prevents the proper elimination of the antagonistic characteristics. In the second series, if we take the grey batch as the $F_2$ D batch the results agree well with one another, and the grey form is dominant to the normal. In this case, however, there is a third characteristic accompanied by the dominant forms. If we consider them as a single characteristic, we get a pure Mendelian result.

Similarly in the third series, if we take the spindle-shaped eggs as the recessive female $F_1$, their successive generations are in good accordance with the formula demanded by the principle, excepting in the absence of uniform $F_4$ D eggs. This might be due to the small number of worms reared in this case, since flacherie made great havoc among them; and thus most of the worms during the fifth stage died, and we only obtained a small number of moths.

**Brood characteristics** ("Voltinism") of the silk-worm.

The phenomena of inheritance of the brood of the silk-worm also afford-another example of matroclinous inheritance. In my opinion, they come in the same category of inheritance above referred to, but the phenomena are more complicated than in the former cases because the divoltine characteristic is easily disturbed by the influence of temperature during the embryonic stage.

As is well known among Japanese breeders, divoltine breeds may be changed into uni-, di- or multivoltine, by the influence of the temperature during the incubation of the egg. As far as we have experimented, if we expose the eggs to a temperature of about 80° F. and upwards, all the worms which emerge from them will give moths which lay univoltine eggs without exception, while the embryo developedunder a temperature of about 65° F. or less, gave moths which laid all divoltine or multivoltine eggs. Hence the result of experiments made on the subject of brood-character might give rise to great mistakes unless we pay special attention to the temperature during the development of the embryo. On the other hand, the univoltine characteristic was not so easily influenced by the temperature as the divoltine was.

So we come at last to the conclusion that nearly all the characteristics of the silk-worms studied by us since 1900, even those which seem to be non-Mendelian, nevertheless really are Mendelian.

---

# Über intermediäre und alternative Vererbung.

Von Dr. J. Grofs (Neapel).

## 1. Einleitung.

In zwei früheren Arbeiten habe ich versucht, der heute von fast allen Vererbungsforschern geteilten Auffassung, die in den

Mendel'schen Regeln allmächtige, das ganze Gebiet der Vererbung beherrschende, Naturgesetze sehen will, entgegenzutreten. Meine Ausführungen sind so gut wie unbeachtet geblieben. Ich würde es dabei bewenden lassen, wenn nicht in der letzten Zeit einige Arbeiten erschienen wären, die eine Verständigung mit meinen Gegnern wenigstens bis zu einem gewissen Grade möglich erscheinen lassen.

Bevor ich in die Diskussion eintrete, will ich für diejenigen Leser, denen meine früheren Aufsätze unbekannt geblieben sind, meinen Standpunkt noch einmal kurz darlegen.

Mit Darwin, Mendel, Weismann und überhaupt fast allen älteren Forschern unterscheide ich vor allem zwei prinzipiell verschiedene Formen der Vererbung. Bei der intermediären zeigen die Nachkommen eine Vereinigung der Charaktere der Eltern, nehmen also eine Zwischenstellung zwischen diesen ein, die aber stark nach der väterlichen oder mütterlichen Seite verschoben sein kann. Die in der Zygote vereinigten väterlichen und mütterlichen Vererbungsfaktoren wirken also bei der Determinierung des kindlichen Organismus gemeinsam.

Bei der alternativen Vererbung gleichen die Nachkommen dagegen dem einen oder dem anderen Elter. Von den in der Zygote vereinigten Vererbungsfaktoren sind also immer nur die des einen Elters wirksam. Die hierher gehörigen Fälle bilden wieder zwei Kategorien. In der ersten (De Vries'scher Vererbungsmodus) zerfällt bereits die erste Filialgeneration in zwei Gruppen, deren jede einem Elter gleicht und deren Zahlenverhältnisse sehr wechselnd sein können, und ebenso verhalten sich alle weiteren Generationen. In der zweiten Kategorie (Mendel'scher Modus) gleicht die ganze erste Filialgeneration dem einen Elter, der also über den anderen dominiert, während die zweite in dem bekannten Verhältnis von 3 : 1 aufspaltet.

Die Unterschiede zwischen den einzelnen Vererbungsformen beruhen natürlich auf verschiedenem Verhalten der Keimplasmen. Und aus Weismann's Keimplasmatheorie habe ich eine Erklärung abgeleitet, die auch für die schwierigsten Fälle genügt. Mit Weismann betrachte ich das Chromosom als einen Idanten, der sich zusammensetzt aus Iden, welche unter sich potentiell gleichwertig sind. Setzt man Gleichwertigkeit der Chromosomen voraus, so sind natürlich auch alle Ide des Kernes gleichwertig. Jedes von ihnen enthält dann das ganze Keimplasma. Sind die Chromosomen dagegen, wie die Arbeiten von Boveri (1902), Sutton (1902) u. a. darzutun scheinen, verschiedenwertig, und enthält jedes von ihnen nur einen bestimmten Teil der Vererbungssubstanz, so enthält jedes Id ebenfalls nur einen Teil des Keimplasmas, aber alle Ide eines Idanten denselben. Es sind demgemäß auch die Determinanten

oder Anlagen jedes selbständig variierenden Merkmals so oft vorhanden, als gleichwertige Ide im Kern existieren, d. h.: entweder soviel ein Chromosom, oder aber, nach der älteren Auffassung, soviel der ganze Chromosomenkomplex Ide enthält.

Aus dem verschiedenen Verhalten der Determinanten und Ide lassen sich nun in der Tat alle Vererbungsformen unschwer ableiten. Verhalten sich die Determinanten der elterlichen Keimplasmen „harmonisch", d. h., wirken sie am Aufbau des kindlichen Organismus gemeinsam, so muss dieser eine Mischung der elterlichen Merkmale aufweisen (intermediäre Vererbung); sind sie dagegen „exklusiv" gegeneinander, so schließt die Wirkung des einen die des anderen aus, die Nachkommen gleichen also einem der Eltern (alternative Vererbung).

Der Unterschied der beiden Formen der alternativen Vererbung beruht auf der Verschiedenheit im Verhalten der Ide. Wie bei den Determinanten können wir auch bei ihnen verschiedene Affinitätsstufen unterscheiden. Beim de Vries'schen Modus sind, ähnlich wie bei der intermediären Vererbung, die Ide der zu kreuzenden Formen noch sehr ähnlich. Bei der Chromosomenbildung werden daher in jedem Idanten väterliche und mütterliche Ide vereinigt werden. In welchen Zahlenverhältnissen das geschieht, hängt vom Zufall ab. Es findet also ein ergiebiger Austausch von Iden statt. Werden dann durch die Reifungsteilungen väterliche und mütterliche Chromosomen geschieden, so setzt sich jedes von ihnen aus zweierlei Iden in wechselnder Anzahl zusammen. Und ebenso erhalten die Zygoten in jedem Fall beiderlei Anlagen gemischt, und zwar wieder in verschiedenen Zahlenverhältnissen.

Machen wir nun die einfache Annahme — für deren Zulässigkeit ich in einer früheren Arbeit (1906) die Beweise gegeben habe —, dass jedesmal die Form von Iden, resp. Determinanten zur Wirkung gelangt, die in dem betreffenden Keimplasma die Majorität hat, so lassen sich alle an den Bastarden der verschiedenen Mutanten von *Oenothera* sowie an allen sich ähnlich verhaltenden Tier- und Pflanzenformen auftretenden Vererbungserscheinungen befriedigend erklären. Durch den Austausch der Ide entstehen immer neue Kombinationen von solchen. Es kommt nur selten zur Bildung von reinen Gameten. Die Spaltung vollzieht sich deshalb nicht in ganz bestimmten einfachen Zahlenverhältnissen, sondern in mannigfaltigen und im Lauf der Generationen beständig wechselnden. Und schon die erste Filialgeneration ist nicht einheitlich, sondern spaltet in die beiden elterlichen Formen auf. Sind diese beiden wirklich reine Formen, d. h. enthält ihr Keimplasma lauter gleiche Ide, so werden in der Nachkommenschaft beide elterlichen Formen in annähernd gleicher Zahl auftreten, wie das in der Tat bei zahlreichen, von Standfuß ausgeführten Schmetterlingskreuzungen der Fall war.

Enthält aber eine der beiden elterlichen Formen in ihrem Keimplasma bereits einige Ide der anderen, wenn auch in so geringer Zahl, dass sie bei Inzucht nicht zur Geltung kommen, d. h. sich trotz des Idenaustausches nie bis zum Überwiegen summieren können, so muss es bei der Vereinigung der Gameten, die dann ja beiderlei Ide in wechselnden Zahlenverhältnissen enthalten, zu sehr verschiedenen Kombinationen von Iden kommen. Und zwar werden in der Mehrzahl der Zygoten solche Ide überwiegen, die sich in den Keimplasmen beider Ausgangsformen fanden. So erklären sich leicht de Vries' Befunde an *Oenothera*, wo bei Kreuzung der Mutanten mit der Stammform, diese in der Nachkommenschaft stets überwog, während jene nur 20 bis höchstens 45 % der ganzen Ernte betrugen. Während bei den de Vries'schen Mutationen und allen ähnlich sich verhaltenden Fällen, ganz wie bei der gewöhnlichen intermediären Vererbung Austausch der Ide stattfindet, unterbleibt er bei den Mendel'schen Fällen. Hier sind die Ide der zu kreuzenden Formen so verschieden geworden, dass sie sich nicht mehr in einen Idanten vereinigen lassen. Bei der Rekonstitution der Chromosomen nach der Kernruhe werden daher die beiderlei Ide sich wieder rein auf die Idanten verteilen, von denen sie stammen. Es werden daher reine Gameten gebildet und damit die Zahlenverhältnisse der Mendel'schen Spaltungsregel bewirkt. Auch die Dominanzregel erklärt sich befriedigend aus dieser Annahme. Denn, da wie gesagt, in den Mendel'schen Fällen die Idkombinationen nicht wechseln, muss die erste Filialgeneration einförmig sein, d. h. dem einen Elter nacharten.

Für die Verweigerung des Idenaustausches zwischen den Keimplasmen der gekreuzten Formen habe ich den Begriff: Repulsion der Ide eingeführt, dessen ich mich auch in der vorliegenden Arbeit bedienen werde.

Ich nahm also drei verschiedene Vererbungsmodi an, während die Mendelisten mit einem einzigen auskommen zu können glauben. Wir werden daher zu untersuchen haben, ob sich tatsächlich alle einschlägigen Erscheinungen ohne Zwang unter ein Schema bringen lassen.

## 2. Gibt es intermediäre Vererbung?

Bis vor wenig Jahren galt die intermediäre Vererbung, sowohl in der Wissenschaft als in Züchterkreisen, als die am weitesten verbreitete und wichtigste Vererbungsform. Die alternative hielt man für beschränkt auf sogen. „sports", also für eine seltene und belanglose Erscheinung, die besonders für die in freier Natur vor sich gehende Varietäten- und Artbildung ohne Bedeutung sei. Noch Mendel schied wenigstens scharf zwischen den beiden Vererbungsformen. Da dieser Umstand von der sich mit seinem Namen schmückenden Schule immer übersehen oder wenigstens verschwiegen

wird, will ich hier die entscheidende Stelle einer zweiten Arbeit wörtlich zitieren und so hoffentlich der Vergessenheit entreissen: „Bei *Pisum* haben die Bastarde, welche unmittelbar aus der Kreuzung zweier Formen gewonnen werden, in allen Fällen gleichen Typus, ihre Nachkommen dagegen sind veränderlich und variieren[1]) nach einem bestimmten Gesetze. Bei *Hieracium* scheint sich nach den bisherigen Versuchen das gerade Gegenteil davon herausstellen zu wollen. Schon bei Besprechung des *Pisum*-Versuches wurde darauf hingewiesen, dass es auch Bastarde gibt, deren Nachkommen nicht variieren, dass z. B. nach Wichura die Bastarde von *Salix* sich unverändert wie reine Arten fortpflanzen.“ Dieser besonnene Standpunkt des Meisters ist aber von seinen Anhängern längst verlassen worden. Aus den Mendel'schen Regeln, die doch nur für ganz bestimmte, relativ seltene Fälle gelten, hat man allgemeingültige „Naturgesetze“ machen und die Existenz aller sich den Regeln nicht fügenden Vererbungsformen einfach wegdeuten wollen. Und durch Erfindung zahlreicher Hilfshypothesen ist es denn auch gelungen, sogar das Bestehen der intermediären Vererbung in Frage zu stellen.

Und zwar ist es das Nilsson-Ehle'sche Prinzip, das es ermöglichen soll, alle Fälle von intermediärer Vererbung auf das mendelistische Schema zurückzuführen. Wir werden also in erster Linie Berechtigung und Tragweite dieses Prinzips zu untersuchen haben. Dazu müssen wir aber die Bastardierungsexperimente, die ihm zugrunde liegen, einer „exakteren“ Kritik unterziehen, als es von den Vertretern der modernen Erblichkeitslehre geschehen ist.

Nilsson-Ehle (1909 und 1911) kreuzte verschiedene Hafer- und Weizenrassen, die sich durch Farbe der Spelze, Farbe der Körner, Länge der Ähreninternodien, Besitz, resp. Mangel der Ligula, Form der Ähren etc. unterscheiden. In wenigen Fällen ergaben sich echte Mendel'sche Spaltungen; diese interessieren uns hier also zunächst nicht. In den allermeisten Fällen aber war die erste Filialgeneration intermediär ausgebildet. Und zwar bildeten die Formen, in denen väterliche und mütterliche Charaktere sich die Wage hielten, die große Mehrzahl, während die mehr dem einen oder andern Elter nachartenden gradatim seltener wurden, entsprechend dem Grade der Goneoclinie. Aber auch die extremsten Formen waren mit den exquisit intermediären durch zahlreiche fein abgestufte Übergänge verbunden.

Ebenso verhielt sich die zweite Filialgeneration, und in den Fällen, wo die dritte beobachtet wurde, auch diese. Doch traten von der zweiten an neben den intermediären Formen regelmäßig auch reine

1) Unter „Variieren“ ist hier und an der gleich folgenden Stelle natürlich „Spalten“ zu verstehen.

Parentalformen auf, sowie neue im Ausgangsmaterial nicht vertretene, z. B. weißspelzige Haferpflanzen bei Kreuzung von schwarzspelzigen und gelbspelzigen.

Das Resultat der zahlreichen Experimente Nilsson-Ehle's ist, wenigstens bei voraussetzungsloser Betrachtung, ganz das, wie es von meinem Standpunkt aus erwartet werden musste. Die Objekte der Versuche, deren Verlauf ich hier kurz resümiert habe, sind alte Landrassen, also wohl nicht durch Mutation entstanden, sondern durch allmähliche Vervollkommnung nach der einen oder andern Richtung unter Benützung der erblichen fluktuierenden Variation, deren Existenz Nilsson-Ehle im Gegensatz zu vielen andern modernen Vererbungsforschern durchaus anerkennt. Für die genannten Rassen müssen also die Gesetze der intermediären Vererbung gelten, wie ich sie in einer früheren Arbeit (1906, p. 405) aufgestellt habe. Diese gestatten aber auch das gelegentliche Auftreten reiner oder scheinbar reiner Parentalformen, wie ich gegenüber Tammes (1911) und Lang (1911) betonen möchte. Denn der bei der gewöhnlichen intermediären Vererbung herrschende Austausch der Ide muss bei den Nachkommen immer neue Kombinationen erzeugen. Ich sagte daher schon an der eben zitierten Stelle wörtlich: „Bei einigen wenigen Exemplaren endlich werden die Ide des einen Elters so vorherrschen, dass die Charaktere des andern kaum mehr zur Geltung kommen.“ Ich hatte damals hauptsächlich Kreuzung von Arten und natürlichen Rassen im Auge, die sich immer durch eine große Zahl von Merkmalen unterscheiden. Die Wahrscheinlichkeit des Auftretens wirklich reiner Parentalformen ist daher sehr gering. Sie wächst aber mit Abnahme der divergierenden Merkmale, kann daher bei Kreuzung einander nahestehender domestizierter Rassen schon ganz beträchtlich werden. Die genannte Stelle ist von meinen Gegnern übersehen worden. Ihre „endgültigen“ Widerlegungen meiner Auffassung sind also missglückt.

Auch Nilsson-Ehle will die intermediäre Vererbung nicht gelten lassen und versucht daher für die Resultate seiner Kreuzungen eine andere Erklärung. Er nimmt an, dass eine Eigenschaft von mehreren Erbeinheiten bedingt sein kann, von denen jede für sich allein schon die betreffende Außeneigenschaft hervorrufen kann. Jede dieser Einheiten soll nun nach der bekannten Bateson'schen Hypothese mit ihrem Fehlen ein Merkmalspaar bilden, das selbständig mendelt. Das gleichzeitige Vorkommen von zwei oder mehr Einheiten im Keimplasma einer Pflanze soll eine stärkere Ausprägung des betreffenden Merkmals bedingen, als es eine der Einheiten allein bewirken kann. Lang (1911) hat für die von Nilsson-Ehle supponierte Eigenschaft gewisser Rassen die bequeme Bezeichnung „Polymerie“ eingeführt. Sie unterscheidet sich wesentlich von

Mendel'schem Polyhybridismus. Während bei diesen die gekreuzten Formen sich durch mehrere verschiedene Merkmale unterscheiden, ist bei Polymerie der Unterschied auf eine bestimmte Eigenschaft beschränkt, die aber durch mehrere zwar gleichartige, aber selbständige Gene bedingt wird, deren Wirkungen sich kumulieren. Die Spaltungen in den Filialgenerationen polymerer Kreuzungen müssen aber denselben Zahlengesetzen gehorchen wie in jenen polyhybrider. Und wie bei Di-, Trihybridismus etc. die Zahl der Homozygoten sukzessive seltener wird als es bei monohybriden Kreuzungen der Fall ist, so muss es auch bei Di-, Trimerie etc. sein.

Auf dieser Grundlage glaubt also Nilsson-Ehle seine oben erwähnten Kreuzungen von Getreiderassen unter das Mendel'sche Schema bringen zu können. Und das von ihm formulierte Prinzip hat schnell allgemeinen Beifall gefunden und gilt als hinreichend, um die intermediäre Vererbung überhaupt zu beseitigen.

Bevor ich daran gehe, die experimentelle Basis des ganzen Hypothesengebäudes zu prüfen, möchte ich noch auf einige Schlussfolgerungen hinweisen, die Nilsson-Ehle selbst aus seinen Untersuchungen zieht. In der ersten der beiden hier zu besprechenden Arbeiten (1909) sagt der Verfasser: „Wenn die Einheiten durch Mutation entstehen, wird wohl das Entstehen stärker wirkender Einheiten sogen. diskontinuierliche Mutationen, das Entstehen schwächer wirkender Einheiten dagegen geringfügigere, für unsere Auffassung kaum oder gar nicht diskontinuierlich erscheinende Mutationen bezeichnen.“ Ich stimme damit vollkommen überein, nur muss ich den von Nilsson-Ehle beliebten Gebrauch des Wortes Mutation als unstatthaft und irreführend verwerfen. Denn zum Wesen des von de Vries geschaffenen Begriffes Mutation gehört unbedingt die Diskontinuität. Es kann daher „kaum oder gar nicht diskontinuierlich erscheinende Mutationen“ nicht geben. Was Nilsson-Ehle so nennt, sind einfach Variationen. In seiner zweiten Arbeit (1911) erkennt Nilsson-Ehle denn auch das Bestehen „einer wirklich individuellen, fluktuierenden zu distinkten erblichen Veränderungen durch Auswahl allmählich führenden Variation“ an und unterscheidet sich dadurch vorteilhaft von der Mehrzahl der Mendelisten. Nun soll allerdings die kontinuierliche erbliche Variation zustande kommen „teils durch Kombinieren weniger, untereinander unabhängiger Einheiten, teils durch Modifizierung der Wirkung jeder einzelnen Einheit seitens anderer Einheiten“. Ganz klar ist also Nilsson-Ehle's Stellung in der ganzen Frage nicht. Doch das nur nebenbei. Stellen wir uns nun versuchsweise auf seinen Standpunkt, so ergibt sich folgendes. Kreuzen wir zwei Formen, deren Unterschied durch nur eine, aber „stark wirkende“ mendelnde Einheit bedingt wird, also durch Mutation verursacht ist, so erhalten wir monohybride Spaltung in der zweiten Filialgeneration.

Geht das Unterscheidungsmerkmal der beiden zu kreuzenden Formen auf eine Anzahl „schwach wirkender“, also durch kontinuierliche Variation entstandene Einheiten zurück, so werden, wie das bei der Mehrzahl der von Nilsson-Ehle ausgeführten Experimente der Fall war, alle Filialgenerationen in der Hauptsache intermediär erscheinen, und nur wenige Parentalformen auftreten, deren Zahl mit der Zunahme der Einheiten immer geringer werden muss. So verhalten sich aber alte, „lange ohne züchterische Eingriffe angebaute“ Landrassen, geographische Varietäten und Spezies. Also auch die Anwendung des Nilsson-Ehle'schen Prinzips führt zu dem Schluss, den ich schon vor 6 Jahren zog: Arten entstehen nicht durch Mutation, sondern Variation. Und die Frage der Artbildung war die einzige, die mich bei meinen Vererbungsstudien beschäftigte. Das Auffinden von Erbformeln auffallend gefärbter Mäuse oder besonderer Getreiderassen liegt außerhalb meines Interessenkreises.

Es scheint also, dass sich eine Verständigung mit meinen Gegnern auf Grund der Arbeiten von Nilsson-Ehle erzielen ließe. Leider hat mich aber das eingehende Studium der interessanten Ausführungen des Svalöfer Botanikers zu der Überzeugung geführt, dass die experimentelle Basis seiner Theorie nicht einwandsfrei ist.

Schon das einen wichtigen Bestandteil des Nilsson-Ehle'schen Prinzips bildende Kumulieren der Wirkungen von Einheiten, die zusammen dieselbe Eigenschaft bedingen, ist durchaus nicht bewiesen. Nilsson-Ehle (1909) stützt sich besonders auf die Kreuzung zweier Haferrassen. Beide hatten allseitwendige Ähren, gehörten also dem Rispentypus an, dem der Fahnentypus mit einseitwendigen Ähren gegenübersteht. Doch war die Allseitwendigkeit bei der einen Rasse stärker ausgeprägt als bei der andern. In der dritten Filialgeneration fanden sich nun zuweilen Formen, bei denen die Rispen ausgebreiteter, lockerer und schlaffer waren als bei den Parentalformen. Und zwar übertrafen sie auch die elterliche Rasse, die den Rispentypus deutlicher zur Schau trug als die andere. Nilsson-Ehle schließt daraus, dass von den beiden gekreuzten Rassen jede je eine besondere Einheit für den Rispentypus besitze, und dass beide, wenn sie im Keimplasma zusammentreffen, zusammen stärker ausgespreizte Rispenäste ergeben als jede für sich allein. Dieses ist also der klassische Fall für die kumulierende Wirkung von Erbeinheiten. Nur lässt es sich unschwer und überzeugender auch anders deuten. Bei einigen der genannten Kreuzungen traten in der zweiten Filialgeneration auch Fahnentypen auf. Da nun bei Kreuzungen Rispe $\times$ Fahne nach Nilsson-Ehle die erste Filialgeneration immer intermediär ist, so ist anzunehmen, dass bereits das Ausgangsmaterial der Kreuzung $\text{Rispe}_1 \times \text{Rispe}_2$ nicht rein war, sondern die benutzten Rassen in ihrem Keimplasma auch Ein-

heiten des Fahnentypus mit sich führten, also heterozygot waren, und daher den Rispentypus in verschiedenem Grade abgeschwächt aufwiesen. Es ist daher nicht auffallend, dass bei wiederholter Kreuzung (in der dritten Filialgeneration!) auch einige Pflanzen erzeugt wurden, denen die Einheit für den Fahnentypus fehlte, also homozygote Rispentypen. Aus dem intermediären Verhalten der ersten Filialgeneration geht zudem hervor, dass die Kreuzung Rispe × Fahne sich nach dem *Zea*-Typus richtet. Die Heterozygoten müssen also die Allseitwendigkeit in schwächerer Ausprägung aufweisen als die Homozygoten. So lässt sich das Verhalten der Kreuzungen zwischen verschiedenen Rassen von Rispenhafer leicht erklären ohne eine so paradoxe Annahme machen zu müssen wie es das „Kumulieren" doch entschieden ist. Nilsson-Ehle ist zu seiner Hypothese offenbar auch nur deshalb gekommen, weil er auf dem Boden der „Presence-Absence"-Theorie steht. Diese versagt nun aber gerade in dem vorliegenden Falle ganz eklatant. Denn Nilsson-Ehle selbst führt an, dass bei der Kreuzung Rispe × Fahne „ein Teil der Fahnenindividuen der $F_2$ in $F_3$ Spaltung Rispe-Fahne ergab". Das wäre aber unmöglich, wenn der Fahnentypus, wie Nilsson-Ehle annimmt, durch Abwesenheit des Gens für Rispenbildung oder Allseitwendigkeit bedingt würde.

Der von Nilsson-Ehle als beweisend erachtete Fall erweist sich also als durchaus ungenügend; und aus dem sonst mitgeteilten reichen Material lassen sich noch eine ganze Reihe schlagender Beweise gegen die Kumulationstheorie sammeln. Um den Vorwurf zu vermeiden, dass ich Nilsson-Ehle's Befunde willkürlich gedeutet habe, will ich nur einige von ihnen selbst hervorgehobene Tatsachen anführen. Über Kreuzung von braun- und weißährigen Sorten von Sommerweizen sagt Nilsson-Ehle (1909, p. 59): „Unter sämtlichen gekreuzten braunährigen Sommerweizensorten hat nur eine, 0740, zwei Einheiten für die braune Farbe gezeigt; bei den übrigen ist nur eine Farbeneinheit vorhanden. Aus dem Charakter der braunen Farbe ist durchaus nicht ersichtlich, dass die Sorte 0740 zwei Einheiten besitzt. Zwar ist die Farbe etwas (doch unbedeutend) tiefer braun als z. B. bei 0729, aber zwischen 0740 und anderen Sorten, wie 0503, sind keine sicheren Differenzen bemerkbar." Über die Ausbildung der Ligula bei verschiedenen Haferrassen bemerkt unser Autor (1909, p. 90): „dass die beiden in bezug auf Ligulabeschaffenheit etwa gleichwirkenden Einheiten zusammen keine merkbar größere Ligula herbeiführen als jede für sich." Besonders schlagend sind aber Nilsson-Ehle's (1909, p. 105) Ausführungen über die Internodienlänge an den Ähren verschiedener Weizenrassen. „Von den beiden Einheiten für Internodienlänge ergibt die eine, $J_1$, nur wenig längere Internodien als bei der *Tr. compactum*-Form vorhanden sind, die zweite, $J_3$, dagegen viel längere. Beide Einheiten zusammen,

$J_1J_3$, ergeben längere Internodien als $J_1$, aber kürzere als $J_3$[2]).“ Statt einander zu verstärken, schwächen die verschiedenen Einheiten sich also gegenseitig, richten sich also ganz einfach nach den Gesetzen der intermediären Vererbung.

Es ist daher gar nicht zu verwundern, dass, wie bereits oben erwähnt, bei allen von Nilsson-Ehle ausgeführten Kreuzungen die erste, und in den meisten Fällen auch die zweite Filialgeneration ausnahmslos intermediäre Formen aufwies. Vorausgesetzt also, dass die in der dritten resp. zweiten Filialgeneration auftretenden Spaltungen von Nilsson-Ehle richtig gedeutet sind, so gehören die Svalöfer Kreuzungen zum sogen. *Zea*-Typus: $F_1$ intermediär, $F_2$ spaltend im Verhältnis 1 : 2 : 1.

Es wird daher jetzt unsere Aufgabe sein müssen, diesen Typus schärfer zu analysieren als es bisher geschehen ist. In meinen früheren Arbeiten habe ich ihn beiseite gelassen, da bis dahin nur wenige hingehörige Fälle bekannt waren, es sich also um eine seltene Anomalie zu handeln schien. Seitdem hat sich aber gezeigt, dass der *Zea*-Typus eine weite Verbreitung besitzt und daher eine gesonderte Betrachtung erfordert.

Gewöhnlich hält man ihn für einen Spezialfall der Mendel'schen Gesetze, bei dem zwar die Dominanzregel versagt, die Spaltungsregel aber gilt. Formell scheint das ja berechtigt, ist aber doch ein Missbrauch.

Beim reinen *Zea*-Typus sind nicht nur die Individuen der ersten Filialgeneration Zwischenformen zwischen den beiden elterlichen Formen, sondern ebenso alle Heterozygoten. D. h. mit anderen Worten die beiderseitigen Erbeinheiten wirken beim Zusammentreten gemeinsam bei der Determinierung der Merkmale, oder nach meiner in Anlehnung an Darwin und Weismann geschaffenen Terminologie: Die Determinanten verhalten sich harmonisch zueinander. Es gehört also der *Zea*-Typus gar nicht in die Kategorie der alternativen, wie gewöhnlich angenommen wird, sondern in jene der intermediären Vererbung.

Gegen diesen Satz helfen auch alle Hilfshypothesen nichts, die von extrem mendelistischer Seite aufgestellt worden sind, um die Beweiskraft der intermediären Heterozygoten abzuschwächen. Auch Nilsson-Ehle bedient sich ihrer in reichlichem Maße. So operiert er z. B. mit dem auch sonst in der mendelistischen Literatur sehr beliebten Begriff des Abschwächens der Dominanz. Dieser ist aber durchaus unzulässig. Denn das Wesen der Dominanz, wie es Mendel formuliert hat, besteht eben darin, dass die Heterozygoten von den dominant-merkmaligen Homozygoten nicht zu unterscheiden sind. Eine abgeschwächte Dominanz ist daher überhaupt keine.

2) Von mir gesperrt.

Wo sie sich zeigt, beweist sie das Versagen der ersten Mendel'schen Regel. Und diese ist mindestens ebenso wichtig wie die zweite.

Ferner nimmt Nilsson-Ehle, ebenfalls in Übereinstimmung mit anderen Mendelisten, besondere Hemmungsfaktoren an. Bei Kreuzung von Weizenrassen mit verschiedener Internodienlänge „sollen z. B. die Verlängerungsfaktoren durch den Hemmungsfaktor zwar nicht vollständig verdeckt, aber in ihrer Wirkung wesentlich (wenn auch nur scheinbar, äußerlich) abgeschwächt werden." Und Nilsson-Ehle (1911, p. 53) schließt daraus, „dass eine allem Anschein nach allerfeinste kontinuierliche Variation durch das Zusammenwirken distinkter mendelnder Faktoren zustande kommen kann." Das ist aber wieder nicht möglich, denn wirklich mendelnde Faktoren wirken eben nicht „zusammen". Sondern jedesmal dominiert einer über den andern, bringt also dessen Wirkung zum Verschwinden.

Nilsson-Ehle hat nun aber auch noch eine neue Hypothese aufgestellt. Er nimmt besonders „Modifikationseinheiten", welche die Wirkungen der andern abändern. Es ist das wieder ein echt mendelistischer Brauch. Fügen sich die Tatsachen nicht dem Schema, so werden neue Einheiten erfunden. So kann man natürlich alles erklären, nur löst sich dabei das Gesetz in lauter Spezialfälle auf, wird also aufgehoben.

Außerdem müssen wir auch hier wieder sagen, sobald eine Einheit das Wirken einer anderen modifiziert, wirken beide zusammen; es handelt sich also gar nicht um alternative, sondern um intermediäre Vererbung. Obgleich Nilsson-Ehle die Existenz von Modifikationseinheiten „nicht unwahrscheinlich" erscheint, leuchtet sie ihm doch selbst offenbar nicht sehr ein. Denn er hat zur Deutung derselben Fälle gleich noch eine andere Hypothese zur Hand.

Er nimmt an, dass die „Modifizierung" nicht durch besondere Einheiten, sondern (1909, p. 52) „durch in andern Teilen der Pflanzen sich äußernde Einheiten bewirkt wird". Man fragt sich erstaunt, wie es möglich sein soll, dass Eigenschaften eines Pflanzenteils durch Einheiten bewirkt oder auch nur modifiziert werden sollen, die in ihm gar nicht vorhanden sind? Das wäre ja einfach Telepathie. Da ist die Annahme doch viel einfacher, dass sich die Einheiten eines Merkmalspaares beim Zusammentreffen gegenseitig alterieren. Für diese spricht ja außerdem eine erdrückende Fülle von Tatsachen. Wenn die meisten Mendelisten sie trotzdem ablehnen, hat das seinen Grund auch nur in der Herrschaft der Bateson'schen Presence-Absence-Theorie. Denn, wenn die Merkmalspaare vom Vorhandensein und Fehlen einer Eigenschaft gebildet werden, ist die intermediäre Vererbung allerdings nicht ohne Hilfshypothesen erklärbar. Ich habe aber bereits oben gezeigt, dass

Bateson's Theorie unmöglich richtig sein kann, und werde später noch weitere Argumente gegen sie beibringen.

Für die Richtigkeit seiner Hypothese führt Nilsson-Ehle besonders einen Fall an, wo „aus der Kreuzung einer helleren Nuance der schwarzen Spelzenfarbe beim Hafer mit weißen Formen von tieferer Nuance als bei dem Elter hervorgehen.“ Er glaubt, dass wenigstens dieser Fall nicht anders erklärt werden kann als durch die Annahme, dass die Wirkung der Farbeneinheit seitens anderer Einheiten modifiziert wird. Nun hat aber Tschermak (1903) einen ganz ähnlichen Fall bereits vor Jahren ohne Annahme besonderer Modifikationen hinreichend analysiert. Bei Kreuzung von rosablühenden *Pisum arvense* mit weißblühenden *Pisum sativum* erhielt er durchweg rotblühende Hybride. Aus den weiteren Resultaten derselben Zucht konnte nun Tschermak den Beweis erbringen, dass die gemeinsame Stammform beider Parentalformen eine rotblühende Erbse gewesen ist. Die infolge der Kreuzung eingetretene Nuancenverstärkung erklärt sich also einfach durch Atavismus.

Ähnlich verhalten sich ja auch die verschiedenen mendelnden Mäuserassen. Kreuze ich z. B. eine weiße Maus mit einer schwarzen, so erhalte ich wildfarbige graue Nachkommen, dasselbe Resultat bekomme ich aber, wenn ich eine schwarze oder eine weiße mit einer braunen kreuze, oder aber mit einer gefleckten japanischen Tanzmaus. Trotz des ganz verschiedenen Aussehens der Parentalformen ist bei allen genannten und zahlreichen ähnlichen Paarungen das Resultat stets das gleiche: einfarbig graue Mäuse. Alle die zahlreichen Rassen stammen eben von der gewöhnlichen „wilden“ Hausmaus ab, führen also, wie ich das bereits früher (1906) ausgeführt habe, stets noch „graue Ide“ in ihrem Keimplasma mit sich, die sich durch Kreuzung summieren und dadurch dominant werden können.

Hier ist es zudem besonders deutlich, dass Nilsson-Ehle's Annahmen nicht zutreffen können. Nehmen wir besondere Modifikationseinheiten an, die das Weiß zu Grau verdunkeln, das Schwarz aber abschwächen, so müssen wir ihren Besitz allen zur Kreuzung verwandten Rassen zusprechen. Denn alle Kombinationen ergaben stets eine einförmig graue Nachkommenschaft. Dann fragt es sich aber, warum bei Inzucht der verschiedenen Rassen die Modifikationseinheiten nie in Wirksamkeit traten. Ebenso unmöglich erweist sich aber auch die andere Annahme Nilsson-Ehle's, dass die Modifizierung durch in anderen Teilen des Tieres gleichzeitig sich äußernde Einheiten bewirkt wird. Denn es ist doch undenkbar, dass bei den wechselnden Kombinationen stark verschiedener Rassen jene Einheiten ihre modifizierende Wirkung stets so äußern, dass das Resultat immer dasselbe ist, dass also verschiedene Ursachen immer dieselbe Wirkung haben. Die einzige Erklärung, die nicht mit den

Gesetzen der Logik in Konflikt gerät, ist eben die von Tschermak und mir gegebene Zurückführung auf Atavismus. Dann sind es in allen Fällen dieselben Determinanten, die die graue Farbe bewirken, das Resultat muss also dasselbe sein.

Wir haben also gefunden, dass, abgesehen von wenigen monohybriden Kreuzungen, die Dominanzregel für die Nilsson-Ehle'schen Fälle nicht gilt, dass deren Resultate vielmehr lauter neue Belege für die intermediäre Vererbung bringen. Bevor wir ihr Verhalten zur Spaltungsregel untersuchen, scheint es mir geboten, zwei andere Arbeiten zu besprechen, die sich auf das Nilsson-Ehle'sche Prinzip stützen.

Tammes (1911) benutzte zu ihren Untersuchungen über das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung das wildwachsende *Linum angustifolium* und von kultivierten Formen *Linum crepitans*, sowie vier Rassen von *Linum usitatissimum*. Die Kreuzung zwischen Rassen mit behaarten Scheidewänden der Frucht und solchen mit unbehaarten erwies sich als echt Mendel'sche mit Dominanz der Behaarung in der ersten Filialgeneration. Die Hybride von blaublühenden und weißblühenden Rassen gehörte zum *Zea*-Typus mit monohybrider Spaltung in der zweiten Filialgeneration. Bei allen anderen Versuchen (Länge des Samens, Länge und Breite des Blumenblattes, verschiedene Abstufungen der blauen Blütenfarbe, Aufspringen und Geschlossenbleiben der Frucht) waren die Resultate sehr ähnlich, wie bei den Hafer- und Weizenversuchen Nilsson-Ehle's. Die erste Filialgeneration war stets intermediär. Auch in der zweiten traten sichere Parentalformen fast nie auf, wohl dagegen in der dritten. Doch konnte auch diese noch ganz intermediär sein. Tammes meint nun selbst, alle beobachteten Erscheinungen, auch das Auftreten der Parentalformen, könnten durch intermediäre Vererbung erklärt werden, doch sei diese Erklärung „so gezwungen", dass sie glaubt, sie abzulehnen zu müssen. Sie versucht daher die Deutung ihrer Befunde mit Hilfe des Nilsson-Ehle'schen Prinzips, braucht aber nicht weniger als 17 Druckseiten, um diese weniger „gezwungene" Erklärung einigermaßen plausibel zu machen. Da ich bereits bei Besprechung der Arbeiten Nilsson-Ehle's gezeigt habe, dass sein Prinzip keinerlei Beweise gegen die Existenz der intermediären Vererbung enthält, kann ich mich hier darauf beschränken, auf oben Gesagtes zu verweisen. Hervorheben will ich nur, dass Tammes selbst die intermediäre Ausbildung der Heterozygoten konstatiert, damit also selbst zugibt, dass, abgesehen von der echten Mendel'schen Kreuzung: Behaarung × Nacktheit der Fruchtscheidewände, ihr gesamtes Material gar nicht in die Kategorie der alternativen Vererbung fällt.

Wenn die Verfasserin aber glaubt, dass meine Auffassung durch das Auftreten reiner Parentalformen in einigen ihrer Versuche „end-

gültig" widerlegt sei, so irrt sie, denn ich habe nie behauptet, dass bei wiederholter Kreuzung nicht auch die elterlichen Formen gelegentlich wieder zum Vorschein kommen könnten. Ebensowenig ist es mir jemals eingefallen, zu behaupten, dass Arten und Varietäten sich bei der Kreuzung verschieden verhalten. Im Gegenteil ist ein großer Teil meiner früheren Arbeiten dem Nachweis gewidmet, dass zwischen Spezies und Varietät kein Unterschied in dieser Hinsicht besteht, und dass nur die Mutationen sich abweichend verhalten, indem nur für diese die Gesetze der alternativen Vererbung gelten. Wenn also die Beobachtungen von Tammes lehren, „dass Arten und Varietäten sich bei der Kreuzung vollkommen ähnlich verhalten können", so bestätigen sie nur, was ich bereits bewiesen habe.

Mit Hilfe des Nilsson-Ehle'schen Prinzips und des von ihm selbst geschaffenen Begriffs der Polymerie glaubt auch Lang (1911) seine Auffassung der bekannten Castle'schen Kaninchenkreuzungen besser begründen zu können, als es ihm in einer früheren Arbeit (1910) möglich war. Aber auch er muss die intermediäre Ausbildung der Heterozygoten zugeben, welche, wie wir gesehen haben, den *Zea*-Typus zu einem Spezialfall der intermediären Vererbung stempelt. Auf Bateson's Presence-Absence-Hypothese gestützt, glaubt er aber dieser Schwierigkeit begegnen zu können. Er geht von den rot- und weißblühenden Rassen von *Mirabilis jalapa* aus, die sich bei Kreuzung bekanntlich nach dem *Zea*-Typus richten und spekuliert dann so. Beim rotblühenden Homozygoten sind zwei Gene für Rot tätig, deren Wirkung sich zu „Vollrot" summiert. Beim weißblühenden Homozygoten fehlen die Gene für Rot. Beim Heterozygoten endlich haben wir nur ein Gen für Rot. Die Farbe ist also um die Hälfte weniger intensiv als beim roten Homozygoten. Diese Betrachtungsweise erscheint Lang „fast wie das Ei des Kolumbus". Ebenso gewaltsam ist seine Lösung allerdings, nur leider nicht ebenso überzeugend.

Denn konzedieren wir selbst, dass die weiße Blütenfarbe durch das Fehlen der Gene für Rot bedingt wird, so müssen wir dieselbe Annahme auch bei weißblühenden Rassen von *Pisum* machen. Nun sind bei der Kreuzung verschiedenfarbiger Erbsen, wie Mendel nachgewiesen hat und wie seitdem durch mehrere Nachuntersucher bestätigt wurde, die Heterozygoten von den rotblühenden Homozygoten nicht zu unterscheiden. Der Unterschied zwischen dem *Zea*- und dem *Pisum*-Typus, d. h. zwischen intermediärer und alternativer Vererbung bleibt also bestehen. Damit fällt auch Lang's in derselben Arbeit gemachter Versuch, die Kreuzung von Negern und Weißen unter die Mendel'schen Fälle aufzunehmen. Auch hier muss er zugeben, dass die Dominanzregel nicht gilt, die Heterozygoten vielmehr sich von den Homozygoten unterscheiden, also

auch hier intermediäre Vererbung herrscht, wie bei allen Art- und Varietätenkreuzungen.

So sind auch die neuesten Versuche, die intermediäre Vererbung mendelistisch aufzulösen, missglückt, haben ihre Existenz vielmehr an einem großen Material von neuem bewiesen. (Schluss folgt.)

---

## A "Disharmony" in the Reproductive Habits of the Wild Duck (Anas boschas, L.).

By **Julian S. Huxley**, Balliol College, Oxford.

The following facts concerning the behaviour of the Mallard afford a very striking and indeed surprising example, in a wild species and under natural conditions, of what Metschnikoff has taught us to call a Disharmony — a lack of adaptation leading to harmful results for the species; and, since these facts appear not to be widely known, I venture to record them here.

They are as follows: The Wild Duck is monogamous, and the drake or Mallard, though as a rule he neither feeds the sitting female nor helps to bring up the young, yet manifests considerable attachment to his mate. During the time of incubation, the drakes are usually said to take no interest in the ducks, and, congregating into bands, to lead a lazy bachelor existence. This is only partially true; the males do congregate in such bands, but only for part of the time. At intervals the drake returns to the neighbourhood of his sitting mate, stayng there often for hours together. This he will do even if she has built at a long distance from the water. When a duck is put up off her nest, her drake will often be seen to fly up and join her in the air.

So far all is normal and decent. Now comes the disharmony. When a duck flies off her nest, it is often not only her own mate that flies up to join her; other drakes (I believe including those that are resting near their own ducks as well as the temporary bachelors) may fly up from all sides, and set off in pursuit. In April it is a very common sight to see from two to ten drakes thus chasing a single duck, and occasionally there will be many more. She doubles and turns, but, being smaller in size than the drakes, can never escape from them by speed alone. How then do these polyandrous pursuits end? Sometimes the drakes get tired of the chase while still in mid-air, and one by one drop down. If this does not happen, and the duck has at length to come down on the water, there may still be no particular sequal — only a good deal of excited quacking and swimming about and mild fighting — the real husband being finally left alone with his mate. But sometimes, especially when the drakes are very numerous, they regularly mob the single

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 32

Autor(en)/Author(s): Grofs [Groß] Julius

Artikel/Article: Über intermediäre und alternative Vererbung. 607-621