

Den neuen Wissenschaftszweig der Vererbungslehre bezeichnete William Bateson (1861-1926) als Genetik, eine Bezeichnung, die heute allgemeine Gültigkeit erlangt hat.

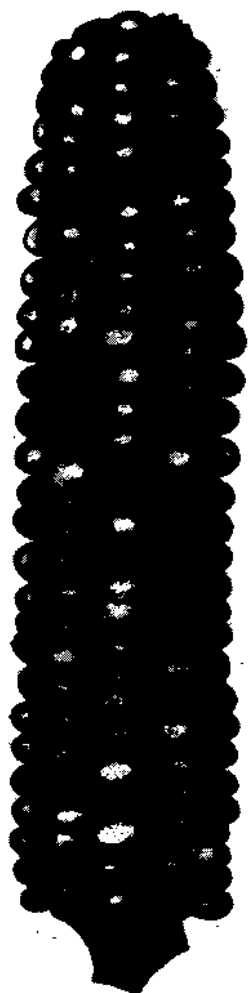
Die tägliche Beobachtung zeigt, daß aus einem Hühnerei nichts anderes als ein Huhn hervorgehen kann, ebenso wie aus dem menschlichen Ei immer ein Mensch entsteht. Aus diesen Tatsachen kann schon eine bestimmte Form der Vererbung abgeleitet werden, die von *Albert Brachet* (1869-1930) als «allgemeine Vererbung» bezeichnet wurde, sie bedingt die Entwicklung aller Glieder und Organe, die eine ganz bestimmte Wesensform charakterisieren: Huhn, Mensch. Bis zur Stunde kennt man nur zerstreute und ungenaue Angaben über den Mechanismus dieser allgemeinen Vererbung. Aus dem Kücken kann ein Hahn oder ein Huhn werden, sein Gefieder kann braun oder weiß werden, das Kind kann blaue oder



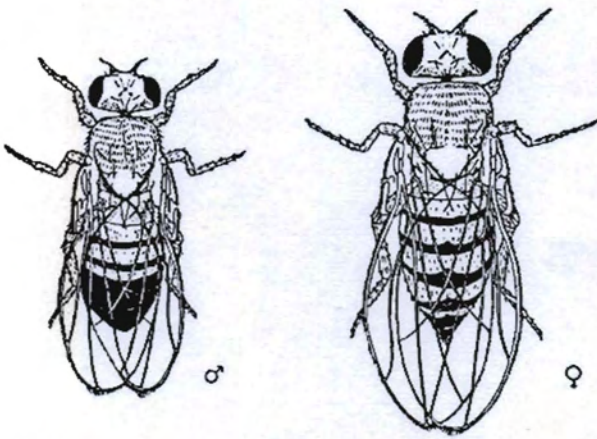
*William Bateson (1861-1926). Nach einer Zeichnung von W. Arnold Forster im Jahre 1923.*

schwarze Augen haben, es kann ein Knabe oder ein Mädchen sein. Alle Kücken und alle Kinder tragen den spezifischen Typus der Art, zu der sie gehören. Aber sie unterscheiden sich eines von dem anderen durch gewisse sekundäre, mehr oder weniger auffallende Merkmale, die in ihrer Gesamtheit die persönliche Eigenart jedes Individuums ausmachen. Bisher hat die Vererbungsforscher diese andere Form der Vererbung, die «spezielle Vererbung», fast ausschließlich beschäftigt.

Die Wahl des Untersuchungsmaterials spielt bei Vererbungsversuchen eine entscheidende Rolle. Das Versuchstier oder die Versuchspflanze müssen vor allem zwei Eigenschaften besitzen: große Fruchtbarkeit und kurze Fortpflanzungszeit. Nicht wenige Pflanzen und Tiere erfüllen diese Bedingungen, aber der Mais und die kleine Taufliege, *Drosophila melanogaster* (die als Versuchstier von *T. H. Morgan*, dem Führer der amerikanischen Vererbungswissenschaft, eingeführt wurde), haben sich als günstigste Objekte für Vererbungsversuche erwiesen. Die große Mehrzahl der Vererbungsforscher aller Länder sind «Drosophilisten».



*Der Mais (Zea-Mays) wird in der botanischen Genetik häufig zu Versuchen benutzt. Der abgebildete Kolben zeigt die Mendelsche Aufspaltung in runde und kantige, blaue und gelbe Körner. Nach Correns.*



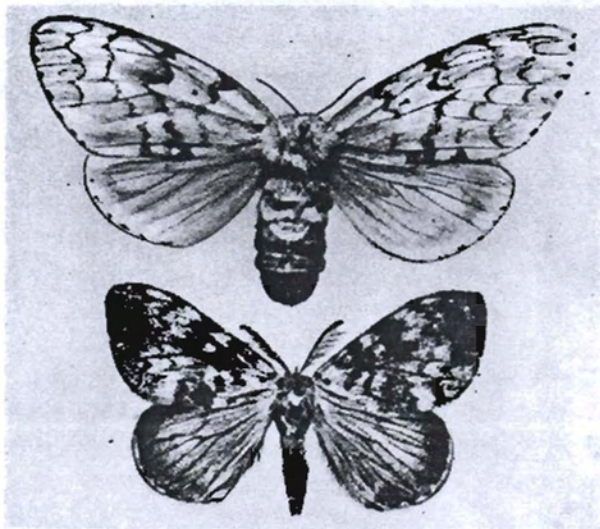
*Drosophila melanogaster*, Taufliege, eines der am meisten verwendeten Versuchsobjekte der Vererbungslehre. Links Männchen, rechts Weibchen. Nach Morgan 1932.

Das Hauptproblem der Vererbungslehre ist der Mechanismus der Übertragung der Erbfaktoren. Da das Ei das Bindeglied zwischen zwei aufeinander folgenden Generationen darstellt, muß es potentiell alle von den Eltern kommenden Erbmerkmale enthalten. Dank der Cytologie konnte man im Ei die materiellen Teilchen, die «Gene», lokalisieren, die die Erbfaktoren tragen. Die Cytologen haben gezeigt, daß der Kern jeder tierischen oder pflanzlichen Zelle mikroskopisch kleine Körperchen von ganz bestimmter Form enthält, die Chromosomen, deren Zahl für jede Art genau feststeht: 48 beim Menschen, 8 bei *Drosophila*, 20 beim Mais usw. Nach ihrer Form können die Chromosomen immer in Paare eingeteilt werden. Bei jeder Zellteilung spalten sie sich in der Längsrichtung in zwei sich trennende, gleiche Teile, so daß der Kern jeder Tochterzelle genau dieselbe Zahl von Chromosomen enthält wie der Kern der Mutterzelle. Hingegen erhalten die Gameten infolge einer besonderen Teilungsart nur die Hälfte der totalen Chromosomenzahl, und zwar von jedem Chromosomenpaar eines. Bei der Befruchtung wird die arttypische Chromosomenzahl automatisch wieder hergestellt. Morgan hat die Hypothese aufgestellt und später bewiesen, daß die Chromosomen die Erbfaktoren übertragen, daß mit anderen Worten die Gene in den Chromosomen vorhanden sind. Dabei stützte er sich auf die Tatsachen, daß die Chromosomenzahl unveränderlich ist, daß die Chromosomenteilungen sehr regelmäßig erfolgen und daß die Chromosomen zu gleichen Teilen aus Vater und Mutter stammen. Die Lokalisation der Gene ist auf verschiedene Art und Weise bewiesen worden, doch soll hier nur einer der

einleuchtendsten Beweise angeführt werden. *Hermann Josef Muller* stellte fest, daß aus *Drosophilae*, die in einem gewissen Alter eine bestimmte Zeitlang Röntgenstrahlen ausgesetzt worden waren, bei der Kreuzung mit normalen *Drosophilae* eine Nachkommenschaft mit einer gewissen Anzahl von aberranten Individuen entstand. Bei den einen Formen fehlen gewisse Erbmerkmale, während sie bei anderen Formen im Überfluß auftraten. Diese Erscheinung ist nur dadurch zu erklären, daß unter der Wirkung der Röntgenstrahlen die Chromosomen zerbrochen wurden. Eines oder mehrere der Fragmente verloren sich, so daß mangelhafte Individuen entstanden, während

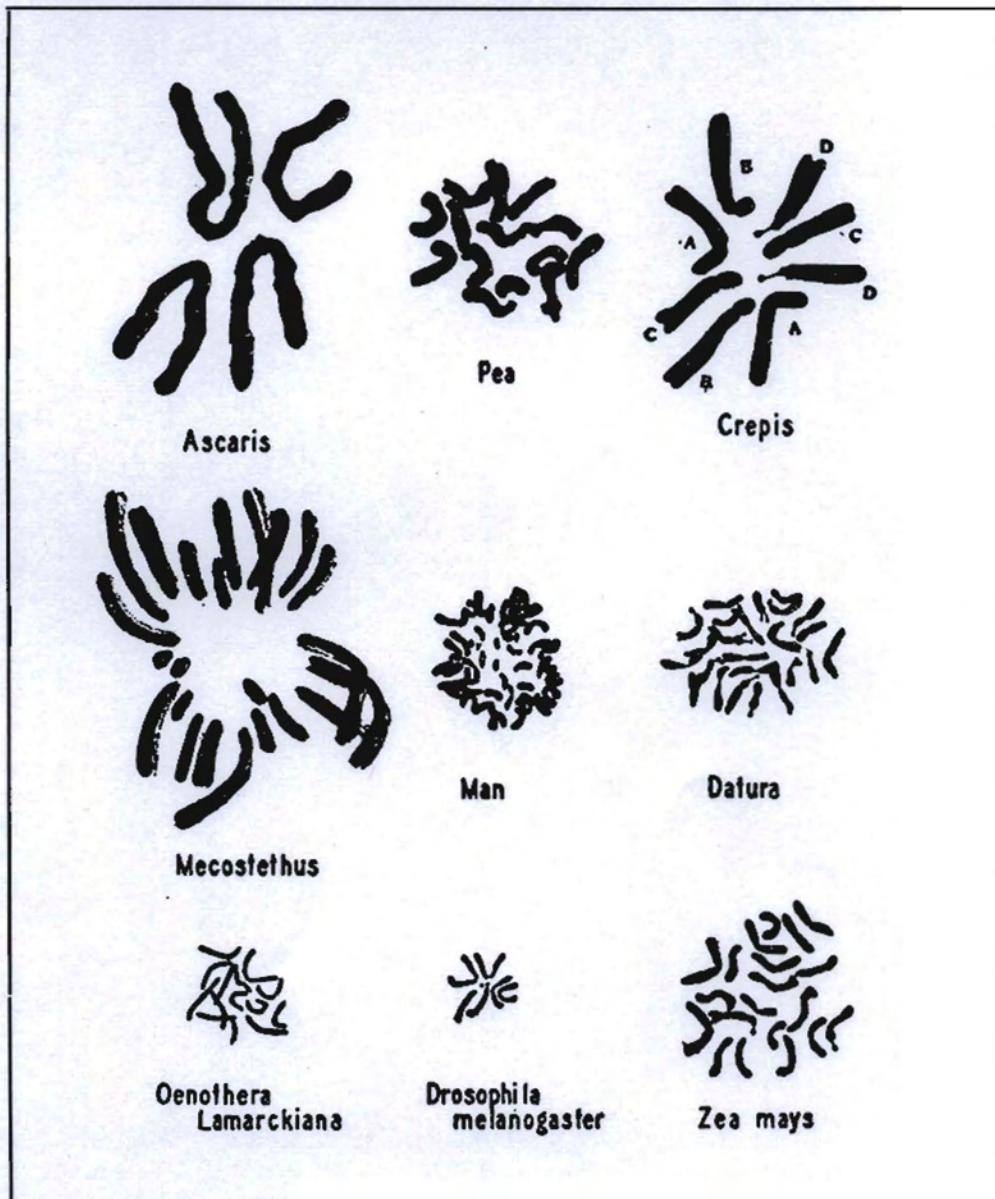
*Aufzucht von Drosophila in einer Zuchtflasche, die einen Nährboden aus einer gärenden Futtermasse enthält. Nach Brieger.*





Der Schwammspinner (*Lymantria dispar*), ein wichtiges Objekt für Versuche über Geschlechtsvererbung. Oben Weibchen, unten Männchen. Nach Goldschmidt 1931.

sich im anderen Falle die Stückchen an andere Chromosomen anklebten, woraus dann Individuen als Träger von «Verdoppelungen» der Erbfaktoren hervorgingen. Die cytologische Untersuchung kann diese Hypothese bestätigen, falls die Chromosomenfragmente groß genug sind, um im Mikroskop sichtbar zu werden. Bei den mangelhaften Individuen kann man einwandfrei feststellen, daß das eine der Chromosomen kürzer ist als sein Partner, während bei den doppelte Merkmale tragenden Individuen eines der Chromosomen lateral oder an eine Extremität angehängt den Absprenge eines anderen Chromosoms trägt. Die die Erbfaktoren tragenden Gene, die bei den mangelhaften Individuen fehlen, sind also in den fehlenden Chromosomenteilchen lokalisiert. Die Vererbungsforscher vermuten, daß viele Mutationen, heute «chromosomale» Mu-



Die Chromosomengruppen von 9 tierischen und pflanzlichen Arten, alle im gleichen Maßstab gezeichnet. Nach Morgan 1932.



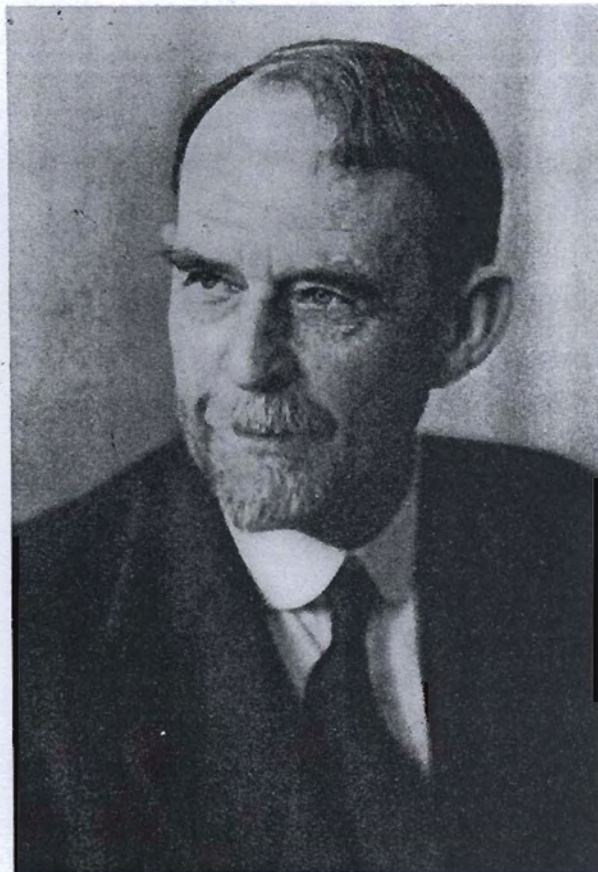
*Anormale Chromosomengruppen von Drosophila melanogaster nach Einwirkung von Röntgenstrahlen. Ein Fragment des punktierten Chromosoms ist abgebrochen und hat sich an ein anderes Chromosom geklebt. Modifiziert nach Morgan 1932.*

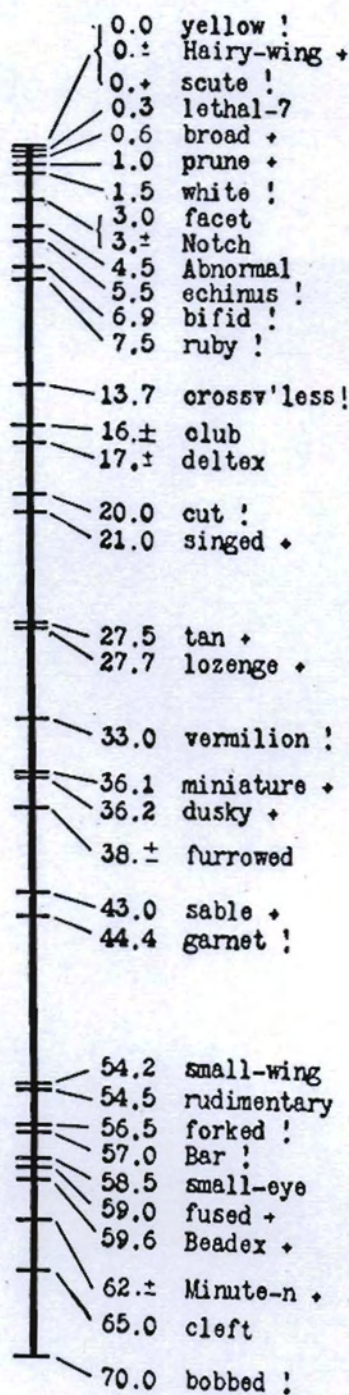
tationen genannt, durch den Verlust eines kleinen Chromosomenteils oder die Verschiebung eines kleinen Fragmentes an ein anderes Chromosom hervorgerufen werden können. Beim Verlust eines großen Fragmentes ist die Vererbungsreihe nicht lebensfähig.

Beim Studium der seltenen spontanen Brüche und Neubildungen bei Drosophila-Weibchen («crossing over»), sowie bei der Beobachtung künstlich herbeigeführter Brüche und Neubildungen haben Morgan und seine Schüler die Gene an ganz bestimmten Orten in jedem Chromosom lokalisieren können. Man kennt heute aufs Genaueste die Lage von ungefähr 500 Genen bei Drosophila, Gene, die die Farbe und die Form der Augen bestimmen, außerdem Farbe und Form des Körpers, die Länge, Form und Stellung der Flügel, Zahl und Form der Dorsalborsten, und vieles andere. So kennt man z. B. im Chromosom I (dem stäbchenförmigen Chromosom der Abb. S. 1569) das Gen, das die gelbe Körperfarbe bestimmt, es ist in einer Extremität des Chromosoms lokalisiert (yellow o.o) (s. Abb. S. 1567), während der Faktor der Augenform (Bar) 57,0 Einheiten vom gelb entfernt ist. Für den Mais hat man ähnliche Chromosomenkarten aufzeichnen können, auch bei einigen anderen Pflanzen und Insekten konnte man gewisse Gene in bestimmten Chromosomen lokalisieren. Beim Menschen weiß man, in welchem Chromosom die Gene der Farbenblindheit, der Hämophilie, gewisser erblicher Geistesstörungen usw. sich befinden. Heute steht die Erforschung der Natur und der Physiologie der Gene im Vordergrund. Die Größe des Gens liegt außerhalb des Bereiches des Sichtbaren. Man vermutet, daß es sich um Moleküle handelt oder zum mindesten um bestimmte, stabile Gruppierungen von Ato-

men. Wenn infolge eines Traumas die Anordnung in einer Keimzelle verändert wird, so zeigt sich dieser Wechsel im Aufbau des Gens morphologisch durch das Auftreten einer Mutation. Im Gegensatz zu den früher genannten «chromosomalen» Mutationen werden solche Mutationen «faktorielle» genannt. Selbstverständlich kann dasselbe Gen verschiedene Modifikationen in seinem Atomaufbau erfahren. In einem solchen Fall zeigt sich in der morphologischen Skala eine Mutations-

*T. H. Morgan, der gegenwärtig bedeutendste Vertreter der amerikanischen Vererbungswissenschaft.*





«Karte» des Chromosoms I von *Drosophila*, die genaue Anordnung einer gewissen Anzahl von Genen zeigend. Nach Morgan, Bridges und Sturtevant 1925.

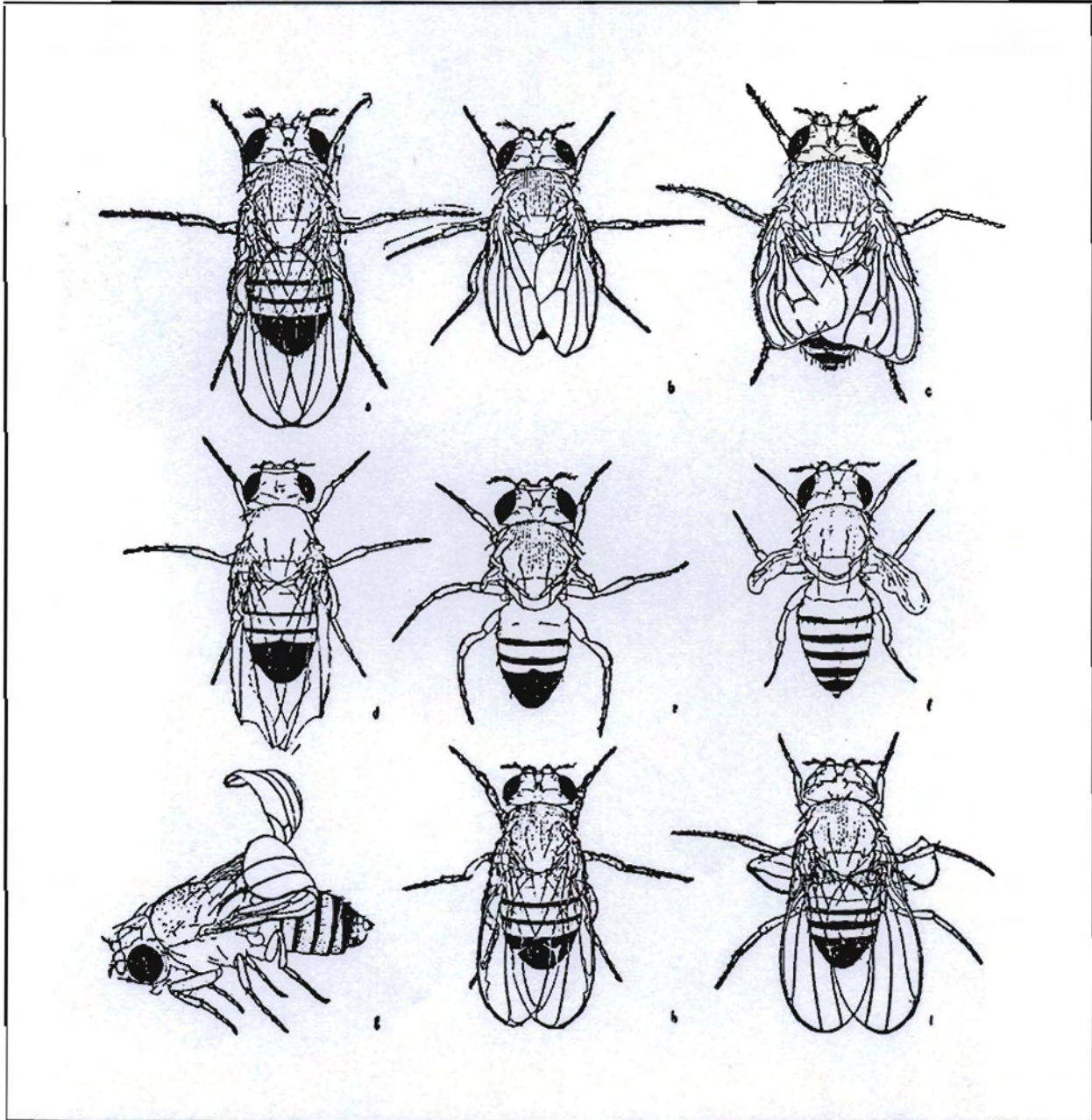
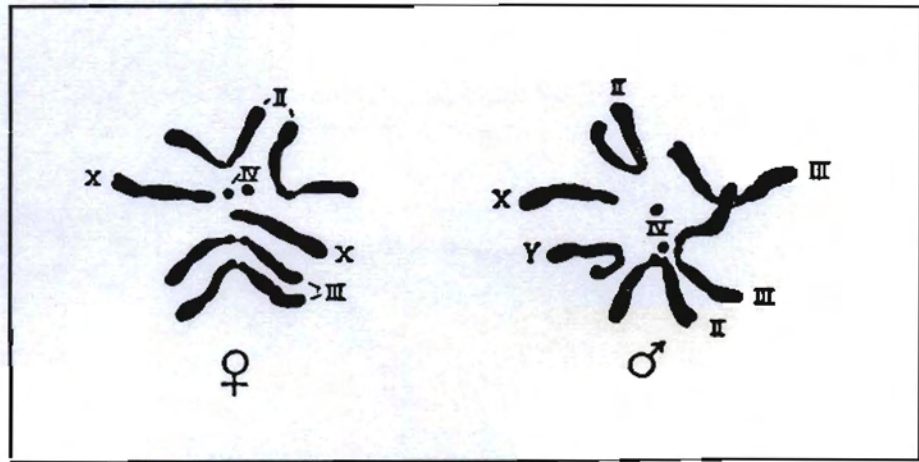
reihe an ein und demselben Erbcharakter; diese Mutationen werden als «allelomorph» oder «allel» bezeichnet. Das Auge der wilden *Drosophila* ist rot, man hat aber in den Zucht-reihen Individuen mit der Augenfarbe weiß, elfenbein, rohseidenfarben, kirschfarben, apri-kosenfarben, eosin und blutrot gefunden. Alle diese Farben haben ihren Ursprung in einer Mutation ein und desselben Gens, sie sind also «allel». Die Häufigkeit der Mutationen ist ver-änderlich je nach Zucht und Gen, im Mittel treten sie ungefähr in einem Verhältnis von 3:100000 auf. Die Mutationen können nach allen Richtungen auftreten, ein Tier mit eosin-

farbenen Augen kann in der Reihe seiner Nachkommen Individuen mit jeder anderen Augenfarbe haben.

Die Ursache der spontanen Mutation ist unbekannt, aber es ist doch schon gelungen, analoge Mutationen experimentell zu erzeugen. *Richard Goldschmidt* erreichte 1929 als erster künstliche Mutationen bei *Drosophila* durch die Einwirkung subletaler, erhöhter Tempera-tur. Durch andere Autoren wurden darauf-hin etliche Mutationen erzeugt durch Einwir-kung extrem kalter und warmer Tempera-turen, dann durch Röntgenstrahlen, ultra-violette Strahlen, Radon und gewisse chemi-sche Agentien sowohl bei *Drosophila* als auch bei anderen Tieren mit Einschluß einiger Säugetiere und bei einigen Pflanzen. Die Ver-suche haben gezeigt, daß die ultravioletten und die Röntgenstrahlen eine ganz bestimmte Wirkung auf die Chromosomen und die Gene der Keimzellen ausüben, da nach solchen Bestrahlungen chromosomale oder faktorielle Mutationen auftreten. Es wäre denkbar, daß diese in der Therapie so oft verwendeten Strah-len auch in den menschlichen Keimzellen Mu-tationen erzeugen, die bei den Nachkommen der behandelten Personen auftreten würden. Der Wirkungsmechanismus der Gene, der zur Realisierung der äußeren Merkmale führt, ist bis heute unbekannt. Für den Augenblick muß man sich mit der unbestimmten Erklärung begnügen, daß der Aufbau des Gens im gan-zen Organismus ein gewisses physiologisches Gleichgewicht bewirkt, das das Auftreten eines äußeren Merkmals ermöglicht. Wenn der Auf-bau des Gens durch eine Mutation verändert wird, so entsteht ein anderer Gleichgewichts-zustand, der die Erscheinung eines allelen Merkmals hervorruft.

Ein weiteres, wichtiges Problem der Verer-bungslehre ist die Geschlechtsbestimmung. Bei den bisexuellen Arten kann man immer, wenn man eine große Zahl von Nachkommen über-blickt, feststellen, daß die beiden Geschlech-ter in gleicher Zahl vorkommen, außer in eini-gen ganz besonderen Ausnahmefällen mit Par-thenogenese, eingeschlechtlichen Reihen usw. Dieses konstante Verhältnis 50% ♂:50% ♀ zeigt, daß auch die Verteilung der Geschlechter von einem Vererbungsmechanismus reguliert wird. Die cytologischen Untersuchungen ha-ben erwiesen, daß bei vielen tierischen und pflanzlichen Arten ein spezielles Chromoso-menpaar unterschieden werden kann – sog. Geschlechtschromosomen – das bei den bei-

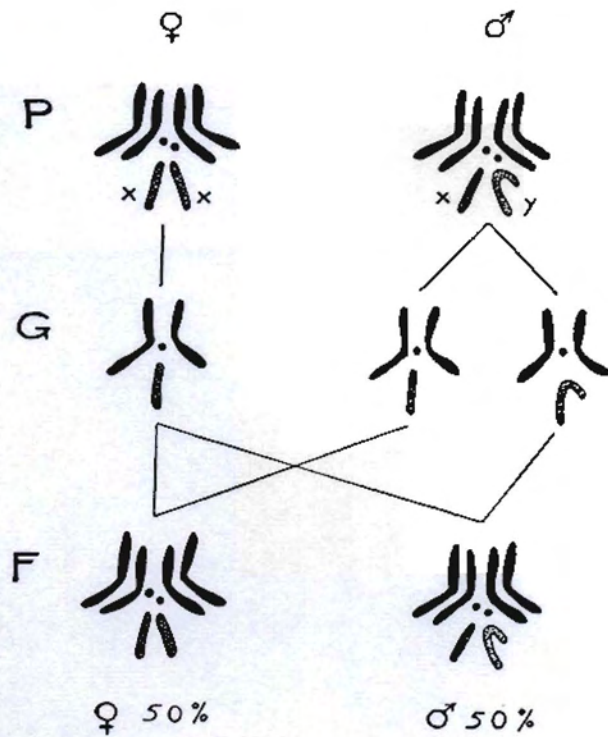
Männliche und weibliche  
 Chromosomengruppen  
 bei *Drosophila*.  
 Nach Morgan 1932.



9 Flügelmutationen bei *Drosophila*: a) Normalflügel, b) Miniaturflügel, c) Rudimentärflügel, d) abgeschnittener Flügel, e) flügellos, f) Stummelflügel, g) gerollte Flügel, h) Deltaflügel, i) Bithorax (4flügelige Form). Nach Morgan 1932.

den Geschlechtern nicht identisch ist. Beim einen Geschlecht ist das Paar homogen aus zwei gleichen Chromosomen zusammengesetzt, während es beim anderen Geschlecht heterogen aus zwei verschiedenen Chromosomen besteht. Das eine, das X-Chromosom, ist den beiden X-Chromosomen des anderen Geschlechts gleich, während das andere, das Y-Chromosom, eine vollständig verschiedene Form besitzt. Bei *Drosophila*, dem Menschen u. a. ist es das Männchen, das das heterogene Chromosomenpaar trägt, bei den Schmetterlingen, den Vögeln u. a. ist es das Weibchen. Das Geschlecht des künftigen Embryos ist im Augenblick der Befruchtung durch die Vereinigung der Geschlechtschromosomen bestimmt. Wenn das Männchen der Träger des heterogenen Chromosomenpaares ist, wird es zwei Arten von Spermatozoiden erzeugen, solche mit X- und solche mit Y-Chromosomen. Das Weibchen wird dagegen nur Eizellen mit X-Chromosomen abgeben. Bei der Befruchtung gibt es zwei Möglichkeiten: entweder befruchtet ein X-Chromosom-Spermatozoid die X-Chromosom-Eizelle, dann entsteht die Weibchen-Chromosomenkombination XX, oder aber durch die Befruchtung mit einem Y-Chromosom-Spermatozoid bildet sich in der befruchteten Eizelle und damit im ganzen Individuum die männliche Kombination XY. Da die Befruchtung rein zufällig ist, werden, wenn man mit großen Zahlen rechnet, die beiden Befruchtungstypen in gleicher Zahl auftreten. Die Geschlechtschromosomen unterscheiden sich nicht immer durch Form oder Größe von den gewöhnlichen Chromosomen. Sie schließen wie die anderen Gene ein, dies ist wenigstens beim X-Chromosom der Fall, das Y-Chromosom ist mehr oder weniger «leer». Natürlich werden sich die Erbfaktoren dieser Gene im Lauf der Generationen anders verhalten als die gewöhnlichen, denn sie sind an die Verteilung der X-Chromosomen gebunden; man nennt sie «geschlechtsgebunden». So ist z. B. beim Menschen die Farbenblindheit dadurch gekennzeichnet, daß sie nur bei Männern vorkommt und nur durch Frauen übertragen wird, deshalb muß sie durch einen im X-Chromosom lokalisierten, rezessiven Erbfaktor bedingt sein.

Die Untersuchungen haben den Beweis erbracht, daß das Y-Chromosom im Prozeß der Geschlechtsbestimmung gar keine Rolle spielt. Das Studium der durch experimentelle genetische Störungen hervorgerufenen Intersexualität hat verschiedene Autoren zu ein-



*Schema der chromosomalen Geschlechtsbestimmung bei Drosophila. Das Weibchen trägt das homologe Geschlechtschromosomenpaar XX und bildet Eizellen, die alle ein X-Chromosom enthalten. Das Männchen trägt das heterologe XY-Chromosomenpaar und bildet deshalb in gleicher Zahl zwei Arten von Spermatozoiden, solche mit X- und solche mit Y-Chromosomen. Bei einer großen Zahl von Befruchtungen finden sich die männlichen und weiblichen Kombinationen in gleichen Mengen. Schemazeichnung der Verf.*

gehenderer Beschreibung des Mechanismus der Geschlechtsbestimmung geführt. So haben Goldschmidt mit weltbekannten Versuchen an *Lymantria dispar*, Bridges an *Drosophila*, Seiler am Schmetterling *Solenobia* u. a. m. in dieser Richtung gearbeitet. Das Geschlecht ergibt sich aus einem bestimmten Gleichgewichtszustand zwischen den X- und den gewöhnlichen Chromosomen. Ein bestimmter Gleichgewichtszustand im Augenblick der Befruchtung bestimmt die Entwicklung des männlichen Geschlechtes, ein anderer Gleichgewichtszustand die des weiblichen Geschlechtes. Wenn weder der eine noch der andere dieser Gleichgewichtszustände im Augenblick der Befruchtung besteht, erfolgt die Entwicklung eines geschlechtlich anormalen Individuums.

Diese kurze Übersicht der heutigen Hauptprobleme der Vererbungslehre zeigt, daß in der allgemeinen Biologie trotz der ansehnlichen bis jetzt gewonnenen Ergebnisse für die Vererbungsforscher eine Fülle entscheidender Probleme zu lösen bleibt.