfacher Wiederholung desselben Experiments auch wirklich so verhalten, wie sich mit einer konstanten apriorischen Wahrscheinlichkeit verträgt, ist, von einzelnen Ausnahmefällen abgesehen, nicht bewiesen. Für die klassischen Erbsenversuche Mendels ist zwar von spätern Forschern der Nachweis der Konstanz an einem sehr grossen Material geliefert worden. Die Grösse bezieht sich aber nur auf die Zahl der Individuen, die in den einzelnen Versuchen auftraten, während die Zahl der Versuchsserien sehr beschränkt ist. Was die komplizierteren Kreuzungen betrifft, so ist die Zahl der Versuchsserien oft auf eine einzige beschränkt, wobei man sich damit begnügte, post festum eine passende Verteilung zu finden und die gefundenen Formeln durch weitere Kreuzungen zu „bestätigen“. Selbst JOHANNSEN, der exakteste unter den Vererbungsforschern, bringt in seinem ganzen Buch über exakte Erblchkeitslehre keine einzige Prüfung, die sich auf die Zuverlässigkeit der gesamten theoretischen Verteilung bezieht. Dagegen bringt er u. a. zwei Beispiele, eines betr. eine Antirrhinum-Kreuzung BAUERS, das er als schönes Beispiel der freien Kombinierbarkeit von „Merkmalen“ bezeichnet und eines von BATESON und PUNNET, das sich auf eine sehr grosse Zahl von Exemplaren stützt²⁾.

²⁾ JOHANNSEN, Elem. d. exakten Erblchkeitslehre, 2. Aufl. pag. 501 u. 521 ff.

Dabei zeigt das erstgenannte schon ohne weiteres so grosse Abweichungen von den erwartungsmässigen Werten, wie sie auch bei den kleinen Zahlen nicht vorkommen sollten, bes. wenn die Formel wie JOHANNSEN betont, „ganz unzweideutig“ ist. Das zweitgenannte Beispiel ergibt für die Gesamtabweichung³⁾ der gefundenen von der theoretischen Verteilung einen Betrag, der über das Fünffache des mittleren Fehlers hinausgeht, was auch dann als unzulässig angenommen werden muss, wenn man nicht die etwas naive Vorstellung vieler Vererbungsforscher teilt, dass der dreifache mittlere Fehler die Grenze zwischen zufälligen und wesentlichen Abweichungen bilde, was selbstverständlich nur unter totaler Verkennung des Wesens der Wahrscheinlichkeitsrechnung möglich ist.

Von HERZ⁴⁾ (Wien) ist kürzlich ein Artikel erschienen, der eine ganze Reihe schwerwiegender Widersprüche anführt, die dem Mendelismus vorgeworfen werden können und zwar, im Gegensatz zu den hier gemachten, solche materieller Natur. Die erwähnte Arbeit war der Grund, der mich bewog, meine chemische Hypothese über die Natur der Vererbung zu publizieren, die, wie ich glaube, die Vorgänge zwangloser erklärt und die ich nunmehr entwickeln werde.

2. Deutung der Bastardbildung und Mendelspaltung als reversibler chem. Vorgänge.

Nachdem in 1. gezeigt worden ist, dass die Mendelsche Darstellung der Kreuzungsergebnisse durchaus nichts für die Vererbung Charakteristisches ist, sondern nur ein, allerdings in der Wahrscheinlichkeitsrechnung nicht gebrauchtes Urnschema darstellt, muss man sich fragen, ob es überhaupt einen Sinn hat, alle Fälle auf den klassischen Mendelschen Fall zu reduzieren. Ist wirklich dieser als Norm gewählte Fall in Wirklichkeit das, was die Ellipse für die Planetenbahnen, so dass alle andern von dem klassischen Verhältnis abweichenden Zahlen als „Störungen“ betrachtet werden können? Oder muss man nicht vielmehr nach einem Erklärungsprinzip suchen, aus dem sämtliche Fälle koordiniert fliessen, ohne dass der historisch an der Basis der Vererbungslehre stehende Fall diese Vorzugsstellung auch in der Erklärung beibehalten könnte?

Die Frage kann bei reiflicher Überlegung wohl nur bejaht werden.

³⁾ Berechnet nach dem „Schema B“ von v. BORTKIEWICZ. Das Verfahren ist von PEARSON als „goodness of fit“-Probe vorgeschlagen worden, stammt aber, wie v. B. nachweist, von R. HELMERT. (L. v. BORTKIEWICZ: Die Iterationen. Berlin J. Springer 1917, pag. 62 ff.).

⁴⁾ Experimentelle Vererbungslehre. „Die Naturwissenschaft“ No. 41, 1923.

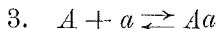
Dass man sie nicht schon lange gestellt hat, liegt m. E. nur daran, dass man geglaubt hat, in den Mendelschen Formeln eine, wenn auch noch so schwache Analogie zu den chemischen Strukturformeln zu haben, während es tatsächlich nur statistische Formeln sind. In zweiter Linie mag auch der Umstand dazu beigetragen haben, dass man keine Hypothese zur Hand hatte, die das Geforderte geleistet hätte. Tatsächlich ist aber eine solche Auffassung möglich, die die Vorgänge auf chemische Reaktionen zurückführt, wenn es auch noch nicht möglich ist, den einzelnen Fall so zu behandeln, wie der Chemiker es wünschen möchte.

Um die Überlegungen nicht zu abstrakt zu machen, will ich von einem konkreten fiktiven Beispiel ausgehen und zwar von einer chemisch interpretierten Bastardierung und Mendelspaltung, an der die hauptsächlichsten Punkte erörtert werden sollen.

Nehmen wir als Ausgangspunkt den einfachsten Fall einer monohybriden Kreuzung von AA und aa , so haben wir



Ziehen wir die beiden Gleichungen in eine einzige zusammen, so ergibt die Gleichung von links nach rechts gelesen den Vorgang bei der Vereinigung der Gameten, von rechts nach links gelesen den Vorgang bei der Keimzellenbildung.



Gleichung 3 stellt aber chemisch interpretiert nichts anderes dar als einen reversibeln chemischen Vorgang. Wir hätten demnach im Sinne der noch zu machenden Bedingungen als Grundlage der Vererbung ein System von chemischen Reaktionen, die in der Zygote in einem Sinne, bei der Keimzellenbildung im entgegengesetzten Sinne verlaufen.

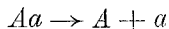
Für das Verständnis dieser Auffassung sind aber noch einige Umstände von grosser Wichtigkeit. Die Reaktion 3 verläuft nämlich nicht vollständig von links nach rechts, da Aa sobald es gebildet, wiederum in A und a zerfällt. Es wird also in jedem Augenblick sowohl Aa aus A und a gebildet, als auch A und a aus Aa durch „Zerfall“. Die Gleichung „verläuft von links nach rechts“ oder „von rechts nach links“, je nachdem die Bildung von Aa oder der Zerfall von Aa überwiegt. Geht man von A und a aus, so verläuft die Gleichung zuerst von links nach rechts, wobei aber die in der Zeiteinheit gebildete Menge Aa immer kleiner wird, während umgekehrt die Bildung von A und a aus Aa immer mehr zunimmt. In einem bestimmten Moment wird ebensoviele Aa aus A und a gebildet, wie andererseits Aa

zerfällt. Die Zusammensetzung des Reaktionsgemisches ändert sich nicht und wir haben einen von der Zeit unabhängigen, d. h. einen Gleichgewichtszustand, den wir kurz als chemisches Gleichgewicht bezeichnen. Im Gleichgewicht stehen die Mengen der verschiedenen Stoffe in einem Reaktionsgemisch in einem ganz bestimmten Verhältnis. Das Gleichgewicht ist für ein bestimmtes chemisch-physikalisches System durch eine einzige Grösse, die Gleichgewichtskonstante K charakterisiert, wobei die Konstante ihrerseits allerdings von Temperatur, Druck usw. abhängig ist. Man kommt dabei zum selben Gleichgewichtszustand, ob man von den Stoffen auf der rechten oder linken Seite der Gleichung ausgeht, falls man entsprechende Mengen nimmt.

Die durch eine bestimmte Gleichgewichtskonstante charakterisierte unvollständige Reaktion kann nun aber unter gewissen Bedingungen, die man kurz als „Störung des Gleichgewichtes“ bezeichnet, zum vollständigen Ablauf gebracht werden, sei es im einen oder andern Sinne; nämlich dann, wenn man auf irgendeine Weise verhindert, dass die dem gewünschten Verlaufe entgegengesetzte Reaktion eintritt.

Wenden wir diese Erkenntnis auf die uns beschäftigende Frage an, so ergibt sich, dass das Resultat der Bastardierung die Formel $(A + Aa + a)$ oder, in Anlehnung an die Mendelsche Schreibweise die Formel $(AA + Aa + aa)$ haben muss, wobei $AA : Aa : aa$ gleich $(1 - x) : x : (1 - x)$ ist. Der Wert von x kann dabei, je nach der Vollständigkeit der Reaktion alle Werte von $0 - 1$ haben. Im Sinne der Mendelschen Auffassung müsste $x = 1$ sein, d. h. wir hätten lauter Aa und keine AA und Aa mehr, eine Annahme, die nach der chemischen Auffassung als ganz extremer Fall zu bezeichnen ist.

Gehen wir nunmehr zur Spaltung der Gene über, so haben wir nach der chemischen Auffassung zu schreiben:



Diese Reaktion ist, wie wir annahmen, unvollständig, d. h. wir müssten auch in den Keimzellen ausser den reinen Gameten A und a noch Aa haben, was für die Erklärung der Kreuzungsversuche gewisse neue Hypothesen bedingen würde. Wir können aber ohne weiteres annehmen, dass das Gleichgewicht gestört wird, indem die A und a nach ihrer Bildung abwandern und sich nicht mehr an der Reaktion beteiligen, wodurch die Reaktion vollständig im Sinne der Spaltung verläuft, so dass wir schliesslich nur noch „reine Gameten“ A und a hätten.

Damit hätten wir die Grundlagen für eine chemische Auffassung

des Vererbungsprozesses festgelegt. Ich habe dabei die Sache so dargestellt, als ob ich die Gene als chemische Substanzen auffasste. Das stimmt indes nicht ganz. Die obige Darstellung wurde nur deshalb gewählt, um von einem konkreten Beispiel ausgehend die Grundlagen für das Verständnis der für den Biologen etwas abliegenden chemischen Reaktionskinetik zu erleichtern.

Bevor wir weitergehen, ist es aber dringend nötig, klare Begriffe zu schaffen und vor allem einige grundsätzliche Fragen zu erörtern.

Die oben gemachte Annahme, dass der Bastardierung und Mendelspaltung die beiden Verlaufsrichtungen eines chemischen Vorganges entsprechen, erscheint bis jetzt als plausible Annahme, ohne dass ihr irgend eine innere Notwendigkeit zukäme. Dem ist aber durchaus nicht so. Es lässt sich im Gegenteil zeigen, dass, falls man überhaupt als Träger der Vererbung Stoffe voraussetzt, die oben dargestellte Auffassung unabwendbar ist. Treten die beiden Gameten zusammen, so muss sich notwendigerweise als Resultat der Verschmelzung der Erbmassen ein chemischer Prozess abspielen, falls zwischen den Stoffen ein chemisches Potentialgefälle besteht, was bei verschiedenen Stoffen fast immer der Fall sein wird, besonders wenn es sich um leicht reagierende Stoffe handelt, wie wir solche als Grundlage des Lebensprozesses annehmen müssen. Als solche Stoffe kommen vor allem Eiweißstoffe in Betracht, die als hochkompliziert gekettete Aminosäuren sehr leicht reagierende COOH , NH_2 u. a. Gruppen haben. Gerade diese komplizierten Eiweißstoffe werden eine Menge von Reaktionen untereinander eingehen, bis das für die massgebenden Verhältnisse charakteristische chemische Gleichgewicht erreicht ist. Wir dürfen aus Analogie mit besser bekannten Vorgängen annehmen, dass sich diese Reaktionen unter dem Einflusse von Enzymen vollziehen, die in der Tat imstande sind, eine durch sie beeinflusste Reaktion je nach den Ausgangsprodukten im einen oder andern Sinne bis zum Gleichgewichtszustand verlaufen zu machen. Man könnte ja einwenden, dass diese Gesetze bis jetzt nur an ziemlich einfachen Vorgängen bestätigt worden sind, vor allem in nicht kolloiden Lösungen und dass in dem hochkolloiden Milieu der Zellen sich die Sache vielleicht doch anders verhalten könnte. Es ist aber das Gesetz des chemischen Gleichgewichts, der Reversibilität von unvollständig verlaufenden Prozessen ein so fundamentales Gesetz der physikalischen Chemie, dass man sich jedenfalls äusserst schwer dazu entschliessen würde, dasselbe aufzugeben. Denn, dass schliesslich in einem auch noch so komplizierten Milieu aus einem bestimmten Ausgangssystem unter ganz bestimmten Bedingungen verschiedene Stoffe, oder zwar dieselben Stoffe,

aber in von Fall zu Fall wechselnder Menge entstehen könnten, ist eine Annahme, für die wir bis jetzt auch nicht die leiseste Berechtigung haben und die doch auch ganz andere Konsequenzen hätte als eine Reihe von Hypothesen des Neomendelismus. Man muss dabei natürlich die Definition des „Systems“ richtig fassen und sich darüber klar sein, dass dazu nicht nur die Erbsubstanzen im engeren Sinne zu gehören brauchen, sondern dass sich event. auch das übrige Plasma an den Reaktionen beteiligen könnte, so dass hierin die Möglichkeit läge, gewisse Anomalien zu erklären. Im übrigen aber wird man sagen müssen, dass es sich, so wie die Dinge jetzt stehen, weniger darum handelt, alle möglichen Ausnahmefälle in Betracht zu ziehen, als die prinzipielle Berechtigung der erwähnten Auffassung als gegeben hinzustellen, so dass die Abweisung dieser Betrachtungsart, insbesondere soweit sie sich auf fundamentale chemische Gesetze stützt, begründet werden muss.

Man kommt somit zu ungefähr folgenden Vorstellungen:

Die Träger der Vererbung sind hochkomplizierte Stoffe, wahrscheinlich Eiweißstoffe, wobei einer gewissen „Formel“ gewisse somatische (ev. auch psychische) Eigenschaften zukommen in ähnlichem Sinne, wie man, wenigstens prinzipiell, die chemischen und physikalischen Eigenschaften einer Substanz als mit ihrer chemischen Struktur zusammenhängend sich vorstellt.

„Gleichrassig“ sind dann im Sinne dieser Auffassung nur Individuen, denen die gleiche Raumformel zukommt, während Gleichheit der Strukturformel noch nicht als Gleichheit bezeichnet werden dürfte. Eine Bastardbildung tritt immer ein, wenn zwei Gameten nicht absolut identische Formeln haben, was im chemischen Sinne wohl überhaupt nie der Fall sein dürfte, auch bei den reinen Linien und Klonen nicht.

Bei der Verschmelzung der Gameten treten nun alle die möglichen chemischen Reaktionen ein bis zur Erreichung des Gleichgewichts. Der Bastard ist dann charakterisiert durch die Zusammensetzung des Reaktionsgemisches. Je nach den Umständen kann die Reaktion sehr weit von links nach rechts verlaufen, so dass von den reinen elterlichen Erbstoffen so gut wie nichts mehr vorhanden ist, oder es können neben den neuen Stoffen, die als chemische Verbindungen der Elternerbstoffe angesehen werden müssen, die elterlichen Erbstoffe noch in mehr oder weniger beträchtlicher Menge vorhanden sein. Dominanz und intermediäres Verhalten der Bastarde finden so eine sehr einfache Erklärung, ebenso die Koppelung und Abstossung der Gene. Letzteres z. B. durch die Annahme, dass die für die be-

treffenden Eigenschaften massgebenden Stoffe oder Gruppen innerhalb eines bestimmten Systems nur in bestimmter Menge nebeneinander existieren können (Analogon zum Löslichkeitsprodukt) oder dass die Gruppen miteinander reagieren etc. Bei der Koppelung handelte es sich entweder um Eigenschaften, die derselben Gruppe angehören, oder um Stoffe, die einander in der Entstehung begünstigen.

Da es sich nicht um ein absolut starres, sondern ein dynamisches Gleichgewicht handelt, das von verschiedenen Bedingungen, insbesondere von der Temperatur abhängig ist, lässt sich ohne weiteres verstehen, dass Änderungen gewisser Aussenfaktoren während der Entwicklung ein anderes Gleichgewicht, d. h. eine andere „Formel“ und damit andere Eigenschaften des sich entwickelnden Individuums erzeugen, die aber, das sei schon hier betont, nicht erblich zu sein brauchen, sondern im Gegenteil sich wieder zurückbilden können, wie z. B. das Rot- bzw. Weissblühen von *Primula sinensis*. Andererseits können auch z. B. durch höhere Temperatur Stoffe in grösserer Menge auftreten, die bei niedrigerer Temperatur nur in ganz kleiner Menge vorhanden sind, weil die Reaktion ausserordentlich langsam verläuft. Aber auch andere Möglichkeiten der Beeinflussung liegen noch vor, z. B. durch Veränderung des Reaktionsmilieus, das, wie wir oben bemerkten, u. U. auch zum Reaktionssystem gehört. So liesse sich z. B. der Einfluss grösserer oder geringerer Feuchtigkeit erklären, der in gewissen Experimenten von W. L. TOWER eine Rolle gespielt hat etc. etc. Ja man könnte sogar in der Verschiedenheit der Individuen mit gleicher Erbformel den modifizierenden Einfluss von chemischen und physikalischen Einflüssen auf dieses Gleichgewicht sehen. Kurz, es dürfte schwer sein, eine Tatsache zu finden, die als prinzipieller Einwand gegen die vorgetragene Auffassung verwertet werden könnte.

Als Grundlage der Mendelspaltung hätten wir dann den Reaktionsverlauf von rechts nach links, d. h. die Umkehrung der Reaktion, die wir uns, wahrscheinlich unter dem Einfluss von Enzymen, bei der Keimzellenbildung vor sich gehend denken. Die für die vollständige Umkehrung, resp. die Bildung reiner Gameten nötige Störung des Gleichgewichts würde dadurch erreicht, dass die gebildeten elterlichen Erbstoffe aus dem Reaktionsgemisch abwandern. Andererseits aber stände auch gar nichts im Wege, die „Bastardformel“ als so fest konstituiert anzusehen, dass die elterlichen Erbstoffe nicht mehr zurückgebildet würden, wodurch sich auch eine konstante Vererbung der Bastardeigenschaften verstehen liesse, die bekanntlich der Mendelschen Auffassung sehr grosse Schwierigkeiten macht und nur mit Hilfs-

annahmen überwunden werden kann, die den Charakter mathematischer Näherungsformeln klar zutage treten lassen.

Ebenso wäre damit die Schwierigkeit der Artkreuzungen plausibel zu erklären, da infolge der grössern Verschiedenheit der Erbstoffe wahrscheinlich stabilere, tiefergehende Veränderungen eintreten, die die Entwicklung eines Lebewesens überhaupt nicht gestatten oder zum mindesten die Bildung von „reaktionsfähigen“ Gameten sehr erschweren. Auch die Verschiebung der Sexualverhältnisse, die nach den Experimenten von HERTWIG, KUSCHAKEWITSCH, PEARL und SALAMAN u. a. als ziemlich gesichert gelten kann, liesse sich zwanglos auf chemische Änderungen in den Erbstoffen zurückführen, die bei der Überreife auftreten, ebenso die „sexuellen Zwischenstufen.“

Hatte uns oben die Auffassung, dass die Formel des Bastards die des Reaktionsgemisches sei, die Möglichkeit des Verständnisses für somatische Abweichungen gegeben, die sich bei Individuen finden, die unter verschiedenen Milieueinflüssen aufgewachsen sind, so sehen wir andererseits in der chemischen Erklärung der Mendelspaltung, warum solche „erworbenen“ Eigenschaften nicht vererbt werden. Immerhin müssen wir die Möglichkeit zugeben, dass u. U. auch die Erbstoffe chemische Veränderungen irreversibler Natur erleiden, was das Auftreten von Mutationen erklären würde. Dass solche Umstände nicht häufiger eintreten, ist leicht verständlich, wenn man bedenkt, dass dazu schon stärkere Einflüsse, sei es chemischer oder physikalischer Natur nötig sind, die event. die für das Leben gegebenen Grenzen überschreiten.

Damit will ich die Andeutungen über die Erklärung einiger Tatsachen aus der Vererbungslehre abschliessen und nur noch kurz die chemische Vererbungshypothese mit dem Neomendelismus vergleichen:

Die Träger der Vererbung, Gene, Faktoren, mit denen der Neomendelismus operiert, sind ganz unbestimmte Dinge. Nicht nur variiert die Auffassung über die Natur derselben fast von einem Forscher zum andern, sondern auch die Anschauungen der einzelnen Forscher über die Natur der Gene sind nichts weniger als klar und bestimmt. Die Vorgänge bei der Vererbung, die Verbindung der Erbstoffe in der Zygote und die spätere Mendelspaltung bei der Gametenbildung erscheinen als rein zufällig, ohne innere Notwendigkeit. Die Frage der bei diesen Vorgängen verbrauchten oder frei werdenden Energie, die doch gewiss eine Rolle spielt, wird gar nicht aufgeworfen, geschweige denn beantwortet. Die Verteilung der einzelnen Typen in einem Kreuzungsergebnis wird, mitunter auf recht kompliziertem Wege, auf den klassischen Fall reduziert, dem dabei eine ganz exzeptionelle

Stellung eingeräumt wird. Dabei beweisen die derart gemachten Zurückführungen auf den klassischen Fall, wie im 1. Teil dieser Arbeit gezeigt wurde, durchaus nicht die Richtigkeit der gemachten Annahmen.

Demgegenüber geht die chemische Hypothese von der wohl allgemein anerkannten Auffassung aus, dass die Träger der Vererbung stofflicher Natur seien und zieht daraus die Konsequenzen, soweit es die heutige Chemie erlaubt. So kommt sie, indem sie vor allem auch die Gesetze der Reaktionskinetik als gültig ansieht, zu einer Auffassung, die Bastardierung und Mendelspaltung als Ausdruck der beiden Verlaufsrichtungen des für die Vererbung massgebenden chemischen Prozesses ansieht. Die Verhältniszahlen der bei einer bestimmten Kreuzung auftretenden Typen erscheinen dann in vorläufig noch unbestimmter Art als Funktionen der Mengen der einzelnen Stoffe, die sich an dem Prozess beteiligen. Dabei ist jeder Fall individuell zu werten und eine Zurückführung aller Fälle auf einen Fall, resp. die bei demselben auftretenden Verhältniszahlen wird abgelehnt, wenn auch die Möglichkeit oder sogar Wahrscheinlichkeit vorhanden ist, dass gewisse Zahlen bei den Verteilungen bevorzugt sind. Anstatt die ganze Vererbungslehre mittels einer zwar sehr sinnreichen, aber äusserst komplizierten Aufhängevorrichtung an dem einen Mendelschen Nagel aufzuhängen, ohne sich zu fragen, ob dieses Vorgehen auch die nötige Garantie für Solidität bietet, wie das der Neomendelismus tut, schlägt die chemische Hypothese so viele Nägel in die Wand als nötig sind, um die Fälle aufzuhängen.

Was die praktischen Konsequenzen der hier vorgetragenen Auffassungen betrifft, so können sie natürlich aus dem Grunde noch nicht sehr weitreichend sein, dass wir die chemischen Formeln der Erbstoffe und ihre Beziehungen zu den Eigenschaften der Lebewesen noch nicht kennen.

Man wird also selbstverständlich nach wie vor sich zur Darstellung der Verhältnisse der Mendelschen Formeln bedienen müssen, wenn auch nicht mehr in dem frühern Sinne, sondern als Fiktionen im Sinne des „als—ob“ von VAHINGER. Man wird sich aber, wenn man die Bedeutungslosigkeit der Zurückführung auf die klassischen Zahlen erkannt hat, nicht mehr in jedem Falle krampfhaft bemühen, diese Reduktion unter Aufwendung aller möglichen Hilfsfaktoren zu erreichen, sondern wird die einfachste Formel aufstellen, die dem Ziel am nächsten kommt, indem man die Verhältniszahlen als empirisch gegebene Grössen betrachtet, die z. Z. einer weiteren Erklärung, d. h. Zurückführung auf einfachere Prinzipien nicht fähig sind. Dieser Verzicht dürfte um so

leichter fallen, als die eigentlichen Voraussagen, soweit sie sich aus Mendelschen Formeln ergaben, doch wesentlich qualitativer Natur waren, während die quantitativen Verhältnisse erst post festum jeweils festgelegt werden. Es ist wirklich schon eine ganz respektable Leistung, wenn es gelingt, das Resultat einer ganz neuen Kreuzung auch nur qualitativ vorauszusagen. Der Versuch, es dem Chemiker oder Astronomen in bezug auf Exaktheit gleich zu tun, darf wohl als gescheitert betrachtet werden. Die konsequente Ausbildung der chemischen Auffassung der Vererbungserscheinungen wird auch eine Reihe von interessanten Fragestellungen erlauben und so die experimentelle Wissenschaft befruchten, was ein gewiss nicht ganz von der Hand zu weisender Gewinn ist.
