

Die Vererbbarkeit somatischer Erwerbungen.
(Neue Tatsachen zur Beurteilung dieser Frage.)

Von

R. Demoll, München.

Mit 1 Textabbildung und Tafel XV und XVI.

(Eingegangen am 20. April 1920.)

Vor kurzem habe ich einen mißbildeten Schlundknochen eines Karpfens beschrieben, um damit einen Beitrag »Zur Frage nach der Vererbung vom Soma erworbener Eigenschaften« zu liefern.

Es handelte sich um einen breiten, wohlausgebildeten Mahlzahn (Abb. 2 und 3), den größten, der den Schlundknochen aufsitzenden Zähne, der bei dem (hier nochmals reproduzierten) Stück derart aus der Kauebene herausgebogen war, daß eine Teilnahme am Kaugeschäft ausgeschlossen werden durfte. Ich glaubte ferner erschließen zu können, daß der Zahn auch nicht etwa ursprünglich normal gestanden habe und erst später aus der Normalebene abgedreht worden sei. All dies war nur deshalb interessant genug, festgestellt zu werden, weil dieser untätige Zahn eine typische Mahlfläche entwickelt hatte. So mußte ich damals annehmen, daß Schlundknochenzähne der Karpfen ihre Kaufläche nicht erst durch Funktion erwerben, sondern daß hier ein bereits Ererbtes vorliegt.

Mittlerweile hat Johanna Stoß die Entwicklung der Schlundzähne des Karpfens als Doktordissertation bei mir in erfolgreicher Weise bearbeitet. Diese Untersuchung förderte neben einer Bestätigung meiner Schlußfolgerungen mehrfach überraschende Momente zutage. Ich gebe sie hier im Auszug wieder.

Schlundknochen — *Ossa pharynges inferiora* — nennt man die Rudimente des 5. Kiemenbogens, der seine Funktion, Kiemen zu tragen, verloren hat. Er dient häufig als Antagonist für die Bezahnung der *Ossa pharyngea superiora*, das sind die oberen Enden der übrigen vier Kiemenbögen. Bei einigen Fischen ist der Schlundknochen selbst bezahnt, so bei den einheimischen Weißfischen. Die Zähne sind meist spitz (Abb. 1), und es wirken ursprünglich die der rechten Seite denen der linken entgegen. Bei einigen Weißfischen

— am extremsten bei Karpfen, Karausche, Schleie —, bei denen die Schlundknochen durch Bänder verwachsen sind, arbeiten diese Zähne jedoch nicht mehr gegeneinander, sondern gegen eine dorsal gelegene Hornplatte, die einen Fortsatz des Basi occipitale bildet.

Die Schlundzähne des Karpfens finden sich im normalen ausgewachsenen Zustand in je drei Reihen auf jedem Schlundknochen. Die mediane Reihe besteht aus drei Zähnen, von denen der mittlere der größte ist (Abb. 2). Der vorderste unter ihnen trägt keine Kaufläche, er ist spitzhöckerig und weist schon durch sein Aussehen darauf hin, daß er am Kaugeschäft nicht teilnimmt. Er steht viel zu tief, um die Kauplatte erreichen zu können.

Die mittlere, sowie die lateralste Reihe besteht auf jeder Seite nur aus einem einzigen Zahn, der eine typische Kaufläche trägt. Selten findet man einen Karpfen, bei dem alle 5 Zähne eines Schlundknochens vorhanden sind.

Diese Zähne, die uns bereits an einem wenige Wochen alten Karpfen entgegentreten, stellen jedoch nicht das erste »Gebiß« des Tieres dar. Es handelt sich hier bereits um die zweite Zahnfolge, um die zweite Dentition. Die ihnen vorausgehende erste Dentition, die uns erst durch die Untersuchung von Stoß bekannt wurde, wird uns später noch zu beschäftigen haben.

Diese zweite Dentition weicht bei den Weißfischen während des Lebens einer dritten und evtl. vierten Dentition. Es besteht also ein Zahnwechsel. Beim Karpfen ist der Zahnwechsel zwischen der zweiten und einer folgenden Dentition noch nicht einwandfrei festgestellt. Trotz der großen Menge von Ersatzzähnen wird er von einigen Forschern (Arcangeli) bezweifelt. Doch sprechen verschiedene Momente dafür, daß abgenützte Zähne auch hier ersetzt werden. Jedenfalls legen sich, sobald die zweite Dentition in Funktion tritt, auch schon die Ersatzzähne an. Bei Karpfen von ein und mehr Jahren lassen sich die Ersatzzähne durch Präparation freilegen. Man findet sie an der inneren Seite der beiden Schlundknochen unter den Kauzähnen, als in Vorwülstungen der Schleimhaut gelegen. Sie stehen in keiner starren Verbindung mit dem Knochen, sondern liegen ganz im Bindegewebe, umgeben von einem Zahnsäckchen. Besonders stark entwickelt fand sie Stoß an einem elfsömmerigen Karpfen (Abb. 4). (Die Zahnkeime der einen Seite sind herauspräpariert.) Mazeriert man einen Schlundknochen vorsichtig, so bleibt der Zahnkeim mit einem Rest des Bindegewebes am Knochen haften. Abb. 5 zeigt dies von der Seite gesehen. Neben dem Zahn der zweiten Reihe liegt sein Ersatzzahn. Man sieht an ihm sehr deutlich die gut ausgeprägte Kaufläche, und man erkennt, wie tief er unter den funktionierenden Zähnen liegt.

Die Untersuchung von Stoß hat nun folgendes entschieden:

1. Alle Mahlzähne werden sofort mit wohlausgebildeter Mahlfäche angelegt (Abb. 6).
2. Die Höckerzähne der medianen Reihe werden von Anfang an als Höckerzähne angelegt (Abb. 7).
3. Die Ersatzzähne gleichen den zu ersetzenden Zähnen, sie entstehen wie diese und zeigen deren Form, obwohl sie in der Tiefe der Schleimhaut, ohne Kontakt mit dem Knochen, von dem Kaugeschäft in keiner Weise beeinflußt werden können (Abb. 8, 9).

Die Abb. 6 gibt ein Bild von der Entwicklung der zweiten Dentition. Wir sehen beiderseits den Hauptzahn der medianen Reihe längsgeschnitten. Bei beiden ist die Anlage der Kaufläche, die von der Schleimhaut etwas überlagert wird, deutlich zu erkennen. In derselben Weise legen sich auch die Ersatzkeime an. In Abb. 16 ist der Ersatzkeim des Hauptmahlzahn eines dreisömmerigen Karpfens im Schnitt getroffen.

Beweisender wohl noch als diese Schnitte sind die aus älteren Karpfen herauspräparierten Ersatzkeime eines Hauptmahlzahn. Abb. 8 zeigt einen solchen, von oben gesehen.

Wie der vordere höckerartige Zahn sich von Anfang an in seiner definitiven Form pyramidenförmig anlegt, ist aus der Abb. 7 zu sehen. Den Ersatzkeim für diesen Zahn finden wir in der Abb. 9 von der Seite aufgenommen. Seine erste Anlage ist in Abb. 7 neben dem Zahn der zweiten Dentition angeschnitten.

Im Bereiche der zweiten und späteren Dentition bleibt also der Funktion nicht mehr viel zu tun übrig, um die Zähne ihrer endgültigen Gestalt zuzuführen. Die Höckerzähne machen keine erkennbare Veränderung mehr durch, nachdem sie aus der Schleimhaut sich herauszubohren beginnen. Die Mahlzähne aber erfahren im allgemeinen nur eine noch etwas präzisere Abschleifung ihrer Kauflächen. Wie weit diese jedoch schon bei den Ersatzkeimen gediehen ist, läßt sich der Aufnahme in Abb. 8 entnehmen.

Bieten diese Tatsachen schon an und für sich Material bedeutsam genug, um bei der Beurteilung der zu Anfang genannten Frage berücksichtigt zu werden, so gewinnen sie noch erheblich durch die Feststellung, daß die Zähne der ersten Dentition, die nie zu einer kauenden Funktion gelangen, den wohlausgebildeten Urtypus der schlanken spitzen Weißfischzähne zeigen. Sie legen sich im ausgeschlüpften Fisch mit dem 4. bis 6. Tage an, und zwar entstehen sie als drei nadelspitze Zähne jederseits. Eine Kaufunktion können diese Zähne ihrer Form wegen nicht ausüben, dann aber auch nicht, weil

in diesem Entwicklungsstadium ihr Antagonist, die Kauplatte, noch aus weichem Epithel besteht und nur eben die ersten Anzeichen einer Verhornung erkennen läßt (Abb. 11). Die Zähne, die ungefähr mit dem 14. Tage ausgebildet sind, tragen keinerlei Zeichen eines weiteren Wachstums; es fehlen in ihrer Pulpa die Odontoplasten; das Epithel, das außen dem Dentin anliegt, hat regressiven Charakter. In der Tat sind diese Zähne auch nach 4—5 Wochen vom Bindegewebe resorbiert, nachdem sie im Wachstum vom umliegenden Gewebe überholt worden sind. Abb. 11 zeigt den Querschnitt durch die Schlundkopfhöhle eines 14 Tage alten Karpfens. Aus der ventralen Seite ragen rechts und links von der Mitte je zwei dieser Zähne heraus. Zwei weitere sind, da nicht alle sechs in einer Querebene liegen, auf anderen Schnitten zu verfolgen. Noch ehe die Zähne der ersten Dentition resorbiert sind, haben sich die der zweiten bereits angelegt.

Das Vorhandensein dieser spitzen Embryonalzähne weist darauf hin, daß ursprünglich diese Form auch beim Karpfen bleibenden Charakter hatte. Die Abstammung von dem Weißfischtypus läßt dies nicht überraschend erscheinen. Sie sind als ein phylogenetischer Rest einer früheren Zahnform aufzufassen. Sie erinnern damit an die Canini der Wiederkäuer, die, angelegt, dann allerdings als Keim schon wieder resorbiert werden, oder an die Zähne der Bartenwale, die ebenfalls nicht zur Funktion kommen. Von den verschiedenen Dentitionen hatte diese erste keine Gelegenheit sich eine Kaufläche zu erwerben, da die Hornplatte noch fehlte. Alle übrigen Dentitionen haben durch eine typische Mahlbewegung ihre spitze oder kegelförmige Gestalt im Gebrauch verloren und sie zu einem Mahlzahn abgeschliffen.

Nachdem durch die Untersuchung von Stoß festgestellt war, daß alle Zähne, die sich beim Kauakt beteiligen, schon als Mahlzähne fix und fertig angelegt werden, daß andererseits die erste Dentition sowie der Höckerzahn der übrigen Dentitionen unbeeinflußt blieb von dieser Umbildung der Mahlzähne, war es mir von Interesse, zunächst festzustellen, ob die zweiten und späteren Dentitionen in derselben Weise aus isoliert existierender Erbanlage hervorgehen wie die erste und zweite Dentition, oder ob eine gesonderte Anlage besteht zwar für die erste Dentition, während alle folgenden sich von einem gemeinsamen Erbteil ableiten. Die Frage läßt sich leicht entscheiden. Die Abb. 8 und 10 geben einen Hauptmahlzahn und seinen Ersatzzahn wieder. Sie lassen deutlich werden, daß die Ausbildung der Kaufläche bei beiden ebenso different ist, wie die Kauflächen der Mahlzähne von verschiedenen Individuen. Das gleiche sieht man auch bei Abb. 5, auf der der Ersatzzahn der 2. Reihe zu finden ist. Wir müssen somit jeder Dentition eine gesonderte, selbständig änderungsfähige Erbanlage zuerkennen.

Jetzt können wir zusammenfassen: Bei den Karpfen tritt die erste Dentition nie in Funktion. Sie besteht aus spitzen Zähnen, wie sie den Weißfischen eigen sind. Die zweite und alle übrigen Dentitionen bestehen aus ausgesprochenen Mahlzähnen. Nur die vordersten Zähne der medianen Reihe, die zur Funktionslosigkeit verurteilt sind, zeigen eine spitzhöckerige Form. Wenn wir uns nun ein Bild zu machen versuchen, wie dies entstehen konnte, ohne eine Vererbung der vom Soma erworbenen Eigenschaften, so werden wir besonders Gewicht darauf legen müssen, daß es nicht eine einzige Mutation gewesen sein konnte, die in orthogenetischer Häufung die Mahlzähne konnte entstehen lassen, sondern daß sowohl für jeden Zahn ein und derselben Dentition als auch für jede einzelne Dentition eine gleiche mutative Veränderung gefordert werden muß, da ja doch — wie oben auseinandergesetzt — nicht nur jeder Zahn (man denke an den spitzhöckerigen Zahn), sondern auch eine jede Dentition auf eine gesonderte Erbanlage wieder zurückzuführen ist. Es müßten also die Umänderungen zwar die erste Dentition verschont haben, andererseits alle übrigen in gleichem Maße und mit Ausschluß des vordersten Zahnes getroffen haben, und es müßte zu gleicher Zeit die Kauplatte entstanden sein. Die Schwierigkeiten einer solchen Annahme treten klar genug zutage, wenn man sich gegenwärtig hält, daß zur gleichen Zeit mehrere vollständig zusammenhanglos existierende Erbanlagen in gleichem Sinne beeinflusst werden mußten. Wenn uns diese Tatsachen der Annahme einer Vererbbarkeit somatischer Eigenschaften geneigter machen, so wird man jetzt in dem entgegengesetzten Verhalten der Mahlzähne der Säugetiere etwas Erklärungsbedürftiges erblicken.

Die Abb. 12 zeigt den Unterkiefer eines 5 Monate alten Kalbembryos; auf der einen Seite sind die Zähne freigelegt und lassen deutlich erkennen, daß hier von einer Vererbung der Mahl Zahnform nicht gesprochen werden kann. Die Mahl Zahnform des Karpfens scheint also vererbt worden zu sein, die der Säugetiere nicht. Der Grund hierfür ist deutlich. Der Säugetierzahn ist mit hartem Schmelz überzogen und besitzt daher ein Minimum von Reaktionsfähigkeit. Dem Karpfenzahn fehlt eigentümlicherweise, wie J. Stoß schon feststellte, jeder Schmelzüberzug. Er bewahrt daher auch in ausgebildetem Zustand noch in hohem Maße seine Reaktionsfähigkeit. Die Abb. 14 und 15 geben einen Längsschnitt des Karpfenzahns in verschiedenen Vergrößerungen wieder; sie zeigen wie die Dentinsäulchen die gesamte Masse des Zahnes ausmachen, sie zeigen wie jeder Schmelz fehlt und wie durch den Gebrauch die Leisten abgeschliffen werden. Diese Abschleifung geht in abnormen Fällen, wie sie gar nicht selten zu

beobachten sind, sehr weit. Abb. 13 gibt einen Schlundknochen wieder, bei dem die Zahnreihe der einen Seite zu hoch stand, und infolgedessen so stark abgeschliffen wurde, daß die Riefen vollständig verschwanden.

Ist der Unterschied hinsichtlich des Grades der Vererbung zwischen Säugetier und Karpfen der denkbar größte, so finden wir andererseits aber auch schon geringe Unterschiede, wenn wir die zweite Dentition beim Karpfen mit den folgenden vergleichen. Die Abb. 6 läßt erkennen, daß auch bei dem bereits in Funktion befindlichen Mahlzahn der zweiten Dentition die Riefenbildung noch sehr gering ist, während bei den darunterliegenden Ersatzkeimen eine Riefenbildung besonders betont wird (Abb. 16).

Bleiben wir bei der Annahme, daß von dem Soma aus eine Beeinflussung der Keime möglich ist, so müssen wir eine solche Beeinflussung in noch höherem Maße zugestehen, wenn diese Keime in bereits aktiviertem Zustand, mithin in ihrem plastischsten Stadium in allernächster Nähe des betreffenden beeinflussenden Organs liegen. Dies ist aber hier der Fall. Die Tätigkeit der Mahlzähne muß jeweils einen Reiz auf die in Entwicklung begriffenen Ersatzkeime ausüben. Während bei der Entstehung der zweiten Dentition nur die Engramme wirksam sind, die durch eine Reihe von Generationen hindurch erworben wurden, treten bei den späteren Dentitionen zu diesen Engrammen noch Originalreize durch die Tätigkeit der zweiten Dentition hinzu, und zwar infolge der großen Nähe in viel stärkerer Form, als es für die Anlagen der zweiten Dentition in den Keimzellen der Fall sein konnte.

Versuchen wir uns den Entwicklungsgang eines Mahlzahnes in einzelne Etappen zu zerlegen, so haben wir nur nötig, den hier wiedergegebenen Bildern zu folgen. Zunächst wird der spitze Zahn stumpf, quer abgestutzt, wie es in Abb. 6 zu sehen ist. Dann treten Riefen auf, und zwar in beträchtlicher Höhe (Abb. 16). Um das endgültige Aussehen zu erhalten, müssen nun diese Riefen eine starke Abschleifung erfahren,

Die beiden ersten Etappen sind — das glaube ich wenigstens wahrscheinlich gemacht zu haben — bereits vererbt. Wie verhält es sich mit der letzten Umbildung, liegt auch hier etwas vor, das als Vererbung aufgefaßt werden kann oder muß? Man wird es kaum erwarten dürfen, und doch zeigt uns ein Vergleich des Schnittes auf Abb. 16 mit dem fertigen, aber noch untätigen, mit dem Knochen noch gar nicht verbundenen Ersatzzahn (Abb. 8), daß hier entschieden eine Reduktion der Riefen hinsichtlich ihrer Höhe stattgefunden haben muß. Ein Schnitt durch den in Abb. 8 abgebildeten Zahn (Abb. 17, 18 und Textabb. 1) läßt uns erkennen, auf welche Weise diese Abtragung

der Erhebungen vor sich geht. Von einer ziemlich scharf hervortretenden Grenze ab zeigen die Dentinröhrchen vollständig verändertes Verhalten. Das feste Gefüge der einzelnen Röhrchen sowie auch der gegenseitige Zusammenhang sind verloren gegangen, sie erscheinen wie ausgelaugt, pinselförmig aufgefasert und halb verfallen. Farbstoff nehmen sie so gut wie garnicht mehr an. Über sie hinweg zieht noch das Schmelzoberhäutchen. An anderen Stellen ist der Zerfall und die Auflösung schon weiter vorgeschritten, und das Schmelzoberhäutchen ist nur noch durch die letzten Reste der aufgelösten Dentinmassen von dem lebendigen Dentin getrennt.

Die letzte Stufe im Werdegang eines solchen Mahlzahnes, die in der Abschleifung der Riefen besteht, ist demnach durchaus nicht aus-

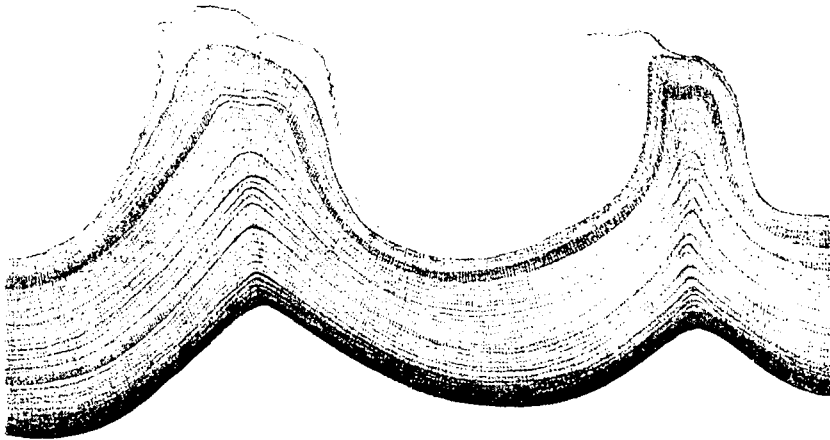


Abb. 1. Schnitt durch einen schon weiter ausgebildeten (in Abb. 8 reproduzierten) Ersatzzahn.

schließlich ein Ergebnis der Funktion des Zahnes, sondern in der Hauptsache ebenfalls ein ererbter Vorgang. Somit bleibt der Funktion nur noch übrig, die Abschleifung noch schärfer und intensiver zu gestalten.

Wenn man auch das Ererbte dieses die Erhebungen verkürzenden Vorgangs wird zugeben müssen, so wird man doch wohl nicht ohne weiteres in diesem Vorgang eine vererbte somatische Erwerbung sehen wollen. Man wird darauf hinweisen, daß hier zwei ganz verschiedene Vorgänge vorliegen: Einmal handelt es sich um ein ständiges Abgerissenwerden kleinster Teilchen an der Oberfläche des Dentins, auf der anderen Seite finden wir in der Entwicklung ein Absterben der distalen Teilchen der Dentinröhrchen. Dort Lösung des Kontakts und erst als Folge hiervon ein Absterben des Losgerissenen, hier ein Absterben, das schließlich zur Unterbrechung des Kontakts führt. Scheinbar ganz verschiedene Vorgänge.

Wenn man sich aber fragt, was könnte von dem Prozeß des mechanischen Abgeschliffenwerdens allenfalls vererbt werden, so wird man bald mehr und mehr sich zu der Antwort gedrängt sehen, eben nur das, was sich hier wirklich als ererbt erweist, nämlich das Herabwandern der Grenzfläche des lebenden Dentins und das Absterben der distal davon gelegenen Teile. Wir dürfen nicht erwarten, in der Ontogenese die Teilchen des Zahnes davonfliegen zu sehen, wir dürfen nicht erwarten, daß solche Augenblicksgeschehnisse, wie sie die Kontinuitätstrennungen darstellen, vererbbar sind. Nur da, wo eine längerdauernde Reaktion vorliegt, besteht die Voraussetzung einer spezifischen Beeinflussung des Keimplasmas. Eine länger dauernde Reaktion ist bei dem Vorgang des Abgeschliffenwerdens aber nur für die jeweilige Abgrenzungsfläche des lebenden Dentins gegeben. Als vererbbar dürfen wir mithin nur die Wanderung dieser Grenzfläche ansprechen, die das Lebendige abschließt, gleichgültig ob gegen Luft oder gegen eine Masse, die durch die Wanderung dieser Grenze zum Absterben verurteilt ist.

Ich glaube daher, daß man bei näherer Betrachtung immer mehr geneigt sein wird, in diesem Entwicklungsvorgang nicht eine mutative Erwerbung zu sehen, die zufällig zu gleichem Resultat führt, wie die mechanische Einwirkung während der Funktion, sondern daß man sich nur noch schwer des Gedankens wird erwehren können, daß hier bis zum Letzten die Ontogenese des Mahlzahnes ein Dokument ist für die Vererbbarkeit somatischer Erwerbungen.

Der Vergleich mit den Mahlzähnen der Säugetiere ist uns von neuem ein Hinweis, daß die Frage nach der Vererbung der vom Soma erworbenen Eigenschaften nicht mit einem Ja oder Nein, sondern viel eher mit einem Ja und Nein zu beantworten sein wird, d. h. man wird zu erforschen haben, welche Eigenschaften, welche Reaktionen des somatischen Plasmas auf die Erbmasse der Keimzellen einzuwirken vermögen und welche nicht ¹⁾.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XV.

Abb. 1. Schlundknochen der einen Seite von verschiedenen Weißfischen. Von links nach rechts Nerfling, Schied, Aitel.

Abb. 2 und 3. Ganzer Schlundknochen eines Karpfens mit anormaler Lagerung des größten Zahns. Abb. 2 von oben; Abb. 3 von hinten gesehen.

¹⁾ Über die mögliche Art und die Bedingungen dieses Geschehens siehe W. Roux, Über die bei der Vererbung von Variationen anzunehmenden Vorgänge. Leipzig 1913, Roux' Vorträge und Aufsätze Nr. XIX.

- Abb. 4. Schlundknochen eines etwa 11 Jahre alten Karpfens, bei dem (auf der rechten Seite des Bildes) die in Schleimhautsäckchen steckenden Ersatzzähne noch erhalten sind.
- Abb. 5. Teil eines Schlundknochens; der tiefer liegende Zahn ist der Ersatzzahn des direkt daneben stehenden.
- Abb. 6. Schnitt durch den Schlund eines etwa 6 Wochen alten Karpfens; es sind beiderseits die Hauptmahlzähne der zweiten Dentition getroffen. Dorsal ist bereits die Schlundplatte angelegt.
- Abb. 7. Schnitt durch den Schlund eines gleichaltrigen Karpfens, wobei der vordere höckerartige Zahn längs getroffen ist (in der linken Hälfte des Bildes); darunter liegt sein Ersatzzahn = dritte Dentition.
- Abb. 8. Aus dem Schleimhautsäckchen herauspräparierter Ersatzzahn des Hauptmahlzahnes (der linken Seite der Abb. 4).
- Abb. 9. Ersatzzahn des spitzhöckerigen Zahns, demselben Schlundknochen (Abb. 4) entnommen.
- Abb. 10. Der zu dem in Abb. 8 abgebildeten Ersatzzahn zugehörige funktionierende Zahn.
- Abb. 11. Querschnitt durch den Schlund eines 14 Tage alten Karpfens. Die spitzen Zähne der ersten Dentition sind z. T. längsgetroffen. Die Kauplatte ist noch nicht ausgebildet; sie besteht noch aus plasmatischen Zellen, die z. T. einen Kern erkennen lassen.

Tafel XVI.

- Abb. 12. Unterkiefer eines 5 Monate alten Kalbes.
- Abb. 13. Schlundknochen eines Karpfens, bei dem die Zähne der einen Seite abnorm weit abgeschliffen sind.
- Abb. 14 und 15. Schnitt durch einen schon funktionierenden Mahlzahn.
- Abb. 16. Schnitt durch den Keim eines Ersatzzahnes.
- Abb. 17 und 18. Schnitt durch einen schon weiter ausgebildeten (in Abb. 8 reproduzierten) Ersatzzahn.
