

Klassische Texte der Wissenschaft

Kärin Nickelsen *Hrsg.*

# Die Entdeckung der Doppelhelix

Die grundlegenden Arbeiten  
von Watson, Crick und anderen



Springer Spektrum

---

# **Klassische Texte der Wissenschaft**

Reihenherausgeber

Prof. Dr. Dr. Olaf Breidbach

Prof. Dr. Jürgen Jost

Prof. Dr. Armin Stock

Die Reihe bietet zentrale Publikationen der Wissenschaftsentwicklung der Mathematik, Naturwissenschaften, Psychologie und Medizin in sorgfältig edierten, detailliert kommentierten und kompetent interpretierten Neuausgaben. In informativer und leicht lesbarer Form erschließen die von renommierten WissenschaftlerInnen stammenden Kommentare den historischen und wissenschaftlichen Hintergrund der Werke und schaffen so eine verlässliche Grundlage für Seminare an Universitäten, Fachhochschulen und Schulen wie auch zu einer ersten Orientierung für am Thema Interessierte.

---

Kärin Nickelsen  
(Hrsg.)

# Die Entdeckung der Doppelhelix

Die grundlegenden Arbeiten von Watson,  
Crick und anderen

 Springer Spektrum

*Herausgeber*

Kärin Nickelsen

München, Deutschland

Klassische Texte der Wissenschaft

ISBN 978-3-662-47149-4

DOI 10.1007/978-3-662-47150-0

ISBN 978-3-662-47150-0 (eBook)

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Springer Spektrum

, korrigierte Publikation 2017

Abdruck der Originaltexte mit freundlicher Genehmigung von Rockefeller University Press

• Avery, Oswald T.; Colin M. MacLeod, Maelyn McCarty (1944): Studies on the Chemical Nature of the Substance Inducing Transformation of Pneumococcal Types: Induction of Transformation by a Deoxyribonucleic Acid Fraction Isolated from Pneumococcus Type III, *Journal of Experimental Medicine* 79 (2): 137–158

• Hershey A, Chase M (1952): "Independent functions of viral protein and nucleic acid in growth of bacteriophage" (PDF), *J Gen Physiol* 36 (1): 39–56

SpringerNature

• Watson JD, Crick FH (1953): A Structure for Deoxyribose Nucleic Acid, *Nature* 171, 737-738

• Watson JD, Crick FH (1953): Genetical implications of the structure of deoxyribonucleic acid, *Nature* 171, 964–967

• Wilkins MHF, Stokes AR, Wilson HR (1953): Molecular structure of deoxyribose nucleic acids, *Nature* 171, 738–740

• Franklin R, Gosling RG (1953): Molecular configuration in sodium thymonucleate, *Nature* 171, 740–741

© Springer-Verlag GmbH Deutschland 2017

Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung, die nicht ausdrücklich vom Urheberrechtsgesetz zugelassen ist, bedarf der vorherigen Zustimmung des Verlags. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Bearbeitungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften. Der Verlag, die Autoren und die Herausgeber gehen davon aus, dass die Angaben und Informationen in diesem Werk zum Zeitpunkt der Veröffentlichung vollständig und korrekt sind. Weder der Verlag noch die Autoren oder die Herausgeber übernehmen, ausdrücklich oder implizit, Gewähr für den Inhalt des Werkes, etwaige Fehler oder Äußerungen. Der Verlag bleibt im Hinblick auf geografische Zuordnungen und Gebietsbezeichnungen in veröffentlichten Karten und Institutionsadressen neutral.

Planung: Stefanie Wolf

Gedruckt auf säurefreiem und chlorfrei gebleichtem Papier

Springer Spektrum ist Teil von Springer Nature

Die eingetragene Gesellschaft ist Springer-Verlag GmbH Deutschland

Die Anschrift der Gesellschaft ist: Heidelberger Platz 3, 14197 Berlin, Germany

---

# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Einführung in die Texte</b> .....	<b>1</b>
	Kärin Nickelsen	
<b>2</b>	<b>Studies on the Chemical Nature of the Substance Inducing Transformation of Pneumococcal Types</b> .....	<b>97</b>
	Oswald T. Avery, Colin M. MacLeod und Maclyn McCarty	
<b>3</b>	<b>Independent Functions of Viral Protein and Nucleic Acid in Growth of Bacteriophage</b> .....	<b>121</b>
	A. D. Hershey und Martha Chase	
<b>4</b>	<b>A Structure for Deoxyribose Nucleic Acid</b> .....	<b>141</b>
	J. D. Watson und F. H. C. Crick	
<b>5</b>	<b>Genetical Implications of the Structure of Deoxyribonucleic Acid</b> .....	<b>145</b>
	J. D. Watson und F. H. C. Crick	
<b>6</b>	<b>Molecular Structure of Deoxypentose Nucleic Acids</b> .....	<b>151</b>
	M. H. F. Wilkins, H. R. Wilson und A. R. Stokes	
<b>7</b>	<b>Molecular Configuration in Sodium Thymonucleate</b> .....	<b>155</b>
	Rosalind E. Franklin und R. G. Gosling	
	<b>Erratum zu: Die Entdeckung der Doppelhelix</b> .....	<b>E1</b>
	<b>Literatur</b> .....	<b>159</b>

Kärin Nickelsen

---

## 1.1 Vorbemerkungen

Die Entdeckung der Doppelhelix-Struktur der DNA (auf deutsch DNS = Desoxyribonukleinsäure) im Jahr 1953 galt lange als eines der bedeutendsten wissenschaftlichen Ereignisse des 20. Jahrhunderts.<sup>1</sup> Nichts weniger als das Rätsel des Lebens hätten die beiden Protagonisten dieser Episode gelöst, James D. Watson und Francis H. Crick. Nichts weniger hätte ihr Aufsatz von 1953 eingeläutet als einen epochalen Wandel in der Erforschung des Lebens. Es waren nicht zuletzt die Protagonisten selbst, die zu diesem Narrativ beitrugen.<sup>2</sup> Die Entschlüsselung der Doppelhelix-Struktur wurde zum Gründungsmythos: zum fulminanten Auftakt einer neuen Disziplin, der Molekularbiologie, die damit zugleich die Einführung ihres Forschungsprogramms auf Molekulargenetik legitimierte.<sup>3</sup>

Mit etwas Abstand betrachtet war die Entdeckung der Doppelhelix-Struktur bei weitem nicht das Erdbeben mit Langzeitwirkung, als das man diese Episode später inszenierte. Die Molekularbiologie, die ihre disziplinäre Tradition auf dieses Ereignis zurückführte, war ein kurzlebiges Phänomen, denn ihr eingeschränkter Bestand an Methoden und Konzepten hielt der Dynamik des Feldes seit den 1980er Jahren nicht stand. Das Gen als Angelpunkt der Forschung wurde abgelöst vom Genom, der Gesamtheit der Gene; und selbst dessen Einfluss wird in jüngerer Zeit zunehmend flankiert von dem Proteom,

---

<sup>1</sup> Kommentare und Korrekturen zu einem ersten Entwurf dieser Einleitung verdanke ich (in alphabetischer Reihenfolge) Robert Meunier, Caterina Schürch, Marina Schütz und Dana von Suffrin.

<sup>2</sup> Siehe z. B. Watson (1968), Crick (1990), Cairns et al. (1992).

<sup>3</sup> Siehe z. B. Abir-Am (1985).

---

Die Originalversion des Kapitels wurde revidiert. Ein Erratum ist verfügbar unter:  
DOI [10.1007/978-3-662-47150-0\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-662-47150-0_8)

---

K. Nickelsen (✉)  
München, Bayern, Deutschland  
E-Mail: [K.Nickelsen@lmu.de](mailto:K.Nickelsen@lmu.de)

der Gesamtheit der Proteine einer Zelle, oder von dem Metabolom, der Gesamtheit aller Stoffwechselprozesse. Watson und Cricks Entdeckung, dass die DNA eine Helix-Struktur aufweist, scheint wissenschaftlich heute kaum noch signifikant. Im Zentrum steht vielmehr die Frage danach, wie die Basensequenz der DNA, helikal organisiert oder nicht, mit anderen strukturellen und funktionalen Elementen von Kern und Zelle interagiert, und wie dieses Zusammenspiel die Ausprägung organismischer Eigenschaften beeinflusst.

Trotzdem ist die Doppelhelix noch heute in Wort und Bild allgegenwärtig, als Ikone des Zeitalters der Lebenswissenschaften. Allein das ist hinreichend, das wissenschaftshistorische Interesse immer wieder auf ihre Entdeckung und spätere Rezeption zu richten.<sup>4</sup> Zu ihrer Zeit waren die Arbeiten von Watson und Crick sowohl als Beitrag zum Verständnis des Vererbungsmechanismus als auch für die Molekularisierung der Lebenswissenschaften im allgemeinen wesentlich. Insofern gelten ihre Aufsätze zur Doppelhelix-Struktur aus dem Jahr 1953 zu Recht als Klassiker der Wissenschaftsgeschichte. Auf Superlative oder Exklusivität muss man dafür nicht zurückgreifen: Beides ist im Rahmen einer so komplexen historischen Entwicklung, wie sie die Lebenswissenschaften im 20. Jahrhundert durchliefen, für einzelne Episoden kaum zu rechtfertigen. Eine angemessene Lektüre der Aufsätze von Crick und Watson erfordert daher ihre Einbettung in den breiteren wissenschaftshistorischen Kontext. Dazu sind heute sehr gute Voraussetzungen gegeben, denn die Geschichte der Molekularbiologie, wie auch die Geschichte der Vererbung insgesamt, wurden in jüngerer Zeit intensiv erforscht. Verwiesen sei etwa auf das breit angelegte Projekt *A Cultural History of Heredity*, bis 2011 geleitet von Hans-Jörg Rheinberger und Staffan Müller-Wille am Max-Planck-Institut für Wissenschaftsgeschichte in Berlin, in dessen Rahmen neue Standardwerke entstanden.<sup>5</sup> Die vorliegende Einleitung will diese Werke nicht verdoppeln. Anliegen der folgenden Seiten ist es vielmehr, zu einer Neu-Lektüre einiger Aufsätze auf dem Weg zur DNA-Struktur einzuladen, deren Kontext vor dem Hintergrund der neueren Forschung erläutert wird.<sup>6</sup> Im Zentrum steht dabei die Frage, wie zu verschiedenen Zeitpunkten des letzten Jahrhunderts über Gene, ihre Natur und ihre Rolle in der Vererbung nachgedacht wurde.

Die Einleitung beginnt mit einer Annäherung an den Begriff des Gens, der im Zuge der so genannten Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln um 1900 in die Wissenschaft eingeführt wurde. Der zunächst nur funktionale Begriff des Gens wurde bald überlagert von einem auch materiellen Begriff des Gens, indem man Gene auf Chromosomen lokalisierte. Damit wurde die molekulare Struktur der Gene zu einem relevanten For-

---

<sup>4</sup> Nelkin and Linde (1995).

<sup>5</sup> Müller-Wille and Rheinberger (2009), Müller-Wille and Rheinberger (2012); als deutsche Einführung: Rheinberger and Müller-Wille (2009). Immer noch lesenswert ist das entsprechende Kapitel von Hans-Jörg Rheinberger im deutschen Standardwerk zur Geschichte der Biologie, siehe Rheinberger (2000b). Klassische Werke der älteren Literatur sind z. B. Olby (1994), Judson (1996); eine Kritik des hierin angebotenen Narrativs zweier „Schulen“, die sich in den Personen Watson und Crick zu einer fruchtbaren Synthese verbanden, findet sich in Abir-Am (1985).

<sup>6</sup> Um die Einleitung sprachlich eingängiger zu gestalten, wurden englische Zitate von der Autorin übersetzt bzw. es wurde aus einer bereits vorliegenden deutschen Übersetzung zitiert. Die Referenz verweist stets auf das englische Original.

schungsgegenstand. Als Methode der Wahl, um diese Frage zu bearbeiten, empfahl sich die Röntgenkristallographie, die zunehmend für die Analyse biologisch relevanter Makromoleküle eingesetzt wurde. Doch war es nicht die Nukleinsäure, die man dafür in den Blick nahm. Bis in die frühen 1950er Jahre war die überwiegende Mehrheit in der Wissenschaft davon überzeugt, dass Proteine die Träger des Erbguts sind.

Zwei schon klassische Experimentalstudien bereiteten der DNA als Erbsubstanz die Bühne; beide Publikationen sind in diesem Buch nachgedruckt und werden aus wissenschaftshistorischer Perspektive erläutert: Dies sind *erstens* die Arbeiten von Oswald T. Avery und seinen Mitarbeitern, publiziert im Jahr 1944, in denen die Autoren dafür argumentierten, dass die stabile Transformation von Bakterien durch ein Agens induziert wurde, das in allen Eigenschaften der DNA glich; *zweitens* die Studie von Alfred Hershey und Martha Chase aus dem Jahr 1952, in der gezeigt wurde, dass die Replikation von Bakteriophagen in ester Linie von der DNA dieser Phagen abhängt. Mit diesen Arbeiten war die Dominanz der Proteine noch nicht beseitigt, aber das Interesse an der DNA geweckt.<sup>7</sup>

Vor diesem Hintergrund beschreibt die Einleitung dann den Weg zur Entdeckung der Doppelhelix in den Jahren 1950 bis 1953, an der verschiedene Personen und Forschungsgruppen beteiligt waren: Rosalind Franklin und Maurice Wilkins am King's College, London; Francis Crick und James D. Watson am Cavendish Laboratory in Cambridge; und schließlich, vor allem in der Rolle des gefürchteten Konkurrenten, Linus Pauling am Caltech, Pasadena. Die Episode ist bis heute weithin bekannt durch die autobiographische Darstellung von Watson, die im Jahr 1968 als *The Double Helix* erschien. Daher wird auch dieses Buch vorgestellt sowie die heftige Debatte, die sich daran vor und nach seiner Publikation entzündete. Schließlich wird schlaglichtartig und an wenigen Beispielen die weitere, rasante Entwicklung der molekulargenetischen Forschung skizziert, die sich schon bald von der Doppelhelix selbst entfernte. Dazu gehört das Meselson-Stahl Experiment, in dem der Nachweis für den Mechanismus der DNA-Replikation erbracht wurde; die Entschlüsselung des so genannten „genetischen Codes“, an der Francis Crick maßgeblich beteiligt war; die Aufklärung der Proteinbiosynthese, in der man die wesentliche Funktion der Gene sah; ein knapper Blick auf die Folgen der „rekombinanten DNA“ und die Anfänge der Gentechnologien und die Entwicklung von dem Fokus auf die Struktur der DNA auf ihre Sequenz. Den Abschluss der Einleitung bildet eine kurze Einordnung der Doppelhelix-Episode in ein größeres Bild, wie es sich aus einer inzwischen post-genomischen Perspektive darstellt. Denn das „Jahrhundert des Gens“, wie Evelyn Fox-Keller das 20. Jahrhundert bezeichnete, ist unwiderruflich vergangen,<sup>8</sup> und die Gene haben ihre dominante Stellung als Forschungsobjekt verloren. Doch vor dem Niedergang stand der Aufstieg, und diesem wendet sich die Einleitung im Folgenden zu.

---

<sup>7</sup> Hagemann (2007) beschreibt, wie bereits vor diesen Experimenten in Mutationsstudien mit UV-Strahlen gezeigt wurde, dass mutagene Wirkung v. a. mit Strahlen erzeugt wurden, deren Wellenlänge im Absorptionsspektrum der Nukleinsäuren lagen. Eine Bedeutung dieser Substanz für die Veränderungen wurde daher vermutet, v. a. in Knapp et al. (1939), doch wurde diese Vermutung international kaum zur Kenntnis genommen und wenige Jahre später (1944) von Edgar Knapp selbst in einem Vortrag wieder relativiert.

<sup>8</sup> Fox Keller (2001a).

## 1.2 Was ist ein Gen und woraus besteht es?

### 1.2.1 Das Gen wird geboren

„Gene“ gibt es erst seit 1909. Es war der dänische Botaniker Wilhelm Johannsen, der diesen Begriff einführte, auf der Suche nach einer Bezeichnung für die zellulären Ursachen von Eigenschaften, ihrer Veränderung und ihrer Weitergabe über Generationen hinweg.<sup>9</sup> Die Erforschung dieser Phänomene hatte im Laufe des 19. Jahrhunderts erheblich an Relevanz gewonnen, und zwar vor allem mit Blick auf die Züchtung von Nutztieren und Saatgut: ein Bereich der Landwirtschaft, der in diesem Zeitraum zunehmend professionalisiert wurde. Welche Eigenschaften für Schafe, Weizen und Weinreben wünschenswert waren, stand dabei weitgehend außer Frage. Doch die traditionellen Praktiken der Züchtung, um diese Eigenschaften hervorzubringen, schienen verbesserungsfähig. An die Stelle einer jahrzehntelangen Abfolge von Versuch und Irrtum sollten gezielte Maßnahmen treten – dazu aber musste man zunächst verstehen, nach welchen Regeln sich Eigenschaften vererben und verändern. Die Arbeit von Gregor Mendel, mit der die Geschichte der Genetik üblicherweise beginnt, ist in eben diesem Zusammenhang zu sehen. Doch war es erst die so genannte „Wiederentdeckung“ seiner Befunde im Jahr 1900, die den Aufstieg der klassischen Genetik einleitete, welche das Feld in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts dominierte. Diese Meilensteine der Geschichte der Genetik werden in den nachfolgenden Abschnitten erläutert.

### Gregor Mendel und die Faktoren der Vererbung

Noch heute sind die drei so genannten „Mendelschen Regeln“ Teil des Schulunterrichtes. In gängiger Formulierung sind dies: *erstens*, die Uniformitätsregel, die besagt, dass Eltern, die hinsichtlich eines Merkmals „reinerbig“ sind, in erster Generation Nachkommen erzeugen, die alle dieselbe Ausprägung des Merkmals aufweisen; *zweitens*, die Spaltungsregel, der zufolge aus Kreuzungen zwischen Individuen, die mit Blick auf ein Merkmal nicht „reinerbig“ sind, Nachkommen hervorgehen, die verschiedene Ausprägungen des Merkmals aufweisen, und zwar in statistisch definierter Häufigkeitsverteilung; *drittens*, die Unabhängigkeitsregel, nach der die Anlagen für verschiedene Merkmale unabhängig voneinander vererbt und rekombiniert werden können. Erläutert werden diese Regeln üblicherweise anhand Mendels eigenem Untersuchungsobjekt, nämlich an der Blüten- und Fruchtfarbe der Erbsen. Nur selten wird bei Einführung dieser Regeln mit hinreichendem Nachdruck betont, dass sie nur für diploide Organismen gelten (also für Organismen mit doppeltem Chromosomensatz), und auch dort bei weitem nicht für alle Merkmale. Doch es ist richtig, dass der Aufstieg des „Gens“ eng mit der Geschichte dieser Regeln verbunden ist, daher beginnt auch die vorliegende Einleitung an dieser Stelle. Die Benennung der Regeln erinnert an Gregor Mendel, einen Augustinermönch in Brünn, eine Stadt in Mähren, damals Teil des Habsburger Reiches. Mendel wurde zu einem der Heroen

---

<sup>9</sup> Johannsen (1909).

der Wissenschaftsgeschichte. Oft wird er als autodidaktischer Eremit beschrieben, der in einem entlegenen Klostergarten am Ende der zivilisierten Welt die Blütenfarben einer Unmenge von Erbsen auszählte. Und obwohl Mendel dabei zu revolutionären Befunden kam, so die immer noch gängige Geschichte, wurden die Ergebnisse dieses genialen Außenseiters von der Fachwelt übergangen. So mussten die Regeln im Jahr 1900 – symbolträchtig: an der Schwelle des neuen Jahrtausends – von etablierten Wissenschaftlern wiederentdeckt werden, bevor man ihre Relevanz anerkannte. Dies erst bahnte den Weg zu einem tiefgreifenden Verständnis der Vererbung.

An dieser Geschichte ist manches falsch, anderes verzerrt und vieles missverständlich. Mendel war durchaus kein ungebildeter Außenseiter. Vielmehr hatte er in Wien ein naturwissenschaftliches Studium durchlaufen, was vom Abt des Klosters nachdrücklich unterstützt und gefördert wurde – schließlich war das Augustinerkloster, in dem Mendel lebte und arbeitete, eng eingebunden in den agrarwissenschaftlichen Aufschwung der Region Mähren. In der Tat war die Gegend zu diesem Zeitpunkt hinsichtlich Agrikultur, Züchtung und Industrie eine der fortschrittlichsten in Europa.<sup>10</sup> Mendel nutzte für seine Studien Methoden, die in diesen Kontexten entwickelt worden waren. Nicht zufällig untersuchte er Erbsen: Diese pflanzen sich selbstbestäubt fort und eignen sich damit zur Generierung reiner Linien. Züchtern war dieser Umstand seit langem bekannt. Für sie war das Problem, das Mendel lösen wollte, von zentraler Bedeutung: die Frage danach, welche Merkmale bei Hybriden in welcher Häufigkeit zu erwarten waren; und warum es immer wieder Rückschläge gab, d. h. warum Generationen später unerwünschte Merkmale wieder auftauchten, die man eigentlich schon verloren zu haben glaubte. Mendel war also keineswegs angetreten, um ein Problem der Vererbungstheorie zu lösen. Er bemühte sich vielmehr um die Beantwortung einer spezifischen Frage der angewandten Forschung (wenn man diesen Terminus trotz seines Anachronismus verwenden möchte). Mendel untersuchte dazu Tausende von Pflanzen verschiedener Spezies. Er forschte unter anderem an Levkojen, Leinkraut, Habichtskraut und Mais – veröffentlicht hat er jedoch nur seine Arbeiten an Erbsen.<sup>11</sup> Diese allerdings genügten, um ihm einen Platz in der Geschichte der Wissenschaften zu sichern.

Was also untersuchte Mendel bei den Erbsen, und was war daran so außergewöhnlich? Anders als die anderen Züchtungsforscher der Zeit nahm Mendel nicht den Wandel der Eigenschaften in ihrer Gesamtheit in den Blick. Er beschränkte sich auf die Untersuchung einzelner, klar divergierender Merkmale, etwa die Farbe von Erbsen oder die Beschaffenheit ihrer Oberfläche; und er versuchte in aufeinander folgenden Generationen statistisch zu erfassen, in welcher Ausprägung diese Merkmale auftraten. Seine Datensätze dazu gingen in die Zehntausende. Nur auf diese Weise kam Mendel zum Befund der regelmäßigen Zahlenverhältnisse, in denen Merkmale der einen oder anderen Ausprägung auftraten, wenn man Eltern der einen oder anderen Abstammung kreuzte. Mendel erklärte diese Befunde durch einen konzeptionellen Kunstgriff. Er hatte es in seinen Studien zu tun mit

---

<sup>10</sup> Orel (1995), Wieland (2004), Wood and Orel (2006).

<sup>11</sup> Mendel (1865).

Merkmalen, die in zwei Formen auftraten: die Erbsen waren gelb oder grün, ihre Oberflächen glatt oder runzlig. Man könnte doch, schlug Mendel vor, die Existenz von „Faktoren“ annehmen, welche die Ausprägung des Merkmals bestimmten. Immer zwei Faktoren sollten für jedes Merkmal vorliegen, z. B. für Erbsenform oder Blütenfarbe. Bei der Kreuzung von zwei Pflanzen würden die Individuen der Tochtergeneration von den Eltern je einen dieser Faktoren erhalten. Die resultierende Faktorkombination wäre dann bestimmend für die Ausprägung des Merkmals, die Mendel als „dominant“ oder „rezessiv“ bezeichnete. Sobald einer der beiden Faktoren in der entsprechenden Ausprägung vorlag, sollte sich die dominante Form des Merkmals zeigen, z. B. gelbe Erbsen; wenn hingegen beide Faktoren in der anderen Ausprägung vorlagen, wäre das Merkmal in der rezessiven Form ausgebildet, z. B. grüne Erbsen. (Diese Vorschläge sind mit Vorsicht zu interpretieren. Einiges spricht dafür, dass Mendel hier an unterschiedliche Zelltypen denkt, wenn er von „Faktoren“ spricht, nicht an die später hineingelesenen Allele als Genorte auf den Chromosomen.<sup>12)</sup>

Mendel publizierte seine Befunde in der Zeitschrift des Naturforschenden Vereins in Brünn; und tatsächlich wurden sie weniger breit rezipiert als sie es verdient hätten. Das lag nicht so sehr daran, dass dies ein abwegiges Publikationsorgan gewesen wäre, wie man lange vermutete. Wir wissen heute, dass die Zeitschrift in einschlägigen Kreisen durchaus gelesen wurde, und dass zudem Mendel selbst für den individuellen Versand des Artikels sorgte (beispielsweise an Charles Darwin). Aber der Kontext und die Fragestellung schienen von den Problemen der zeitgenössischen Naturforschung – etwa von Fragen der Evolutionstheorie und der Entwicklung von Arten – meilenweit entfernt. Es war alles andere als klar, dass hier ein Ansatz vorgestellt wurde, der dazu hätte beitragen können, Darwins Probleme mit der Vererbung vorteilhafter Eigenschaften zu lösen. Zudem erläuterte Mendel seinen Ansatz in einer komplexen, quasi-mathematischen Notation. Überreste davon sehen wir noch heute in der Wahl von Groß- und Kleinbuchstaben für dominante bzw. rezessive Allele. Nur wenige machten sich die Mühe, Mendels Notation zu durchdringen, um den Gehalt und die Implikationen des Beitrags zu verstehen.<sup>13</sup>

Diese Mühe hätte sich jedoch gelohnt, konstatieren wir im Nachhinein, denn Mendels Vorschlag war höchst bemerkenswert – nicht deswegen, weil er versuchte, Eigenschaften mit unterliegenden Ursachen, d. h. inneren Faktoren, in Beziehung zu setzen. Über die so genannten Anlagen von Organismen und deren mögliche Wirkung und Weitergabe nachzudenken, war in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts weit verbreitet. Doch im Unterschied zu anderen ging Mendel davon aus, dass sich die Anlagen der Eltern in der Generation ihrer Nachkommen nicht vermischten. Letzteres war eines der Standardmodelle für Vererbung in dieser Zeit, und es erklärte sehr plausibel, warum etliche Eigenschaften in ihrer Ausprägung zwischen den Eigenschaften der Elternteile lagen, etwa die Körpergröße oder die Hautfarbe. Im Gegensatz dazu schlug Mendel vor, dass die Faktoren (über deren Beschaffenheit und Wesen er nichts weiter äußerte) als solche erhalten blieben und

---

<sup>12</sup> Siehe dazu Müller-Wille and Orel (2007).

<sup>13</sup> Siehe auch z. B. Müller-Wille and Rheinberger (2009).

ohne Veränderung, Fusion oder Mischung weitergegeben wurden. Damit konnte er nicht nur die Häufigkeitsverteilung der Merkmale, sondern auch das Problem der Rückschläge in der Züchtungspraxis erklären. Dieser Vorschlag war in hohem Maße originell und sollte sich als ungemein wirkungsvoll erweisen.

### **Aufstieg der Transmissionsgenetik**

Die Generalisierung von Mendels Idee und die Ausarbeitung ihrer Implikationen über Hybride hinaus erfolgte indessen erst im besagten Jahr 1900. Gleich drei Pflanzenphysiologen stießen unabhängig voneinander auf Mendels theoretischen Ansatz: Carl Correns in Berlin, Hugo de Vries in Amsterdam und schließlich Erich Tschermak-Seysenegg in Wien, letzterer allerdings mit weniger Scharfsinn in der Interpretation.<sup>14</sup> Bleiben wir bei Correns, dessen Arbeiten mit Blick auf die Mendelschen Regeln der Vererbung besonders weitreichend waren. Correns war in seinen Studien an Erbsen auf statistische Regelmäßigkeiten in der Vererbung bestimmter Eigenschaften gestoßen, die mit den Befunden von Mendel übereinstimmten. (Correns hatte bei Carl Nägeli in München studiert, der seinerseits mit Mendel über dessen Erbsen-Experimente korrespondiert hatte. Es ist daher kein Zufall, dass Correns gerade dieses Problem mit diesem Organismus als Forschungsgegenstand wählte und sich dann auf Mendels Regeln bezog.)

Correns gestand Mendel alle Priorität zu; keinesfalls nahm er für sich in Anspruch, die Faktorengenetik erfunden zu haben. Doch nicht nur formulierte Correns die Regeln prägnanter, er löste sie zudem von den spezifischen Eigenschaften der Hybride. So postulierte Correns Annahmen von allgemeiner Gültigkeit: Merkmale werden von unterliegenden Anlagen bestimmt, die paarweise auftreten, unabhängig voneinander vererbt werden, und deren Weitergabe einer regelmäßigen Häufigkeitsverteilung folgt. Was genau man sich unter diesen Anlagen vorzustellen hatte, ließ Correns offen. So schrieb er 1901: „Wir verstehen unter *Anlage* zunächst ganz allgemein den Apparat, durch dessen Anwesenheit in der Eizelle und im Pollenkorn für die Übertragung eines Merkmals der Eltern auf den neuen Organismus gesorgt ist.“<sup>15</sup> Doch lokalisierte Correns diese Anlagen klar im Zellkern, insbesondere auf den Chromosomen, während er annahm, dass es außerhalb des Zellkerns, im Zytoplasma, Mechanismen geben musste, die für die Anwendung der Anlagen und somit für die Ausbildung der Eigenschaften sorgten.<sup>16</sup> So schrieb Correns 1901, er sei auf eine Vorstellung gekommen, mit der er nicht hinter dem Berg halten wollte, obschon er wüsste, dass sie als „arge Ketzerei“ aufgenommen werden würde:

---

<sup>14</sup> Correns (1900), de Vries (1900). Insbesondere Ernst Mayr wies darauf hin, dass Tschermak den Ansatz von Mendel nicht verstanden habe; er plädierte insofern dafür, dass Tschermak nicht gleichberechtigt neben Correns und de Vries aufgezählt werden sollte. Siehe Mayr (1982), S. 730, sowie Monaghan and Corcos (1986), Monaghan and Corcos (1987).

<sup>15</sup> Correns (1924), S. 277.

<sup>16</sup> Siehe zu Correns vor allem die Forschungsarbeiten von Hans-Jörg Rheinberger, publiziert z. B. in Rheinberger (2000a), Rheinberger (2000c), Rheinberger (2015), aber auch die relevanten Kapitel in Rheinberger and Müller-Wille (2009), Müller-Wille and Rheinberger (2012).

Ich möchte nämlich den Sitz der Anlagen, ohne feste Bindung, in den Kern, speziell die Chromosomen verlegen, und daneben noch ausserhalb des Kernes, im Protoplasma, einen Mechanismus annehmen, der für ihre Entfaltung sorgt.<sup>17</sup>

Damit stand Correns vor einem Problem, das nicht einfach zu lösen war. Wenn er die Anlagen in den Zellkern und dort auf die Chromosomen verlagerte, wie konnten sie dann noch die Ausprägung von Eigenschaften im Rest der Zelle beeinflussen? Obwohl Correns nicht zu sagen vermochte, wie der von ihm postulierte Mechanismus aussah, blieb seine Vorstellung im Gespräch. Dazu trugen auch die zellbiologischen Arbeiten von Walter Sutton und Theodor Boveri bei. Die beiden Forscher hatten eine typische (Um-)Verteilung der Chromosomen bei Zellteilungen und Fortpflanzung beobachtet. Chromosomen treten in Körperzellen immer in Paaren auf, in Geschlechtszellen hingegen liegen nur einzelne Chromosomen vor. Letzteres hat zur Folge, dass die Zygote nach Verschmelzung zweier Geschlechtszellen wieder je zwei Chromosomen aufweist. Sutton verwies darauf, dass diese Zahlenverhältnisse der Verteilung der Mendelschen Anlagen genau entsprachen.<sup>18</sup>

Doch nicht alle waren von diesem Konzept überzeugt. Wie weitreichend Correns' Vorschläge waren, welchen Gültigkeitsbereich die Mendelschen Regeln hatten, welche Ausnahmen es zu bedenken gab: diese Fragen zu beantworten, wurde zum Forschungsprogramm der folgenden Generationen. Die angemessene Beschreibung und Erklärung von Vererbungsphänomenen entwickelte sich zu einem lebhaften Bereich der Wissenschaft. Die Mendelschen Regeln waren zwar aus der Forschung an Erbsen hervorgegangen, doch richtete sich das Interesse schnell auf die Frage, ob und inwiefern die Befunde auf die Vererbung menschlicher Eigenschaften zu übertragen waren. Als 1906 der erste Lehrstuhl für die Erforschung dieser Fragen und Probleme eingerichtet wurde, schlug der englische Zoologe William Bateson vor, das Forschungsfeld mit einem eigenen, neuen Namen zu belegen. Sein Vorschlag war „Genetik“ bzw. *genetics*. Aus der Notwendigkeit, über die Forschungsobjekte dieses Feldes zu sprechen, ohne den notorisch mehrdeutigen Begriff der Anlage zu bemühen, entstand 1909 auf Vorschlag von Wilhelm Johannsen das eingangs bereits erwähnte „Gen“. Johannsen bezeichnete weiterhin die Gesamtheit aller Gene eines Individuums als „Genotyp“, im Unterschied dazu die Gesamtheit der am Organismus manifesten Eigenschaften als „Phänotyp“.<sup>19</sup> Mit diesen Begriffen wird heute noch gearbeitet. Doch war Johannsen sehr zurückhaltend darin, das Gen mit spezifischen Annahmen zu verknüpfen:

Das Wort *Gen* ist völlig frei von jeder Hypothese; es drückt nur die sichergestellte Tatsache aus, daß jedenfalls viele Eigenschaften des Organismus durch in den Gameten [d. h. Geschlechtszellen] vorkommende besondere, trennbare und somit selbständige ‚Zustände‘, ‚Grundlagen‘, ‚Anlagen‘ – kurz, was wir eben *Gene* nennen wollen – bedingt sind. [...] Und wenn wir an eine Eigenschaft denken, welche durch ein bestimmtes „Gen“ (durch eine be-

<sup>17</sup> Correns (1924), S. 279; zitiert auch in Müller-Wille and Rheinberger (2012), S. 142.

<sup>18</sup> Siehe z. B. Sutton (1903), Boveri (1904).

<sup>19</sup> Siehe z. B. Meunier (2016) für eine genauere Auseinandersetzung mit den Arbeiten von Johannsen.

stimmte Art von Genen) bedingt ist, können wir am leichtesten „*Das Gen der Eigenschaft*“ sagen, statt umständlichere Phrasen wie „das Gen, welches die Eigenschaft bedingt“ oder derartige Ausdrücke zu benutzen.<sup>20</sup>

Gene waren also für Johannsen diejenigen Faktoren, Elemente, Zustände einer Zelle, die die Ausprägung von bestimmten Eigenschaften bedingten: Allgemeiner ließ sich der Zusammenhang kaum formulieren. Diese Definition unterscheidet sich deutlich von einem Verständnis der Gene, wie es sich in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts etablierte, dass nämlich Gene als diskrete Abschnitte der DNA zu verstehen sind. Wie es zu dieser Engführung kam, ist eine der interessanten Fragen an die Historiographie der Genetik des 20. Jahrhunderts.

Was Johannsen in der zitierten Passage weiterhin vorschlug, war eine bestimmte Sprechweise in Bezug auf das Verhältnis von Genen und Eigenschaften. Man könnte doch von dem „Gen der Eigenschaft“ sprechen, so Johannsen. Schnell wurde dies variiert zu dem „Gen *für* eine Eigenschaft“. Diese letztere Ausdrucksweise sollte sich einbürgern, und sie verband sich rasch und nachhaltig mit der Vorstellung einer direkten Relation zwischen Genen und Eigenschaften. Gene wurden zu spezifischen Ursachen für die Ausprägung spezifischer Merkmale eines Organismus – seien es einfache Merkmale wie Erbsenformen, Augenfarben oder Nasenlängen, seien es komplexe Merkmale wie Musikalität, mathematisches Genie oder Alkoholismus.<sup>21</sup> Dieser reduzierte Blick hatte weitreichende Folgen: Schnell wurde der vermeintlich klare Zusammenhang zur Legitimation eugenischer Eingriffe genutzt. Wenn die Ursache für gesellschaftlich unerwünschte Phänomene – Alkoholismus, Kriminalität, Prostitution, Armut und Krankheit – in der schlechten genetischen Ausstattung der betroffenen Personen lag, hatten pädagogische Maßnahmen keine Aussicht auf Erfolg. Insofern schien es aus dieser Perspektive geboten, Personen mit solchen Eigenschaften entweder zu hospitalisieren und dort zu verhindern, dass sie ihre schlechten Anlagen in die nächste Generationen weitergaben, oder sie durch Sterilisation an der Fortpflanzung zu hindern.<sup>22</sup>

Doch gab es von Anfang an auch Kritiker dieser allzu schlichten Vorstellung von Genen und ihrer Wirkung auf die Eigenschaften eines Organismus. Einerseits zeigte sich, dass die Mehrzahl der Merkmale in ihrer Ausprägung und Vererbung den Mendelschen Re-

---

<sup>20</sup> Johannsen (1909), S. 124.

<sup>21</sup> Die Vorstellung einer simplen Relation von Anlagen zu Eigenschaften bestand bereits lange vor 1909; sie wurde z. B. prominent entwickelt und propagiert von Francis Galton, einem Cousin von Charles Darwin, vgl. etwa Galton (1869), Galton (1883). Mit den Mendelschen Regeln und ihrem begrifflichen und methodischen Inventar gewann diese Position jedoch deutlich an Verbreitung und Popularität.

<sup>22</sup> Zur Eugenik im ersten Drittel des 20. Jahrhunderts gibt es hervorragende Literatur, die hier nicht umfassend zitiert werden kann. Eine immer noch lesenswerte Einführung mit Blick auf Großbritannien und die USA bietet Kevles (1998). Die Geschichte der Eugenik im deutschen Kaiserreich bis in den Nationalsozialismus hinein behandeln z. B. Weiss (1987), Weingart et al. (1988), Weindling (1989) und Weiss (2010). Für ein breit angelegtes, aktuelles Handbuch: Bashford and Levine (2010).

geln nur bedingt oder gar nicht folgte. Hier bestand Klärungsbedarf. Andererseits schien eine Denkweise, die auf mysteriöse, angeborene Faktoren und ihre determinierende Wirkung verwies, alle jüngeren Befunde der Entwicklungsbiologie zu ignorieren – etwa die Einsicht, dass die embryonale Entwicklung dieser oder jener Eigenschaft vom Zusammenspiel einer Vielzahl interner und externer Einflüsse abhing. Einer der schärfsten Kritiker einer reduzierten Faktorengenetik war der US-amerikanische Embryologe Thomas H. Morgan. Sarkastisch merkte er an, wenn ein Mendelianer die Vererbung einer Eigenschaft nicht mit einem Faktorenpaar erklären könnte, würde er einfach zusätzliche Faktoren erfinden, bis schließlich eine Erklärung gemäß Mendelscher Regeln resultierte.<sup>23</sup> Dies brachte eine verbreitete Stoßrichtung der Kritik auf den Punkt.

Doch derselbe Morgan war es dann, dessen Forschung an *Drosophila*-Fliegen dem Konzept der Gene zu nachhaltiger Überzeugungskraft verhalf. Gemeinsam mit seinen Mitarbeitern, darunter Alfred H. Sturtevant, Calvin B. Bridges und Hermann J. Muller, stützte Morgan die immer noch umstrittene Chromosomen-Hypothese von Sutton und Boveri mit neuen Befunden. Morgans Gruppe konnte zeigen, dass bestimmte Merkmale der Fliegen – z. B. eine abweichende Augenfarbe – stets gekoppelt mit ihrem Geschlecht vererbt wurden. Morgans Erklärung war, dass das Gen für Augenfarbe auf dem Geschlechtschromosom lag; so wurde die gekoppelte Vererbung nicht nur plausibel, sondern notwendig. Das überzeugte sogar Morgan selbst. Seine Gruppe begann gezielt (und erfolgreich) nach anderen gekoppelt vererbten Eigenschaften zu suchen und erstellte auf dieser Grundlage „Karten“ für die Verteilung der Gene auf den Chromosomen. Grundlage war die Überlegung, dass die Gene von Eigenschaften, die besonders häufig gemeinsam vererbt wurden, nah beieinander liegen sollten. Die Gene von Eigenschaften, bei denen dies selten geschah, lokalisierte man in größerer Entfernung voneinander oder gar auf unterschiedlichen Chromosomen.

Mit diesen Studien von Morgan an *Drosophila* begann die Blütezeit der so genannten klassischen Genetik, die nach Mustern der Weitergabe von Genen suchte, nach Allelen (wie man die Faktoren jetzt bezeichnete) in dominanter oder rezessiver Ausprägung, nach Erbgängen und nach gekoppelten Merkmalspaaren. Keine Zugeständnisse machte Morgan bei der Wirkungsweise der Gene, mit der schon Correns gerungen hatte. So stellte Morgan klar:

Zwischen den Merkmalen, die von den Genetikern herangezogen werden, und den Genen, die Mendels Theorie postuliert, liegt das ganze Feld der embryonalen Entwicklung, in der die in den Genen implizierten Eigenschaften im Protoplasma der Zelle expliziert werden.<sup>24</sup>

Dieser unbestreitbare Sachverhalt – dass zwischen Genen und Eigenschaften eine komplexe Phase embryonaler Entwicklung liegt – wurde erstaunlich rasch vergessen oder doch weitgehend ignoriert. Stattdessen etablierte sich eine annähernde Gleichsetzung von Ge-

---

<sup>23</sup> Morgan (1909), S. 365.

<sup>24</sup> Morgan (1977), S. 7. Das Zitat stammt aus Morgans Rede anlässlich seiner Ehrung mit dem Nobelpreis für Medizin oder Physiologie im Jahr 1933.

nen und Eigenschaften. Die Übermittlung eines Gens von einer Generation in die nächste war in diesem Denkraum synonym mit der Übermittlung einer Eigenschaft von einer Generation in die nächste. Von diesem zentralen Interesse an den Regeln und Phänomenen der Übermittlung rührt der Name, der sich unter Zeitgenossen für dieses Forschungsfeld einbürgerte: Transmissionsgenetik (*transmittere*, lat. = weitergeben). Dabei konzentrierte sich das Interesse auf die Weitergabe solcher Eigenschaften, die von anderen, als normal angesehenen Eigenschaften abwichen. Es ging nicht um die Erklärung der Tatsache, dass alle Erbsenpflanzen ähnliche Blätter haben, ähnliche Blüten, Früchte und Ranken. Vielmehr wollte man erklären, warum manche Erbsen eine *andere* Farbe hatten. Noch 1942 formulierte in diesem Sinne der britische Genetiker John Burdon Sanderson Haldane:

Genetik ist der Zweig der Biologie, der sich mit angeborenen Unterschieden zwischen ansonsten ähnlichen Organismen beschäftigt. [...] Wie viele andere Zweige der Wissenschaft war die Genetik deswegen erfolgreich, weil sie ihr Forschungsfeld klar absteckte. Angesichts eines schwarzen und eines weißen Kaninchens fragt der Genetiker, wie und warum diese Kaninchen sich unterscheiden, und nicht, wie und warum sie sich ähneln.<sup>25</sup>

Genetik wurde zum Studium der Abweichung, nicht der Regel; und *en passant* hatte sich bei der neuen Ausrichtung der Genetik auf Chromosomen und ihre Kartierung auch der Genbegriff gewandelt. Johannsens Genbegriff von 1909 war funktional angelegt gewesen. Wie oben beschrieben, hatte er Gene als diejenigen Elemente der Zelle konzipiert, welche die Ausprägung von Eigenschaften bestimmten. Weder waren diese Gene auf bestimmte Substanzen festgelegt, noch waren sie lokalisiert. Das änderte sich mit der Chromosomentheorie der Vererbung: Gene wurden nun zu Orten auf Chromosomen. Damit hatte der Begriff eine materielle Komponente gewonnen, ohne jedoch die funktionale Festlegung zu verlieren. Man konnte nun von dem Gen für rote Augen auf dem Geschlechtschromosom sprechen. Die Zusammenführung dieser beiden Aspekte des Gens in einen Begriff – seine Funktion, d. h. sein Einfluss auf die Ausbildung von Eigenschaften, und seine materielle Natur, gar seine Lokalisierung – führte gerade in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts zu erheblichen Missverständnissen darüber, was ein Gen ist und was ein Gen tut.<sup>26</sup>

---

<sup>25</sup> Haldane (1941), S. 11.

<sup>26</sup> Prägnant wurde dieses Problem der unreflektierten Zusammenführung verschiedener Gen-Begriffe von Lenny Moss herausgearbeitet, vgl. Moss (2002).

## 1.2.2 Biologische Makromoleküle und ihre Struktur

Neben dem Aufstieg der Transmissionsgenetik und dem Gen als ihrem Forschungsobjekt ist für den Weg zur Doppelhelix eine weitere Entwicklungslinie zu betrachten, die parallel und weitgehend unabhängig von den beschriebenen Ereignissen verlief: die Molekularisierung der Biologie, die eng verknüpft war mit der Entwicklung zahlreicher neuer Instrumente und Technologien. Zuweilen wurden diese Technologien sogar als das eigentlich wesentliche Element der sich seit dem zweiten Drittel des 20. Jahrhunderts formierenden Molekularbiologie bezeichnet.<sup>27</sup> Erst der damit verbundene Wandel erbrachte die Voraussetzungen dafür, dass die Strukturen biologisch relevanter Moleküle gefunden werden konnten – etwa im Jahr 1953 die Doppelhelix-Struktur der DNA.

So musste zunächst die Tatsache etabliert werden, dass Moleküle *überhaupt* biologisch wesentlich sind. Das scheint aus unserer Sicht trivial. Doch um 1900 gingen die meisten Wissenschaftler davon aus, dass Lebensprozesse an das so genannte Protoplasma gebunden waren, also an den zähflüssigen, zuweilen als körnig beschriebenen Inhalt von Zellen.<sup>28</sup> Dieses Protoplasma galt als Kolloid, d. h. als eine gelartige Masse aus vielen kleinen Molekülen in Dispersion, die sich in wechselnder Zusammensetzung als Aggregate zusammenfanden. Kolloiden wurden ungewöhnliche chemische Eigenschaften zugeschrieben, womit sich zumindest einige der Phänomene in Zellen geeignet erklären ließen.<sup>29</sup> Die konkurrierende Vorstellung, dass man es in lebenden Zellen mit distinkten, wenn auch sehr großen Molekülen zu tun hatte – mit Makromolekülen, wie sie bald genannt wurden –, konnte sich erst Mitte der 1920er Jahre nach Entwicklung der analytischen Ultrazentrifuge durchsetzen. Es zeigte sich, dass die Zellproteine in der Ultrazentrifuge in klar differenzierter Weise sedimentierten. Das bedeutete, dass sie keine unbestimmten Aggregate waren, sondern einzelne Elemente. Hämoglobin war eines der ersten Moleküle, das auf diese Weise identifiziert und in seinem molekularen Gewicht bestimmt werden konnte. Neben die verschiedenen Zentrifugen, die es bald gab, traten andere analytische Techniken, etwa die Elektrophorese, mit der sich die Bestandteile komplexer Proteinmischungen aufgrund ihrer elektrostatischen Eigenschaften trennen ließen. Später kam das Elektronenmikroskop hinzu. Es zeichnete sich ab, dass die Erforschung der Lebensprozesse eng mit der Erforschung der makromolekularen Ausstattung der Zelle verknüpft war – das war das Ende der Kolloidtheorie des Lebens.

Zu diesem Zeitpunkt, d. h. zu Beginn des 20. Jahrhunderts, war es keinesfalls unumstritten, Lebensprozesse mit Rückgriff auf physikalische und chemische Methoden erklären zu wollen. Doch gewann dieser Zugang bald an Verbreitung und wurde stark gefördert, etwa von der US-amerikanischen Rockefeller Foundation, die verstärkt ab den 1930er Jahren für Projekte dieser Ausrichtung Stipendien und Forschungsgelder vergab.

<sup>27</sup> Vgl. zum Folgenden auch Rheinberger and Müller-Wille (2009), Kapitel 7.

<sup>28</sup> Der Begriff wurde 1846 von dem Botaniker Hugo von Mohl vorgeschlagen, um den von Matthias Schleiden verwendeten, unspezifischen Terminus „Schleim“ zu ersetzen; von Mohl (1846); zum Begriff: S. 73. In Schultze (1861) findet sich die Anwendung auf tierische Zellen.

<sup>29</sup> Vgl. Olby (1994), Kapitel 1.