



Staats- und
Universitätsbibliothek
Bremen

Staats- und Universitätsbibliothek Bremen

DFG Projekt Die Grenzboten

Die Grenzboten

Berlin u.a., 1841 - 1922

Poll, Heinrich: Über Vererbung beim Menschen

urn:nbn:de:gbv:46:1-908



Über Vererbung beim Menschen

Von Prof. Dr. Heinrich Poll



Die Erblchtheitslehre hat zu Beginn des zwanzigsten Jahrhunderts den wichtigsten und entscheidendsten Schritt vorwärts getan, den eine Naturwissenschaft überhaupt tun kann. Die Wiederentdeckung der Mendelschen Erbgregel, die mehr als ein Menschenalter von der Forschung unbeachtet geruht hatte, schaffte der Erblehre mit einem Schlage durch die Einführung von Maß und Zahl eine exakte wissenschaftliche Grundlage für die Deutung ihrer bis dahin rein statistisch beschreibenden Tatsachenreihen. Die Erfahrung des täglichen Lebens — das Überspringen einer Generation im Erbgange, die auffälligen Wirkungen der Verwandtenehe, die Überkreuzvererbung vom Vater auf die Tochter, von der Mutter auf den Sohn, die nicht seltene Ähnlichkeit von Onkel und Nefte — fanden in der sinn- gemäßen Anwendung der Mendel-Regel eine einfache und einheitliche Aufklärung.

Die neuzeitliche Erbforschung arbeitet mit der Grundvorstellung: Merkmale und Eigenschaften, die wir bei der Betrachtung eines Geschöpfes nach Form oder Leistung wahrnehmen, sind bedingt durch das Vorhandensein bestimmter Anlagen im Körper des Lebewesens. Sie stellen in ihrer Gesamtheit das Erbgut des Organismus dar: bei zweielterlicher Fortpflanzung bildet dies Erbgut ein Gemenge der einzelnen väterlichen und mütterlichen Erbstücke. Und diese erhält das einzelne Geschöpf von seinen Eltern übertragen durch die elterlichen Keimzellen, aus deren Vereinigung es seinerzeit entstand. Seine Keimzellen sind es ihrerseits wiederum, die zu gegebener Zeit das Erbtum auf die nächste Generation überleiten: die Keimzellen, die Samenzellen des Mannes und die Eizellen des Weibes, sind die wahren Erbzellen. Was sich mithin vererbt, sind nicht die mit dem Auge wahrnehmbaren Formeigenheiten des Lebewesens, wie sie uns die anatomische Zergliederung auch mit der stärksten mikroskopischen

Bewaffnung offenbart; sind nicht die individuellen Eigentümlichkeiten der Leistungen, die den Mitteln physiologischer Forschung zugänglich werden können. Vererben können sich lediglich die in ihrem Wesen uns noch gänzlich unklaren und unfaßbaren Erbstücke oder Anlagen. Sie scheinen darin vergleichbar den für unsere Sinne ebenso unmittelbar unzugänglichen Molekeln, Atomen und Elektronen der Physik und Chemie. Und wie diese Wissenschaften Natur und Konstitution der Stoffe symbolisch durch das Verhalten ihrer kleinsten Einzelteilchen so erfolgreich unserem Verständnis nähergebracht haben: so beginnt auch die moderne Biologie, nicht zum kleinsten Teile auf Grund der Erbbeobachtungen, das Einzelwesen, die Sippe, die Rassen, Arten und Gattungen aller Lebewesen aus der Eigenart des Aufbaues und der Zusammenordnung der Erbstücke oder Erbeinheiten — mit ihrem wissenschaftlichen Namen Gene — aufgebaut zu denken. Dem jüngsten Zweige der biologischen Wissenschaften, der Genetik, erwächst die Aufgabe, für alle Lebewesen durch Versuch und Deutung jene Auffassung zu vertiefen und zu erweitern.

Das Erbgut eines jeden Einzelwesens stammt bei der Fortpflanzung mittels Keimzellen jedesmal, mit verschwindenden Ausnahmen, aus zwei verschiedenen Quellen: die Einheiten, die die väterliche und mütterliche Erbzelle zusammengefügt haben, bilden mithin stets ein Gemenge beiderlei Gene. Aus diesem Gemenge väterlicher und mütterlicher Erbstücke übernehmen nun die Erbzellen des Geschöpfes bei ihrer Bildung die einzelnen Anlagen in regellosem Gemisch. Die Gene verhalten sich im Erbgange jedesmal wie selbständige Einheiten, scheiden und trennen sich in der Regel wahllos, lediglich den Gesetzen des Zufalls gehorchend.

Ermöglichen daher Versuch oder glückliche Beobachtung, die Vereinigung unterscheidbarer Erbstücke in einem Lebewesen zu untersuchen, so bietet die Verfolgung dieser verschiedenartigen Erbanlagen bei der Nachkommenschaft dieses Geschöpfes das beste — und einzige — Mittel, um in den Mechanismus des Erbvorganges einen Einblick zu gewinnen.

Dies Experiment — die Paarung ungleicher Eltern — bezeichnet man als Kreuzung, die Nachkommen als Mischlinge. Nahezu niemals läßt sich die Bedingung erfüllen, daß beide Eltern persönlich identisch gleich und weiterhin auch Nachkommen von lauter identisch gleichen Vorfahren sind. Daher ist im Sinn der modernen Erblehre fast jedes Lebewesen ein Mischling, mögen die Unterschiede der zusammengetroffenen Erbstücke auch noch so winzig sein, mögen sie auch ein einziges Merkmal betreffen. Das Produkt ist dann ein Mischling in Ansehung dieses einen Merkmals. Diese Betrachtungsmethode hat sich als überaus wichtig und fruchtbar erwiesen. Ihre Einführung und ihr Ausbau ist das erste von Mendels großen methodologischen Verdiensten. Das zweite ist die Verfolgung des Schicksals dieses Einzelmerkmals bei allen Abkömmlingen der beiden Elternorganismen bis in die dritte und noch weitere Generationsfolge in möglichst großer Individuenzahl. Nur umfangreiche quantitative, nicht

summarisch-statistische Durchmusterung der gesamten Nachkommenschaft eines Paares gewährleistet die Gewinnung verlässlicher Grundlagen für ein Urteil über die wahre Natur eines Erbgeschehens.

Die Eigenart dieser beiden methodologischen Forderungen beleuchtet ohne weiteres klar die unendlichen Schwierigkeiten, nicht etwa prinzipieller, sondern rein äußerlicher Art, mit denen die Erbforschung beim Menschen in so ungleich höherem Grade zu kämpfen hat, als bei den übrigen Lebewesen. Hier vermag der nach der Willkür des Untersuchers planmäßig geleitete Versuch Klarheit zu schaffen. Hier können bei geschickter Wahl des Objektes in kurzen Zeitabschnitten viele Generationen von Nachkommen eines Elternpaares erzogen und gemäß der bereits gewonnenen Erkenntnis zweckdienlich weitergezüchtet werden. Hier lassen sich die Einflüsse der Umwelt willkürlich so günstig wie nur möglich gestalten, um ein bestimmtes wünschenswertes Ergebnis zu fördern. Nichts von alledem steht dem Erbforscher beim Menschen zu Gebote. Er sieht sich angewiesen auf das spröde, oft unvollkommene und unzuverlässige Material der Verzeichnisse von Vorfahren; er hat mit der Unzugänglichkeit wichtiger Abkömmlinge, mit der beschränkten Kinderzahl der menschlichen Ehe, mit dem — häufig gerechtfertigten — Widerstande des einzelnen zu kämpfen, der ein genaues Forschen nach oft intimen Familienangelegenheiten zu verhindern sucht. Zudem mangelt noch in weitesten Kreisen das Verständnis für die Bedeutung der Erbforschung, eine zweckmäßige Organisation der Arbeit steht noch aus. Nur in England und in Amerika bieten sich der jungen Wissenschaft einigermaßen großzügige Mittel und Anfänge einer Organisation im entsprechenden Maßstabe. Was in Deutschland geleistet wurde und geleistet werden kann, entspringt im wesentlichen der Rührigkeit von Einzelforschern, denen vorläufig, der Natur der Sache nach, immer nur ein kleiner Ausschnitt und im besten Falle eine auf die eigene Lebenszeit begrenzte persönliche Erfahrung zur Verfügung stehen kann. Unschätzbar wertvolle Hilfsmittel, wie sie sich jüngst in Schweden einem Erbforscher, Lundborg, in Gestalt der Hausstandsbücher bei seinen Untersuchungen an einem über zweitausend Mitglieder umfassenden Bauerngeschlechte als unentbehrlich erwiesen haben, fehlen in anderen Kulturstaaten vollkommen, z. B. auch in Deutschland, mit alleiniger Ausnahme von Württemberg.

Trotz aller dieser Mißstände vermag die Vererbungslehre auch beim Menschen schon heute eine Reihe gelöster, eine größere Anzahl der Klärung naher Probleme aufzuweisen.

Das allgemeinste Ergebnis aller ihrer Untersuchungen gipfelt in der Erkenntnis: der Mensch gehorcht — wie nicht anders zu erwarten war — trotz seines weit verwickelteren Aufbaues aufs genaueste den Regeln, wie sie Versuch und Deutung für andere, einfachere Lebewesen in tausenden von Versuchsreihen als gültig erwiesen haben.

Der einfachste Schulfall Mendelschen Erbganges rechnet mit der Ehe zweier Einzelwesen, die sich nur in einem einzigen Merkmal unterscheiden, z. B. einer

fraushaarigen Frau mit einem schlichthaarigen Mann (Bell). Das bleibt natürlich eine praktisch unhaltbare Forderung, da beide Ehegatten noch in einer Unzahl anderer Charaktere verschieden sein werden. Die Schwierigkeit wird — begrifflich — umgangen durch willkürliches Beiseitelassen und Nichtbeachten aller übrigen Unterschiedlichkeiten. Man bezeichnet solche — einmerkmalige — Paarung als monohybride Kreuzung. Die Kinder eines solchen Paares heißen, weil sie aus der Vereinigung von Erbzellen mit mindestens einem Paar verschiedener Erbstücke hervorgehen, mischerbig oder heterozygot in bezug auf diese Erbheit. Der Ausdruck rührt von der wissenschaftlichen Bezeichnung eines jeden Zeugungsproduktes zweier Keimzellen „Zygote“ her: der Zusatz „hetero“ deutet die Andersartigkeit der beiden hier vererbten Partnererbstücke an. Ein Geschöpf, dessen väterliches und mütterliches Erbstück für eine bestimmte Eigenheit identisch sind, nennt die Erblehre im Gegensatz hierzu: homozygot, reinerbig.

Bei den Mitgliefern der ersten, mischerbigen Generation vermag sich ihr Heterozygotencharakter in recht verschiedener Weise zu äußern. Im allgemeinen können sich — je nach der Eigenart des Falles — zwei Möglichkeiten verwirklichen. Entweder: die beiden verschiedenen Anlagen vereinen sich zu einem auch äußerlich wahrnehmbaren Mischcharakter (Fall a): in dem gegebenen Beispiele könnte sich dieser etwa als eine abgeschwächte Kraushaarbildung darstellen. Oder aber, die eine der beiden Eigentümlichkeiten wird von der anderen derart in den Hintergrund gedrängt — wie es in Wirklichkeit in jenem Beispiele der Fall ist —, daß es erst bei eingehender Prüfung, in manchen Fällen heute auch noch gar nicht gelingt, sich von ihrem Dasein zu überzeugen (Fall b). Alle Möglichkeiten der Abstufung zwischen diesen beiden Grenzfällen kommen vor. Von der genauen Mittelbildung — klein und groß gibt mittelgroß, dunkelbraun und weiß gibt hellbraun — bis zum starken oder zum ausschließlichen Vorwiegen des einen Merkmals führt eine zusammenhängende Folge aller Übergangsgrade. Vollkommenes, durch keine noch so eindringende Untersuchung mehr nachweisbares Schwinden des einen Merkmals scheint indes ein recht seltener Fall zu sein, wenn er überhaupt in Wahrheit jemals eintritt. Liegt doch die Vermutung stets nahe: es reichen unsere trotz aller scharfen Bewaffnung immer noch so stumpfen Sinne nicht hin, um das scheinbar verlorene Merkmal zu entdecken, wenn auch in noch so abgeschwächtem Zustande. Erbtechnisch heißt der stark vorherrschende Charakter dominant — D — der verdrängte rezessiv — R —. Einem mischerbigen Kinde käme die Formel DR, seinen reinerbigen Eltern die Symbole DD und RR zu. Im gegebenen Beispiel würde Kraushaar als dominant gegen Schlichthaar sein.

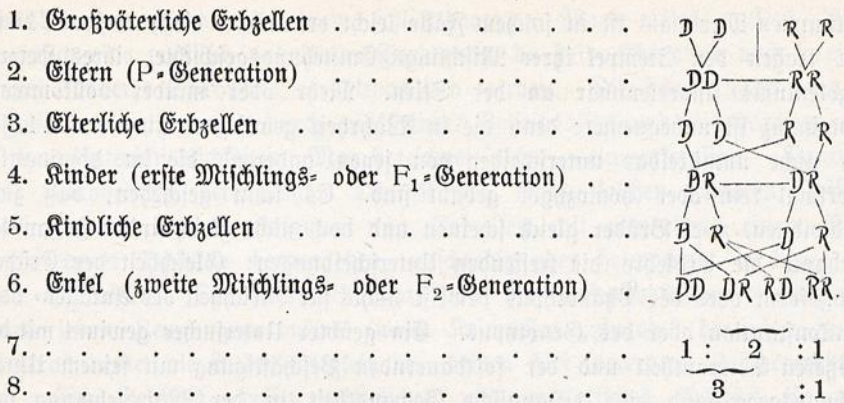
Was in Wirklichkeit über Dominanz oder Rezession einer Eigentümlichkeit entscheidet: darüber tappt die Erbforschung noch völlig im Dunkel.

Auftreten von Mischbildung zwischen den beiden Elterncharakteren erleichtert die Untersuchung in unschätzbarem Grade. Die Konstitution in Ansehung dieses

bestimmten Merkmals ist in solchem Falle leicht erkennbar, die Individuen dieser Art tragen den Stempel ihrer Mischlings-Entstehungsgeschichte, ihres Heterozygotentums unverkennbar an der Stirn. Mehr oder minder vollkommene Dominanz ist unbequemer: denn die in Wahrheit gemischten Einzelwesen lassen sich nicht unmittelbar unterscheiden von jenen anderen, die im dominanten Merkmal rein oder homozygot gebaut sind. Es kann geschehen, daß zwei Individuen, zwei Brüder gleich scheinen und doch nicht gleich sind. Johannsen verdankt die Erblehre die treffenden Unterscheidungen: Gleichheit der Erscheinungsform oder des Phänotypus beweist nichts für Gleichheit der Anlagen- oder Genkonstitution oder des Genotypus. Ein geübter Untersucher gewinnt mit der größeren Vertrautheit und der fortdauernden Beschäftigung mit seinem Untersuchungsgegenstand eine erstaunliche Gewandtheit in der Wahrnehmung von feinen Unterschieden zwischen den einzelnen Phänotypen, zwischen wahren Mischlingen und dominanten Individuen: er vermag dann alsbald Nachkommen richtig zu sortieren, die dem Uneingeweihten gänzlich gleichartig erscheinen.

Mag aber Mischbildung, mag Dominanz geringeren oder höheren Grades den Erbgang eines Charakters kennzeichnen: das bleibt ohne jeden Einfluß auf die Gestaltung der Nachkommenschaft, die aus der Ehe zweier in Wahrheit mischerbiger Wesen hervorgeht. Immer erscheinen in dieser Geschwisterchaft zweiter Generation dreierlei verschiedene Arten von Abkömmlingen und zwar gesetzmäßig in völlig starren, unveränderlichen Verhältniszahlen. 25 Prozent der Kinder tragen rein das eine, 25 Prozent von ihnen ebenso rein das andere — bei Dominanz in der Elterngeneration scheinbar geschwundene — Merkmal ihrer Großeltern zur Schau, und 50 Prozent zeigen sich wiederum als echte Mischlinge, wie ihre Eltern, die Mischlinge erster Generation. Waren diese im gegebenen Falle (a) als solche erkennbar, so tritt das Zahlenverhältnis 25 : 50 : 25 oder 1 : 2 : 1 unverfälscht zutage. Herrscht Dominanz, kann man mit den üblichen Methoden Mischling und Reinzucht des einen Merkmals nicht unterscheiden, so geht jede Proportion in das Zahlenverhältnis (25 + 50) = 75 : 25 oder (1 + 2) : 1 = 3 : 1 um.

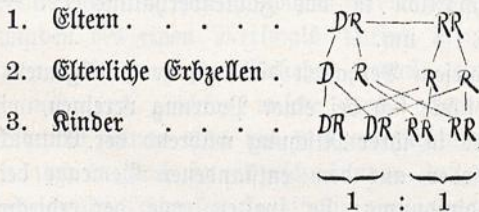
Mendel selbst gab bereits diesem Verhalten die auch heute allgemein anerkannte Deutung. Wie die Erbstücke sich bei einer Paarung vereinen, wie sie sich auf alle Zellen des Geschöpfes in ihrer Mischung während der Entwicklung verteilen, so trennen sie sich wieder aus dem entstandenen Gemenge bei der Bildung der Erbzellen des Individuums: sie spalten, wie der erbtechnische Ausdruck lautet, und zwar wahl- und regellos lediglich nach den Regeln der Wahrscheinlichkeit. Die Erbforschung drückt diese Auffassung in Formeln aus: ein Lebewesen, Träger einer dominanten Anlage, die es seinerzeit gleichmäßig von Vater und Mutter ererbte, ebenso wie ein zweites Geschöpf, das ebenso rein von beiden Eltern her das rezessive Erbstück überkam (2), bilden alle beide je nur einerlei Art von Erbzellen, die allesamt entweder das Gen D oder R führen (3):



Aus der Vereinigung solcher Keimzellen entsteht eine erste Mischlingsgeneration (4) von der Formel DR. Die Spaltung aber kennzeichnet sich durch einfaches Auseinanderweichen der vereinigten Merkmale bei der Bildung der Erbzellen des Kindes (5). Sie führen nicht etwa wiederum D und R, sondern rein: entweder D oder R, die Erbübertragung ist alternativ. Aus der — rein den Zufallsregeln folgenden — Vereinigung dieser Erbzellen entstehen mindestens vier Enkelkategorien von den Formen: DD, DR, RD, RR, deren innere Konstitution aus ihrer Zusammensetzung leicht abzulesen ist, und die ohne weiteres die Proportion (7) 1 : 2 : 1 auszählen lassen, bei starkem Vorwiegen von D über R aber das Verhältnis (8) 3 : 1, denn dann sind die DD- und DR-Wesen nicht zu unterscheiden.

Diese Annahmen sind durch Versuch und Beobachtung von Generationsreihen leicht nachzuprüfen und zu bestätigen.

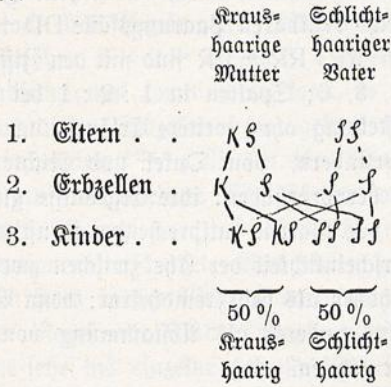
Verfolgt man die Ehe eines DR-Kindes mit einem Wesen der reinen Stammform, z. B. der RR-Spielart weiter, so ergibt sich zwanglos die Formelreihe:



Es entstehen also zwei Kategorien von Nachkommen, jede zu 50 Prozent oder die Proportion von 1 : 1 DR- und RR-Wesen.

In der Anwendung auf das Beispiel „Kraushaar gepaart mit Schlichthaar“ ergibt sich: eine Frau, die das dominante Erbstück „kraushaarig“ — K — z. B. von ihrer Mutter, das rezessive „Schlichthaarig“ — S — von ihrem Vater überkommen hat, besitzt selbst infolge der Anwesenheit der Gene K und S in ihrer Mischkonstitution — KS — krauses Haar. Sie heiratet einen schlicht-

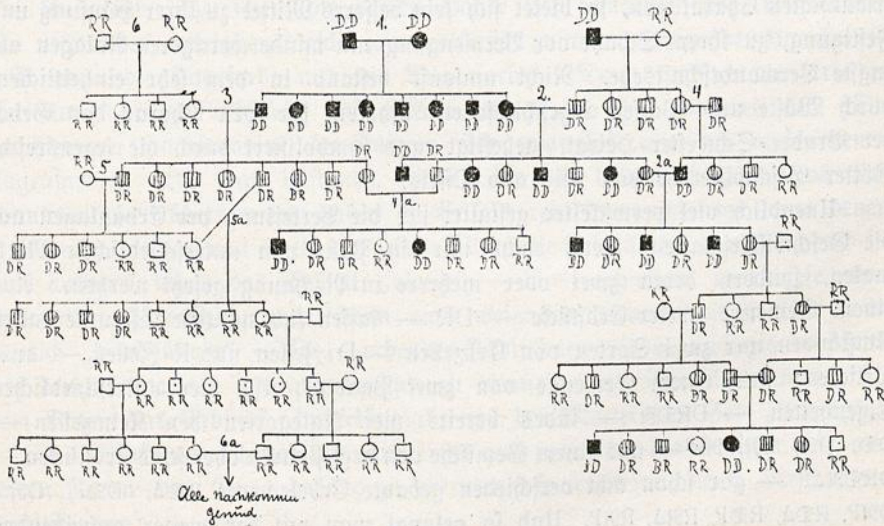
haarigen Mann — SS —: er erhielt von seinem Vater wie von seiner Mutter je eine Erbheit S übertragen. Seine Samenzellen führen allesamt lediglich S. Die Eier der Frau aber führen je zur Hälfte K, zur anderen S. Das Merkmal spaltet:



Unter sechzehn Kindern eines solchen Ehepaars fanden sich in der Tat einmal acht kraus- und acht schlichthaarige. Diese Übereinstimmung mit den theoretisch erforderlichen Zahlen ist natürlich reiner Zufall, der sich auch an anderen Stellen des gleichen Stammbaums nicht wiederholt. Untersucht man indes eine große Anzahl solcher Geschwisterschaften aus Ehen eines mischerbig kraushaarigen Eltern mit einem reinerbig schlichthaarigen, so nähern sich die Ziffern immer besser den berechneten Proportionen.

Eine Übersicht sämtlicher Möglichkeiten bei der Paarung einmermalig unterschiedener Ehepartner enthält die Stammtafel I. Nach der Weise amerikanischer

I. Stammtafel bei einmermaliger Kreuzung



Genetiker bedeutet das Quadrat einen Mann, der Kreis eine Frau. Die Heiratslinie verbindet die Ehepaare, alle Abkömmlinge, die Geschwisterschaften gleicher Generation stehen in einer Linie. Durch schwarze Symbole sind die reinen DD-Besen, durch Schraffierung die Mischindividuen, durch helle Zeichen die RR-Geschöpfe gekennzeichnet. Die sechs denkbaren Paarungsfälle DD + DD, DD + DR, DD + RR, DR + DR, DR + RR, RR + RR sind mit den Ziffern 1 bis 6 bezeichnet. Gleichförmigkeit bei 1, 3, 6; Spalten in 1 : 2 : 1 bei 4, in 1 : 1 bei 2 und 5 erhellt aus der Aufstellung ohne weitere Erläuterung. Verwandtschaftsehen, solche von Geschwisterkindern, von Onkel und Nichte usw. sind durch Zufügung des Buchstabens a hervorgehoben: ihre Ergebnisse gleichen naturgemäß vollkommen den Fremdehen von Gatten entsprechender Konstitution. Nur ist bei Blutsverwandtschaft die Wahrscheinlichkeit der Ehe zwischen zwei mit gleichen Erbteilen ausgestatteten Wesen höher als bei Fremdheirat: denn Blutsverwandtschaft bedeutet ja schließlich nichts anderes als Abstammung von den zum Teil gleichen Erbzellen gemeinsamer Ahnen.

Die Folgen einer Verwandtenehe sind indes gänzlich verschieden nach dem Ausgangsmaterial, nach der Konstitution des Erbgutes beider Ehegatten: sind beide z. B. RR (6a) oder DD, so bleibt die Nachkommenschaft durchaus ungestört gleichförmig, ist aber auch nur der eine Gatte ein Mischling (2a, 4a, 5a), so setzen alsbald die Folgen des Spaltens ein, die bei anomalen Erbanlagen verhängnisvoll werden. Nicht die Inzucht an sich bildet den schädigenden Einfluß, sondern die fehlerhafte Konstitution des verwandten Erbgutes. Inzucht bereichert die Nachkommenschaft im allgemeinen an Erbeinheiten gleicher Art: sind sie von schädlichem Einflusse auf den Körper, sind es anormale und krankhafte Anlagen, so richtet Inzucht das ganze Erbgut und seine Träger unter Umständen völlig zugrunde; sind es dagegen wertvolle Anlagen von günstigen und erwünschten Charakteren, so bietet sich kein besseres Mittel zu ihrer Häufung und Festigung, zu ihrem Schutze vor Vermengung mit minderwertigeren Anlagen als engste Verwandtschaftsese. Nicht umsonst bestand in dem sehr einheitlichen, durch Wüste und Wasser abgeschlossenen Ägypten für den Pharao das Gebot der Bruder-Schwester-Heirat, geheiligt und symbolisiert durch die segensreiche Götter-Geschwisterehe von Isis und Osiris.

Unendlich viel verwickelter gestaltet sich die Verteilung der Erbanlagen auf die Geschwisterschaften, wenn nicht nur ein Paar von unterschiedlichen Merkmalen, sondern deren zwei oder mehrere in Rechnung gesetzt werden. Aus einem Gemenge zweier Erbteile — DR — lassen sich naturgemäß unter allen Umständen nur zwei Sorten von Erbzellen — D-Zellen und R-Zellen — ausfortieren; aus einem Gemenge von zwei Paaren, also vier unterschiedlichen Eigenheiten — DRDR — indes bereits vier Kategorien den Keimzellen — DD, DR, DR, RR — aus einem Gemische von drei Paaren oder sechs Erbteilen — DRDRDR — gar schon acht verschieden gebaute Erbelemente DDD, DDP, DRD, DRP, RDD, RDP, RRD, RRP. Und so gelangt man mit der weiter ansteigenden

Merkmal-Paarzahl alsbald zu ganz ungeheuerlichen Ziffern: in der Reihe $2 = 2^1$, $4 = 2^2$, $8 = 2^3$, $16 = 2^4$, $32 = 2^5$ nach einfachen Potenzen von 2 fortschreitend bis zu dem allgemeinen Werte 2^n , wo n die Zahl der Erbstückpaare bedeutet.

Alle diese verschiedenen Erbzellen vereinigen sich im gegebenen Falle völlig frei nach den Regeln der Wahrscheinlichkeitsrechnung miteinander. Da man zwei Größen $2 \times 2 =$ viermal, 4 schon $4 \times 4 =$ sechzehnmal, 8 gar $8 \times 8 =$ vierundsechzigmal kombinieren kann, so wächst die Zahl der Sorten von Kindern, die aus diesen Erbzellen hervorgehen, noch weit rascher an; sie beträgt bei n Merkmalpaaren 2^{2n} , z. B. bei fünf Paaren von Differenzen zwischen den Eltern $2^{10} = 1024$ verschiedene Möglichkeiten, von denen allerdings immer ein bestimmter Bruchteil sich nur durch die Reihenfolge der Elemente, also nicht in der Gesamtkonstitution unterscheidet. Aus diesen großen Ziffern erhellt ohne weiteres, daß bei den stets in der Vielzahl vorhandenen Unterschieden zwischen zwei Ehegatten in der Regel alle Kinder voneinander verschieden sind. Nur in einem Falle ist eine sehr ins einzelne gehende Übereinstimmung denkbar: dann nämlich, wenn einmal aus der Vereinigung zweier Erbzellen statt eines, zwei Kinder hervorgehen. Diese Individuen nennt man eineiige Zwillinge, weil sie aus demselben befruchteten Ei stammen, folglich beide gemeinsam das gleiche Erbgut führen. Man kann sie im Gegensatz zu anderen Individuen wirklich als gleichartig oder isozygotisch bezeichnen. Und in der Tat ist die überraschend große Ähnlichkeit derartiger Zwillinge schon seit langem bekannt und vermag sich für den uneingeübten Beobachter, einen Fremden, bis zur Ununterscheidbarkeit zu steigern.

Nur der Fall zweimerkmälinger — oder dihybrider — Paarung soll näher beleuchtet werden. Die theoretische Darlegung von verwickelten Formen darf für das Verständnis menschlicher Erbforschung heute noch — leider — außer Betracht bleiben.

Entweder beherrschen die beiden Paare von Einheiten zwei miteinander gar nicht oder wenigstens nicht zwangsläufig zusammenhängende Eigenheiten, z. B. etwa die Haarfarbe und die Augenfarbe. Dann leuchtet die Art der Verteilung beider Erbstücke auf Kinder und Enkel ohne weiteres ein. Die verschiedenen Haarfarbtöne kombinieren sich zwanglos mit den verschiedenen Augenfarben. Ist man imstande, Kinder, die von beiden Erbzellen das Gen „dunkelhaarig“ überkommen haben, z. B. als rein schwarzhaarige, von denen zu trennen, die nur von einem der beiden Eltern die Erbeinheit „dunkel“ — N — vom anderen indes das Erbteil „blond“ — F — erhielten, weil diese etwa braune Haare besitzen; und wenn man weiterhin in der Lage ist, die beide elterlich „dunkeläugig“ — B — erbenden Individuen als braunäugig einerseits von denen etwa als den grauäugigen zu trennen, die mischerbig einmal z. B. vom Vater, das Erbstück „dunkeläugig“, von der Mutter das Gen „helläugig“ — C — überkommen haben und andererseits auch von den blauäugigen, die von beiden Eltern das Gen „helläugig“ ererbten: so entstehen neun verschiedene Kinderformen:

Großeltern:	schwarzhaarig NN braunäugig BB +	blondhaarig FF blauäugig CC +	schwarzhaarig NN blauäugig CC +	blondhaarig FF braunäugig BB +	
Eltern:	schwarzhaarig NN braunäugig BB	blondhaarig FF blauäugig CC	schwarzhaarig NN blauäugig CC	blondhaarig FF braunäugig BB	
Kinder:	braunhaarig NF grauäugig BC		+	braunhaarig NF grauäugig BC	

Kindliche	Erbzellen	NB	NC	FB	FC
Enkel:	NB	¹ schwarzhaarig NN braunäugig BB Typ. 1	² schwarzhaarig NN grauäugig BC Typ. 2	³ braunhaarig NF braunäugig BB Typ. 4	⁴ braunhaarig NF grauäugig BC Typ. 5
	NC	⁵ schwarzhaarig NN grauäugig BC Typ. 2	⁶ schwarzhaarig NN blauäugig CC Typ. 3	⁷ braunhaarig NF grauäugig BC Typ. 5	⁸ braunhaarig NF braunäugig CC Typ. 6
	FB	⁹ braunhaarig NF braunäugig BB Typ. 4	¹⁰ braunhaarig NF grauäugig BC Typ. 5	¹¹ blondhaarig FF braunäugig BB Typ. 7	¹² blondhaarig FF grauäugig BC Typ. 8
	FC	¹³ braunhaarig NF grauäugig BC Typ. 5	¹⁴ braunhaarig NF blauäugig CC Typ. 6	¹⁵ blondhaarig FF grauäugig BC Typ. 8	¹⁶ blondhaarig FF blauäugig CC Typ. 9

Dieses Beispiel ist natürlich stark schematisiert, trifft in einigen wesentlichen Punkten indes wohl die Ergebnisse der jetzt bereits schon vorliegenden Erfahrungen.

Diese neun verschiedenen Geschwisterformen oder Geschwistergenotypen treten in der Proportion: $1 + 2 + 1 + 2 + 4 + 2 + 1 + 2 + 1 = 16$ auf. Sie gilt in dem vorausgesetzten Fall, daß alle Konstitutionstypen als rein- oder mischmerkmaltig äußerlich erkennbar hervortreten. Fällt diese Bedingung ganz oder zum Teil, sind die Genotypen nicht oder nur zum Teil von den Phänotypen unterscheidbar, so treten in der Enkelreihe sofort ganz andere Zahlenverhältnisse auf. Gesezt den Fall, daß reinmerkmaltig-dunkelhaarige Individuen (NN) nicht von den mischmerkmaltigen (NF) ohne weiteres trennbar erscheinen, daß N so stark dominiert, um eine Erblichkeit B fast völlig zu decken, daß beide Kategorien gleichmäßig dunkelhaarig aussehen gegenüber dem Reste mit ihren hellen Haaren, so ergeben sich statt der neun Typen deren nur sechs: dunkelhaarig-braunäugige, dunkelhaarig-grauäugige, dunkelhaarig-blauäugige; hellhaarig-braunäugige, hellhaarig-grauäugige, hellhaarig-blauäugige, und zwar in der Proportion

$3 + 6 + 3 + 1 + 2 + 1 = 16$. Gesezt umgekehrt den zweiten Fall, daß die Mischherben in Haarfarbe wohl unterscheidbar, daß aber bei der Augenfarbe der Mischcharakter durch Vorwiegen von Braun verdeckt würde, so daß alle als grauäugig bezeichneten Personen mit den Braunäugigen zusammen als dunkeläugige aufgenommen würden, so zählt man wiederum nur sechs Typen im gleichen Verhältnis: 3 schwarzhaarig-dunkeläugig + 1 schwarzhaarig-helläugig + 6 braunhaarig-dunkeläugig + 2 braunhaarig-helläugig + 1 blondhaarig-dunkeläugig + 1 blondhaarig-helläugig = 16.

Kombinieren sich endlich beide Dominanzen, so daß wie im ersten Fall nur Dunkel- und Hellhaarige, im zweiten nur Hell- und Dunkeläugige — phänotypisch — unterschieden werden können, so engen sich die Geschwisterformen auf vier Typen ein: dunkelhaarig-dunkeläugige, dunkelhaarig-helläugige, hellhaarig-dunkeläugige und hellhaarig-helläugige. Ihre Proportionen berechnen sich zu $9 + 3 + 3 + 1 = 16$.

Wie der Chemiker aus seiner Bestimmung des Gewichtsprozentgehalts einer Verbindung, z. B. aus 52,2 Prozent Kohlenstoff, 13 Prozent Wasserstoff, 34,8 Prozent Sauerstoff, und aus seiner wissenschaftlichen Kenntnis der Elementareigenschaften dieser Substanzen ohne weiteres durch einfache Rechnung die Formel C_2H_6O für den Alkohol aufzustellen in der Lage ist, so vermag der Genetiker aus seiner Nachkommenanalyse 9:3:3:1 oder 3:1:6:2:3:1 usw. die Erbformel zweier Ehegatten in Ansehung der untersuchten Merkmale ohne Schwierigkeit abzuleiten.

Die merkwürdige Erscheinung, daß von den beiden Gliedern eines Merkmal-paares im allgemeinen das eine eine geringere Fähigkeit sich durchzusetzen besitzt als das andere, hat in der Hand der englischen Erbforscher Bateson, Punnett u. a. zu einer geistvollen, eigenartig vereinfachten Auffassung des Verhältnisses der beiden paarweise verbundenen Erbstücke geführt. Statt zweier positiver, gegensätzlicher, qualitativ verschiedener Erbeinheiten — D und R — benützt diese Hypothese für jedes Paar als Symbol jeweils nur ein einziges Gen — D. Statt mit braunäugig-blauäugig, dunkelhäutig-hellhäutig, kraus-schlicht rechnet sie nur mit den Erbeinheiten: braunäugig, dunkelhäutig, kraus. Das Auftreten der gegensätzlichen Eigenschaft — R — symbolisiert sie durch Annahme des Fehlens des entsprechenden Gens im Erbgute. Sie versteht gewissermaßen, statt zwei gegensätzliche Merkmale mit dem positiven, das entsprechende eine Erbstück das eine Mal mit dem positiven, das andere Mal mit dem negativen Vorzeichen: „Blauäugig“ bedeutet in dieser Auffassung „Fehlen von braunäugig“, „hellhäutig“ bedeutet „Fehlen von dunkelhäutig“, „schlicht“ Fehlen von „kraus“. Aus der qualitativen ist damit eine Art quantitativer Vorstellung geworden. Im allgemeinen kann man sagen, Rezession bedeute Fehlen des beherrschenden Gens im Erbgute. Die Symbolschrift der Erbformeln wird durch dieses System gerade um die Hälfte vereinfacht. Die Anwesenheit der Erbeinheit in Erbzelle und Erbgut wird durch den großen Anfangsbuch-

staben der Eigenschaft — allgemein mit D —, ihr Fehlen durch den kleinen — d — angedeutet. Wenn Braunäugigkeit so durch das Symbol — BB — auszudrücken wäre, so käme einem blauäugigen Individuum die Formel bb zu: d. h. in sein Erbgut hat weder die väterliche noch die mütterliche Erbzelle die Einheit B hineingetragen.

Diese „Presence-Absence“-Hypothese zählt heute viele Anhänger, aber auch manchen Gegner. Eine Entscheidung über ihre Richtigkeit steht noch aus. Ihre große Bequemlichkeit mag begründen, daß ihr fast überall gefolgt wird. Gibt sie doch auch für die Auffassung der Mischcharaktere eine willkommene Erleichterung: erbt ein Wesen z. B. nur vom Vater her das Gen B für Dunkeläugigkeit, so verfügt das Erbgut gewissermaßen nur über eine halbe Dosis, nur über die Hälfte der Fähigkeit, dunklen Regenbogenhautfarbstoff auszuarbeiten: sie wird — im Sinne jener quantitativen Auffassung — durch das gleichzeitige Fehlen der zweiten Hälfte verdünnt und so kommt es nur zum Halbeffekt, zur Erzeugung von Mitteltönen. Auch die Beobachtung, daß bei manchen Erbtümern schon die Hälfte des Ganzen genügt, um eine Wirkung hervorzurufen, die der des Ganzen gleichkommt — d. h. also Dominanz —, wird bei sehr intensiver Wirksamkeit verständlicher. Ist der Zeiger einer Waage durch 100 Kilogramm Belastung bereits auf das Ende der Skala eingestellt, so kann das Instrument nichts mehr von dem Hinzutreten von neuen hundert Kilogramm Gewicht verraten. —

Die moderne Chemie begnügt sich keineswegs mit den rohen elementar-analytischen Ergebnissen, mit der Einsicht in die qualitative Zusammensetzung eines Stoffes aus seinen Elementen und seinem quantitativen Gehalt an den einzelnen Bestandteilen: sie verlangt und gewinnt einen Einblick in die Zusammenordnung und die inneren Beziehungen der Elementarteilchen zueinander, sie bestrebt sich, die Konstitution ihrer Verbindungen aufzuklären. Sie ersetzt oder substituiert künstlich im Experiment Atomgruppen durch andere bekannter Art und beweist an der Richtigkeit des vorausbestimmten Ergebnisses die Wirklichkeit einer aufgestellten Hypothese.

Auch auf diesen Wegen kann die Genetik der exakten Wissenschaft schon — wenn auch nur mit bescheidenen ersten Schritten — folgen: auch das Erbgut ist kein wirres Konglomerat, sondern ein gesetzmäßiges Gefüge seiner Elemente.

Außeneigenschaften, die dem Anblick so einheitlich erscheinen, wie z. B. Kraushaarigkeit oder Dunkelhäutigkeit, zeigen oft beim Spalten nicht die einfachen Mendel-Propportionen 3 : 1, 1 : 2 : 1 usw., sondern häufig Zahlen, die auf Zwei- oder Mehrmerkmalsmischung hinweisen. Eugen Fischer hat es bei seinen ausgezeichneten Untersuchungen an den Bastards von Rehoboth wahrscheinlich gemacht, daß in dem Merkmal „Kraushaarigkeit“ zwei verschiedene Gene stecken: das eine von ihnen — S — bedingt die Spiraldrehung, das zweite — C — die wellige Biegung des Haarschaftes. Vom dichtkrausen Haartypus, bedingt durch Zusammentreffen zweier Erbzellen mit S und C, führen sieben ver-

schiedene locker-krause, engwellige, flachwellige, lockige Zwischenformen zum schlichten Haar, bedingt durch Paarung zweier Keimzellen mit den Erbeinheiten „glatt“ und „gerade“. Alle neun verschiedenen Typen der Haarform entstehen durch Kombination dieser beiden Gene bei der Fortpflanzung zweier Mischehegatten.

Der Erbforscher kann beim Menschen an seine Zahlenverhältnisse keine allzugroßen Ansprüche stellen. Er darf schon zufrieden sein, wenn überhaupt in den Geschwisterschaften ein Aufspalten zu verzeichnen ist. So sah Fischer in der Tat aus Ehen locker-krauser — also mischmerkmaliger — Gatten schlichte, flachwellige, engwellige, locker-krause und dichtkrause Haarformen hervorgehen, wie es die Theorie erfordert. Und zwar erwies sich das Schlichthaar gegen die Kräuselung als rezessiv und am Grade der Kräuselung ließen sich die misch- oder reinerbigen Individuen unterscheiden.

Die Konstitutions-Erbforschung gibt sich aber weiterhin auch nicht mit der Erkenntnis zufrieden, daß ein einfaches Außenmerkmal, wie Haarform, Hautfarbe usw. von mehreren selbständigen Erbeinheiten beherrscht wird. Es bedarf sogleich die Frage näherer Aufklärung, in welchem Verhältnis diese zusammenarbeitenden Gene zueinander stehen. Die gemeinsame Wirkung ist durchaus nicht immer eine einfache Summation oder Übereinanderlagerung gleichgeordneter Anlagen wie im Falle wellig + spiralig = dichtkraus. Wie allgemein im Verhältnis zweier Größen zueinander, so sind auch hier zwei Ordnungen möglich: Koordination und Subordination. Die Unterordnung aber kann sich in verschiedenen Abstufungen äußern: einmal kann die übergeordnete Größe die andere völlig unterdrücken, zum zweiten vermag die untergeordnete sich nicht zu äußern, wenn jene nicht vorhanden ist, oder die subordinierte ist fähig, die übergeordnete in verschiedener Weise zu modifizieren.

Aus den Grundproportionen entstehen durch diese Arten innerer Zusammenordnung, durch den hierarchischen Aufbau der Einheiten zum Gesamterbgut, anderslautende, darum aber nicht minder eindeutige Verhältniszahlen in den Geschwisterschaften. Der höchste Grad der Subordination einer Einheit unter die andere heißt Heterostase. Ein Gen, das epistatische, macht dem anderen, dem hypostatischen, sein Wirken gänzlich unmöglich. Zuweilen bedingen ganz durchsichtige Tatsachen solcherlei Überordnung. Bei dunkelbrauner Hautfärbung kann sich Dasein oder Fehlen einer Erbeinheit „gelb“ nimmermehr äußern. Aber auch zwischen Erbstücken ohne solche natürliche Überordnung verdeckt zuweilen eines das andere völlig. Rechnerisch lassen sich Proportionen wie z. B. 12 : 3 : 1 oder 10 : 5 : 1 auf derartige ungleiche Partnerschaften zurückführen. Mancherlei Abwandlungen kommen in diesen Ziffern durch die Unerkennbarkeit der Mischlinge, durch den verschiedenen Grad der Überordnung zustande. So könnte einmal ein Gen schon dann wenn es nur einfach vertreten oder heterozygot ist, das andere ausschalten, oder aber erst in dem Falle so übermäßig wirken, wenn es selbst reinerbig, d. h. in doppelter Dosis geführt wird u. a. m.

(Schluß folgt)