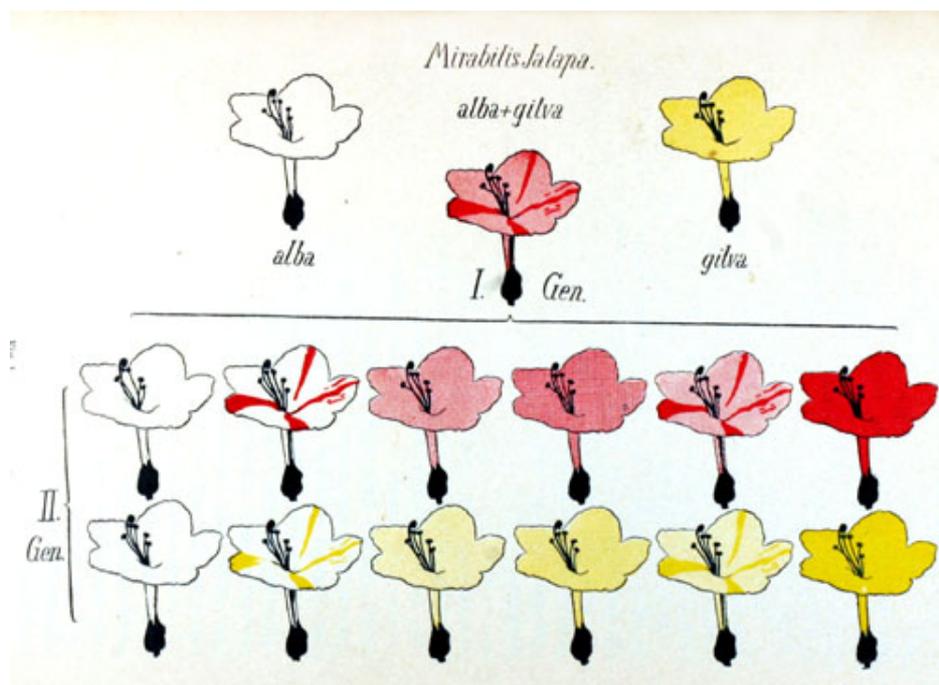


Die neuen Vererbungsgesetze

Nach einem Vortrag, gehalten am 13. Dezember 1911 vor dem Wissenschaftlichen Verein in Berlin, zugleich zweite, ganz umgearbeitete Auflage der <F>Vererbungsgesetze</F>

C. Correns

1912



Copyright (c) 2008 Kurt Stüber.

Permission is granted to copy, distribute and/or modify this document under the terms of the GNU Free Documentation License, Version 1.2 or any later version published by the Free Software Foundation; with no Invariant Sections, no Front-Cover Texts, and no Back-Cover Texts.

A copy of the license is included in the section entitled "GNU Free Documentation License".

Das Original des Werkes wurde freundlicherweise von der Bibliothek des Max-Panck-Institutes für Züchtungsforschung zur Verfügung gestellt.

Gescannt und bearbeitet von Sandra Pietraszek, Februar 2004.

This book has been created using the program make_book.pl, version: 4.0, Date: 2008-Jun-2



Jan. 14

Die neuen Vererbungsgesetze



VON

1864-1883

C. Correns

o. ö. Professor der Botanik in Münster i. W.



07/1912

Nach einem Vortrag, gehalten am 13. Dezember 1911
vor dem Wissenschaftlichen Verein in Berlin,
zugleich zweite, ganz umgearbeitete Auflage der
Vererbungsgesetze

Mit 12 zum Teil farbigen Abbildungen

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12a

1912

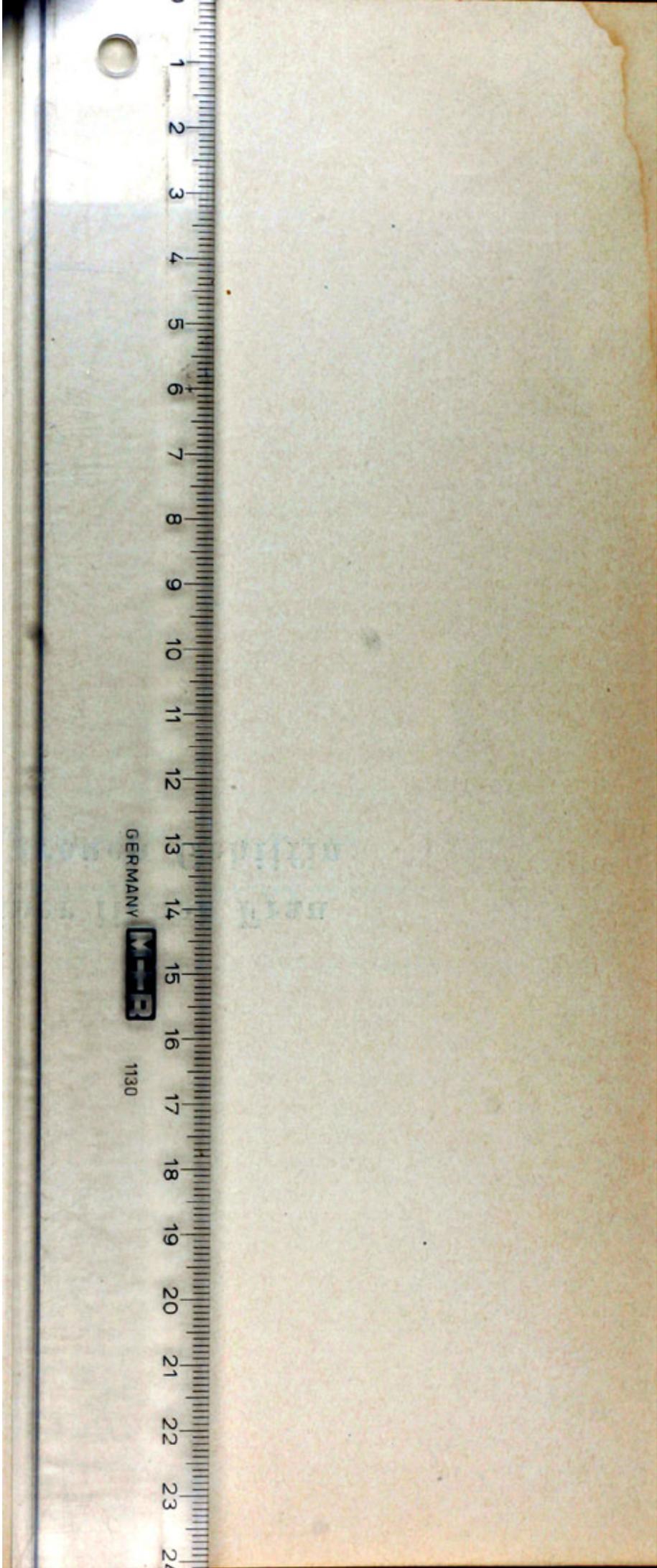
**Alle Rechte,
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten**

Copyright, 1912, by Gebrüder Borntraeger in Berlin

03109 000

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) in Neuruppin.

**Meiner lieben Frau
und treuen Gehilfin**



GERMANY



1130

Vorwort

Der Vortrag, der hier in erweiterter Form wiedergegeben ist, sollte einem Publikum, das im wesentlichen aus Laien bestand, über die neuen Errungenschaften auf dem Gebiete der experimentellen Vererbungslehre berichten. Ich hatte mich deshalb auf das beschränkt, was mir das Wichtigste schien, und statt viele Beispiele zu geben, lieber je eines eingehender besprochen; daß ich, mit wenigen Ausnahmen, eigene gewählt habe, wird man mir nicht verübeln können. Mehrere sind hier zum erstenmal mitgeteilt.

Wir besitzen seit kurzer Zeit eine ganze Reihe zusammenfassender Schriften, auf die für nähere Information und vor allem wegen der Literaturangaben verwiesen sein mag; jede hat ihre besonderen Vorzüge. Ich hoffe aber, daß auch diese kürzere Darstellung nach Umfang und Inhalt einigen Wert haben wird; sie ist gewissermaßen die zweite, freilich sehr veränderte Auflage der „Vererbungsgesetze“ von 1905.

Ich nenne von ausführlicheren Darstellungen, in denen auch viele Fragen behandelt werden, die ich hier nur streifen konnte oder ganz beiseite lassen mußte:

Johannsen, W., Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena 1909.

Godlewski, E., Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik. Leipzig 1909.

Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1911.

Haecker, V., Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig 1911.

Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig 1911.

In englischer Sprache:

Bateson, W., Mendel's Principles of Heredity. Cambridge 1909.

Punnet, R. C., Mendelism. 3. Ed. London 1911.

Darbishire, A. D., Breeding and the Mendelian Discovery. London 1911.



Inhaltsübersicht.

I. Einleitung S. 1—13.

Übertragung und Vererbung S. 2. — Anlagen und Merkmale S. 4.

Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung S. 5.

Selbstbefruchtung und Fremdbefruchtung S. 6. — Vielförmige Nachkommenschaft S. 7.

Bastardierung S. 8. — J. G. Kölreuter S. 10. — G. Mendel S. 10.

II. Die einfachsten mendelnden Bastarde S. 13—36.

Mirabilis Jalapa alba + *rosea* S. 13. Die Eltern und die 1. Generation S. 13. — Das Merkmalspaar S. 15. — Die 2. Generation S. 15. — Die 3. Generation und die folgenden S. 15. — Das Verschwinden des Bastardes S. 17.

Die Erklärung für das Auftreten der dreierlei Nachkommen S. 17. — Homozygoten und Heterozygoten S. 20.

Die Erklärung des Zahlenverhältnisses 1:2:1 S. 20.

Die Verbindung des Bastardes mit seinen Eltern (Rückbastardierung) S. 22.

Die Reinheit der Spaltung S. 23. — Die Art des Spaltens S. 23.

Urtica pilulifera + *Dodartii* S. 24. — Dominieren und rezessiv sein S. 26. — Die Rückbastardierung mit den Eltern S. 27.

Dominieren und Spalten S. 28.

Das Gesetz der Uniformität S. 28. — Scheinbare Ausnahmen. *Digitalis ambigua* + *lanata* S. 29.

Das Spaltungsgesetz und seine Gültigkeit S. 31. — Beispiele S. 32.

Spaltende Merkmale beim Menschen S. 32. — Beispiel: Vererbung der Hyperdaktylie S. 34.

III. Monohybriden, Dihybriden und Polyhybriden S. 36—51. — Galtons Gesetz S. 37.

Zea Mays alba + *coeruleodulcis* als Beispiel eines Dihybriden. —

Die Eltern S. 37. — Die 1. Generation S. 38. — Die 2. Generation

S. 38. — Die Erklärung S. 41. — Das Schachbrettschema S. 44. —

Die 3. Generation und die folgenden S. 44.

VIII

Die praktische Bedeutung der Neukombinationen S. 47.

Zea Mays vulgata + *coeruleodulcis* als Beispiel eines Trihybriden
S. 48.

Polyhybriden S. 49.

Gesetz der Selbständigkeit der Merkmale und Anlagen S. 50.

IV. Der weitere Ausbau von Mendels Entdeckungen S. 52—66.

Die Presence and Absence Hypothese S. 52. — Schwierigkeiten und
ihre Überwindung S. 54.

Abweichungen vom erwarteten Zahlenverhältnis S. 55.

Kreuzungsnova S. 56. — *Linaria maroccana alba* + *rosea* S. 57.
— Erklärung durch Dihybridismus S. 58. — Die dreierlei Weißen
der 2. Generation S. 58. — Die theoretische Bedeutung S. 59. —
Andere Kreuzungsnova S. 60. — Mäusebastarde S. 60. — *Lathyrus*
odoratus S. 60. — *Mirabilis Jalapa alba* + *gilva* S. 61.

Verkoppelung von Merkmalen und Anlagen. *Silene Armeria albida*
+ *rosea* S. 61. — Das Andalusische Huhn S. 64. — Bilsenkraut-
bastarde S. 65.

Nilson-Ehles Weizenbastard S. 65.

V. Nicht spaltende Bastarde S. 66—71.

Mendels Hieracium-Bastarde S. 67. — Die Mulattenfrage S. 67. —
Wirklich konstante Bastarde S. 69.

Die Amphoterogonie S. 69. — *Mirabilis Jalapa variegata* S. 69.

Schluß S. 71—75.

Gibt es Vererbungsgesetze? S. 71. — Ihre soziale Bedeutung S. 72.
Dominierende Eigenschaften S. 73. — Rezessive Eigenschaften S. 73.

Sehr geehrte Anwesende!

Es sind erst ein paar Jahrhunderte her, da ließ ein sorgsamer Vater wohl seinem Sprößling die Nativität, das Horoskop, stellen. Aus dem Stand der Planeten zur Stunde der Geburt suchte dann der Astrolog rechnerisch das künftige Schicksal des Kindleins zu bestimmen. Melanchthon hat daran geglaubt, und Keppler hat noch solche Rechnungen ausgeführt. — Wir wissen nun längst, daß all' das Aberglauben war. Und doch hat jetzt die Biologie einen Weg betreten, der uns wieder dazu führen kann, einem Kinde das Horoskop zu stellen.

Einleitung.

Was aus dem Kinde wird, hängt von zwei Faktorenkomplexen ab; einmal von den Anlagen, die es von Vater und Mutter überkommen hat und auch entfalten kann, und dann von den Bedingungen, unter denen es sich entwickelt. Diese Bedingungen sind, wenigstens zum Teil, im voraus bestimmbar, ja sogar nach Wunsch veränderbar. Würden wir dazu noch von vornherein die Anlagen kennen, die das Kind mitbekommt, und würden wir ermitteln können, welche Anlagen sich entfalten, und wie sie sich entfalten werden, so könnten wir dem Kinde wirklich sein Schicksal vorhersagen. Immer nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit, nicht mit Sicherheit; denn die Gesetzmäßigkeiten jenes Teiles der äußeren Einflüsse, die man Zufall nennt, sind uns unzugänglich. — Es ist auch gut, daß wir in der Taufrede nicht gleich die Biographie werden geben können, denn die Vererbungslehre soll nicht wie eine Wahrsagerin das Zukünftige enthüllen, sie soll uns aber z. B. helfen, das Auftreten ungünstiger Eigenschaften zu verhindern, deren Träger sich und ihren Mitmenschen zur Last fallen.

In den letzten zehn Jahren ist es nun wirklich in vielen Fällen möglich geworden, feste Gesetze aufzudecken, nach denen die Über-

tragung der Anlagen von einer Generation auf die andere erfolgt, und die die Entfaltung der unsichtbaren Anlagen zu den sichtbaren Merkmalen beherrschen. Damit sind wir dem Ziele nähergerückt, die Vererbungslehre in den Dienst des Allgemeinwohles gestellt zu sehen.

Es ist einstweilen nur eine Perspektive in weite Ferne, die sich uns geöffnet hat; es wird noch viel geduldige Arbeit brauchen, bis wir auf Grund unserer Einsicht in die Vererbung mit gutem Gewissen den Eingriff des Staates verlangen können; dieser Zeitpunkt wird aber kommen.

Ich möchte nun den Versuch machen, Ihnen das Wesentliche an dem zu schildern, was wir bis jetzt errungen haben. Wenn dabei in erster Linie von Pflanzen die Rede ist, so wird Ihnen das, nach den eben verklungenen Worten der Einleitung, kleinlich, vielleicht sogar komisch vorkommen. Selten hat sich aber so klar wie hier die Einheit der organischen Welt gezeigt. Zunächst bei Pflanzen gefunden, haben sich die Gesetze auch bald bei Tieren nachweisen lassen, und sie gelten auch sicher ganz allgemein für den Menschen, wenn der Nachweis hier auch auf größere Schwierigkeiten stößt und zurzeit erst für wenige, besonders leicht faßbare Eigenschaften gelungen ist. Wenn ich mich vor allem an die Pflanzen halten werde, geschieht es nicht nur deshalb, weil ich selbst Botaniker bin, sondern auch, und zwar in erster Linie, weil hier alles viel einfacher, übersichtlicher ist. Ich werde aber nicht versäumen, auf zoologische Beispiele hinzuweisen, und es soll auch das, was wir von der Anwendung der neuen Vererbungsgesetze auf den Menschen wissen, kurz behandelt werden.

I.

Übertragung und Vererbung. Das Wort Vererbung ist aus dem Alltagsleben in die biologische Wissenschaft hinübergenommen worden und hat dabei, wie es so zu gehen pflegt, seinen ursprünglichen Sinn geändert. Ein Grundstück, ein Haus, ein Vermögen vererbt sich vom Vater auf den Sohn, will heißen: es geht, wegen des genetischen Zusammenhanges zwischen Vater und Sohn, aus dem Besitz des einen in den Besitz des anderen über; der Übergang

aus der einen Hand in die andere ist derselbe wie etwa beim Kauf. Einen Vorgang, der dieser „Vererbung“ im alltäglichen Sinne entspricht, nennen wir in der Biologie gar nicht Vererbung, sondern Übertragung. Sie liegt z. B. vor, wenn das Kind dieselbe Krankheit zeigt, wie die Mutter, weil es schon im Mutterleib von Krankheitskeimen angesteckt wurde, und kann auch im Experiment nachgemacht werden. Füttert man z. B. eine Motte mit Sudan, einem roten, in Fett löslichen Farbstoff, so wird nicht nur das Tier selbst rot gefärbt, auch seine Eier und die daraus schlüpfenden Räumchen sind bei gewöhnlicher Ernährung noch rot.

Hat dagegen der Sohn die Haarfarbe des Vaters geerbt, oder um ein allbekanntes Beispiel zu gebrauchen, „vom Vater die Statur, des Lebens ernstes Führen,“ von der Mutter „die Frohnatur und Lust zu fabulieren“, so spricht auch der Biologe von Vererbung. Dieser Vererbungsvorgang stimmt aber nur so weit mit der Vererbung eines Besitztums überein, als auch hier die genetischen Beziehungen zwischen Eltern und Kindern im Spiele sind. Die Eigenschaft selbst, die roten oder schwarzen Haare, oder die Charakteranlagen, werden nicht direkt von der einen Generation der folgenden weitergegeben. Die Keimzellen der Eltern, aus deren Vereinigung das Kind entsteht, zeigen die Merkmale nicht; sie treten beim Kind erst wieder ganz neu auf. In diesen Keimzellen muß aber doch etwas vorhanden sein, was dafür sorgt, daß sich beim Kind später im Laufe der Entwicklung dasselbe Merkmal zeigt, das beim Vater vorhanden war. Dieses Etwas nennen wir die Anlage für das Merkmal, und eine solche Anlage muß schon beim Vater dafür gesorgt haben, daß bei ihm das Merkmal aufgetreten ist, er hat sie von einem seiner Eltern erhalten usw.

Von der Natur dieser Anlagen wissen wir sehr wenig, obschon gerade hier die experimentelle Arbeit der letzten zehn Jahre etwas Einblick geschaffen hat, und noch weniger wissen wir, wie aus den Anlagen wieder die dazugehörigen Merkmale hervorgehen und wie dafür gesorgt ist, daß sie sich an der richtigen Stelle zu Merkmalen entfalten. Dieses Gebiet der Vererbungslehre gehört der Entwicklungsmechanik an und wird uns hier nicht beschäftigen, so wenig als die Frage, wie die Merkmale, resp. ihre Anlagen, entstanden sind, also die Abstammungslehre. Es sind das verschiedene Probleme, die eine getrennte Behandlung wohl vertragen, wenn ihr Zusammenhang auch nicht aus dem Auge gelassen werden darf.

Daß die neuen Untersuchungen keinen Aufschluß über die Entstehung der Anlagen geben, hat in manchen Augen ihre Bedeutung sehr herabgesetzt, gewiß mit Unrecht. Wenn man in ähnlicher Weise die übrigen Gebiete der Chemie in Mißkredit bringen wollte, zugunsten der Untersuchungen über die Entstehung der chemischen Elemente, so würde man auf keinen Beifall rechnen dürfen; beide Fälle liegen aber völlig gleich. Mir scheint die Kenntnis der Natur der Anlagen eine Vorbedingung zur definitiven Lösung der Frage nach ihrer Entstehung zu sein.

Anlagen und Merkmale. Weitergegeben von Generation zu Generation werden also nicht die sichtbaren Merkmale selbst, sondern ihre Anlagen. Die Merkmale sind, um ein zuerst von Nägeli gebrauchtes, treffendes Bild zu verwenden, das Kleid, in dem sich uns die Anlagen zeigen, die an sich unsichtbar sind. Bei jedem Individuum weben sie sich ein neues Kleid. Wie dieses Kleid ausfällt, hängt aber nicht bloß von den Anlagen ab, sondern auch von den Bedingungen, unter denen sie zu den Merkmalen werden.

Sind genau die gleichen Bedingungen gegeben, so wird sich aus derselben Anlage auch immer wieder genau das gleiche Merkmal bilden. Sind die Bedingungen verändert, so kann aus derselben Anlage ein Merkmal werden, das wesentlich anders aussieht. Sät man z. B. den Samen von Alpenpflanzen (Habichtskräutern) im Tieflande aus, so zeigen die hier entstehenden Sämlinge ein ganz abweichendes Aussehen; sie werden viel größer, reicher verzweigt und reichblütiger, so daß man sie kaum wieder erkennt. Dieselben Veränderungen erhält man aber auch, wenn man die Pflanzen selbst aus dem Hochgebirge ins Tiefland verpflanzt. Bringt man sie ins Hochgebirge zurück, so kehrt das alte Aussehen wieder. — Hübsche experimentelle Belege liefert die Farbe der Blüten. Die Glockenblume *Campanula Trachelium* kommt im Freien gewöhnlich mit blauen, hie und da auch mit weißen Blüten vor. Beide Sippen bringen (unter den nötigen Vorsichtsmaßregeln) aus Samen nur ihresgleichen hervor, sind also hinsichtlich der Blütenfarbe in den Anlagen verschieden. Klebs hat nun gezeigt, daß man die blaublühenden Pflanzen weißblühend machen kann, wenn man sie bei hoher Temperatur (über 20° C) kultiviert. In ähnlicher Weise (bei 30° C) hat Baur rotblühende Chineser-Primeln weißblühend gemacht. Damit ist aber die gefärbtblühende Sippe nicht in die

weiße verwandelt; in die alten Verhältnisse zurückgebracht, nimmt sie wieder die alte Farbe an¹⁾). Was in einem Fall durch einen äußeren Eingriff, unter ganz besonderen Bedingungen, erzielbar ist, die weiße Farbe, ist im anderen durch die Anlagen bestimmt und tritt unter allen Bedingungen auf, die überhaupt noch das Blühen ermöglichen.

In jedem Fall ist nicht das Merkmalskleid, in dem wir die Anlagen sehen, erblich, sondern diese Anlagen selbst sind erblich. Eines der Kleider: das unter den „gewöhnlichen“ Bedingungen entstehende, pflegen wir als das normale anzusehen. Einer bestimmten Anlage können noch viele andere unterscheidbare Kleider, viele Modifikationen im Sinne Nägelis, entsprechen, so viele, als verschiedene äußere Eingriffe wirklich verschieden wirksam sind. Ob ein Unterschied erblich oder nicht erblich ist, läßt sich nie durch die bloße Betrachtung, nur durch den Versuch entscheiden. Im allgemeinen darf man ja bei auffallenden Unterschieden vermuten, daß ihnen verschiedene Anlagen zugrunde liegen; wir wissen aber durch die mit Recht rasch berühmt gewordenen Untersuchungen Johannsens an Bohnen und Gerste, daß auch äußerst geringe Unterschiede völlig erblich sein können.

Der Experimentator hat hier also eine doppelte Aufgabe. Er hat einerseits durch Anwendung möglichst verschiedener äußerer Einflüsse herauszulocken, was in seinem Versuchsobjekt steckt, und so die „ontogenetische Elastizitätsgrenze“ (Nägeli) festzustellen. Und andererseits hat er durch Anwendung möglichst gleicher Versuchsbedingungen auf verschieden aussehende Individuen zu zeigen, ob den verschiedenen Merkmalen auch verschiedene Anlagen entsprechen, oder ob nur verschiedene Modifikationen derselben Anlage vorliegen.

Neue Individuen entstehen im Pflanzenreich wie im **Geschlechtliche**
Tierreich auf geschlechtlichem oder auf ungeschlecht- **u. ungeschlecht-**
lichem Wege. Im zweiten Falle, bei der ungeschlecht- **liche Fort-**
lichen Fortpflanzung, ist das neue Individuum einfach ein Stück **pflanzung.**
des alten, ein größeres oder ein kleineres, aber eben nur ein Stück davon. Wir verstehen deshalb, daß es unter gleichen Bedingungen

¹⁾ Ein solcher Eingriff kann in Einzelfällen eine dauernde Veränderung auslösen, wie z. B. Tower für den Koloradokäfer gezeigt hat, die aber keine „Anpassung“ ist.

die gleichen Merkmale zeigt, wie sein Vorfahr. Diese Übereinstimmung wird ja in der Praxis viel benutzt. Statt durch Samen werden Obstsorten und viele unserer Gartenpflanzen durch Pfropfreiser und Stecklinge vermehrt, nicht nur, weil so rascher ein Ertrag erzielt wird, sondern weil man sicher ist, wieder dieselbe Sorte zu bekommen mit allen ihren charakteristischen Eigenschaften. Das ist nur möglich, weil für gewöhnlich in allen Teilen des Individuums eine vollständige „Garnitur“¹⁾ der Anlagen steckt.

Anders pflegt es bei der geschlechtlichen Fortpflanzung zuzugehen. Stimmen bei den zwei Keimzellen, die sich zur Bildung eines neuen Individuums vereinigen, die Anlagengarnituren unter sich und mit den Anlagengarnituren der Eltern vollkommen überein, so ist freilich nicht einzusehen, warum die neuen Individuen nicht auch alle untereinander gleich sein und genau den Eltern gleichen sollten, wie bei ungeschlechtlicher Vermehrung — solange die Entwicklungsbedingungen gleich sind.

**Selbst-
befruchtung
und Fremd-
befruchtung.** Eine solche völlige Gleichheit der sich vereinigenden Keimzellen ist aber sehr selten verwirklicht, nur da, wo sich ein Organismus zwar geschlechtlich, aber ausschließlich durch Selbstbefruchtung fortpflanzt, wo also dasselbe Individuum männliche und weibliche Keimzellen bildet, wo sich diese Keimzellen zur Bildung der Nachkommenschaft vereinigen, und wo ein Zutritt fremder, von einem anderen Individuum stammender Keimzellen völlig ausgeschlossen ist. Das kommt nur bei manchen Pflanzen (Erbsen, Bohnen, Weizen, Gerste) vor und auch da nicht immer ganz scharf ausgeprägt. Zieht man die Nachkommenschaft einer Pflanze aus einer derartigen Sorte auf, so hat man mit Johannsen ohne weiteres eine „reine Linie“ isoliert. Alle Verschiedenheiten, die sich dann noch zwischen den einzelnen Individuen zeigen, sind ausschließlich durch äußere Einflüsse bedingt, sind nur Modifikationen.

Fast immer ist aber bei zwittrigen Organismen wenigstens die Möglichkeit gegeben, daß neben den eigenen männlichen Keimzellen auch die anderer Individuen Zutritt haben; und bei sehr vielen

¹⁾ Ich finde es zweckmäßig, diesen Ausdruck, den zuerst K. Heider für den Chromosomen-„Satz“ im Zellkern gebraucht hat, auch für die Gesamtheit der Anlagen zu verwenden, die zu einem „Genotypus“ Johannsens gehören, von denen also keine hinweggenommen und denen keine hinzugefügt werden darf, ohne daß eine Änderung des Genotypus eintritt.

Pflanzen und den meisten Tieren ist sogar durch Geschlechtstrennung, durch Selbststerilität oder auf andere Weise dafür gesorgt, daß fremde männliche Keimzellen die Befruchtung ausführen müssen.

In solchen Fällen, wo zwei verschiedene Individuen an der Bildung eines neuen beteiligt sind, ist es auch möglich, daß beide sich vereinigenden Keimzellen ganz dieselben Anlagen besitzen, sie können aus einer reinen Linie stammen und eine solche fortsetzen. Das ist aber jedenfalls sehr selten der Fall; gewöhnlich unterscheiden sich dann die beiden Eltern schon äußerlich oder doch in ihren Anlagengarnituren mehr oder weniger, und dann trägt die männliche Keimzelle eine andere, mehr oder weniger verschiedene Garnitur als die weibliche. Die Nachkommenschaft braucht dann nicht mehr einförmig zu sein und auch nicht mehr den Eltern in allen Punkten zu gleichen.

Auf dieser Verschiedenheit der Keimzellen beruht, **Vielförmige Nachkommenschaft.** neben der verschiedenen Wirkung äußerer Einflüsse, die allbekannte Verschiedenheit unter den Nachkommen ein und desselben Elternpaares; daß etwas wirklich Neues, erblich Fixiertes entstanden ist, ist nur ausnahmsweise der Fall, wir nennen es eine „Mutation“.

Je besser für den Zutritt fremder Keimzellen gesorgt ist, desto weniger einförmig muß der Stammbaum sein, und damit stimmt auch die Erfahrung. Nirgends ist die Nachkommenschaft so bunt gemischt, wie bei getrennt geschlechtigen Organismen, besonders bei den Tieren, die noch dazu vom Ort beweglich sind.

Wie wir noch sehen werden, können die Eltern äußerlich genau gleich sein, und doch ganz anders aussehende Kinder hervorbringen (S. 59). Ja man kann auch durch Selbstbestäubung eine bunte Nachkommenschaft erhalten, die der Stammpflanze gar nicht oder nur teilweise gleicht. Ein Beispiel sieht man in Figur 1 (S. 9): eine konstante weißblühende und eine konstante gelblich blühende Pflanze können zusammen eine rosa und rotgestreift blühende hervorbringen, aus der durch Selbstbestäubung mindestens elferlei schon äußerlich verschiedene Enkel hervorgehen. In solchen Fällen bildet eben ein und derselbe Organismus verschiedenerelei Keimzellen, und daß das möglich ist, hängt mit der Art und Weise zusammen, wie diese überhaupt gebildet werden. Wir wissen jetzt, daß sie den gewöhnlichen Körperzellen nicht gleichwertig sind; sie

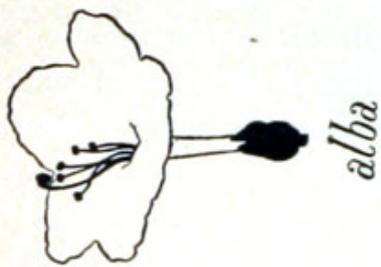
machen einen besonderen Bildungsprozeß durch, auf den ich hier nicht eingehen kann, und der bei allen der ungeschlechtlichen Vermehrung dienenden Zellen und Zellkomplexen fehlt, die eben deshalb nur gewöhnliche Körperzellen sind. Voraussetzung für das Auftreten einer solchen bunten Nachkommenschaft trotz Selbstbefruchtung ist, daß früher einmal Keimzellen mit verschiedenen Anlagengarnituren zusammenkamen; in einer „reinen Linie“ (S. 6) sind die Nachkommen wenigstens innerlich gleich, trotz der Vorgänge bei der Keimzellbildung.

Die Vererbungslehre hat nun auch die Frage nach dieser auf verschiedenen Anlagen beruhenden Vielförmigkeit der Nachkommenschaft zu beantworten. Sie soll die Gesetze aufdecken, nach denen die Anlagen von Generation zu Generation weitergegeben werden und bald hier, bald da im Stammbaum als Merkmale zum Vorschein kommen. Daß hier wirkliche Gesetze walten, hat man schon lange geahnt.

Sind die Eltern eines geschlechtlich erzeugten Individuums auffällig verschieden, so pflegt man es einen Bastard zu nennen. Ursprünglich zur Bezeichnung der Kinder aus einer nicht ebenbürtigen oder wilden Ehe gebraucht, ist das Wort dann auf die Nachkommen aus der Verbindung verschiedener Tierspezies übertragen worden. Als Beispiel sei der Maulesel, der Pferde-Esel-Bastard, erwähnt. In diesem Sinne sind später auch die Produkte aus der Vereinigung verschiedener Pflanzenarten Bastarde genannt worden. Man hat lange versucht, diese Bedeutung festzuhalten, und hat für die Nachkommen aus der Verbindung zweier Eltern, die sich näher stehen, als zwei „Arten“ es tun, z. B. für die Nachkommen aus der Verbindung zweier Varietäten, Rassen oder Sorten, die Bezeichnung Blendlinge angewandt. Diese Unterscheidung schien zunächst dadurch gerechtfertigt, daß man die Artbastarde, vor allem im Tierreich, steril, fortpflanzungsunfähig fand, die Varietäten- und Rassen-Blendlinge dagegen fruchtbar. Und als die scharfe Scheidung zwischen Varietäten und Rassen nach Darwins Auftreten ins Wanken geriet, glaubte man sogar in der vorhandenen oder fehlenden Fruchtbarkeit des Bastardes einen Anhaltspunkt zu haben, um in fraglichen Fällen zu entscheiden, ob zwei Sippen¹⁾

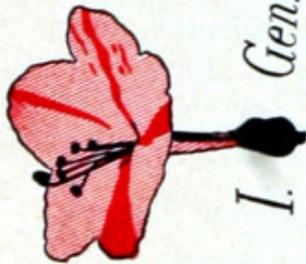
¹⁾ Das Wort Sippe verwende ich (mit Nägeli), wenn unentschieden bleiben soll, welchen Rang eine systematische Einheit einnimmt, ob es sich um eine Art, eine Varietät, eine Rasse usw. handelt.

Mirabilis Jalapa.

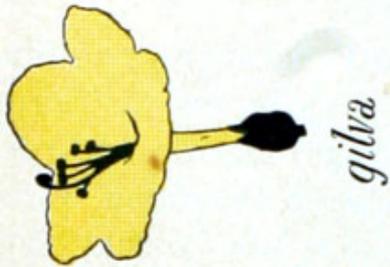


alba

alba+gilva



I. Gen.



gilva

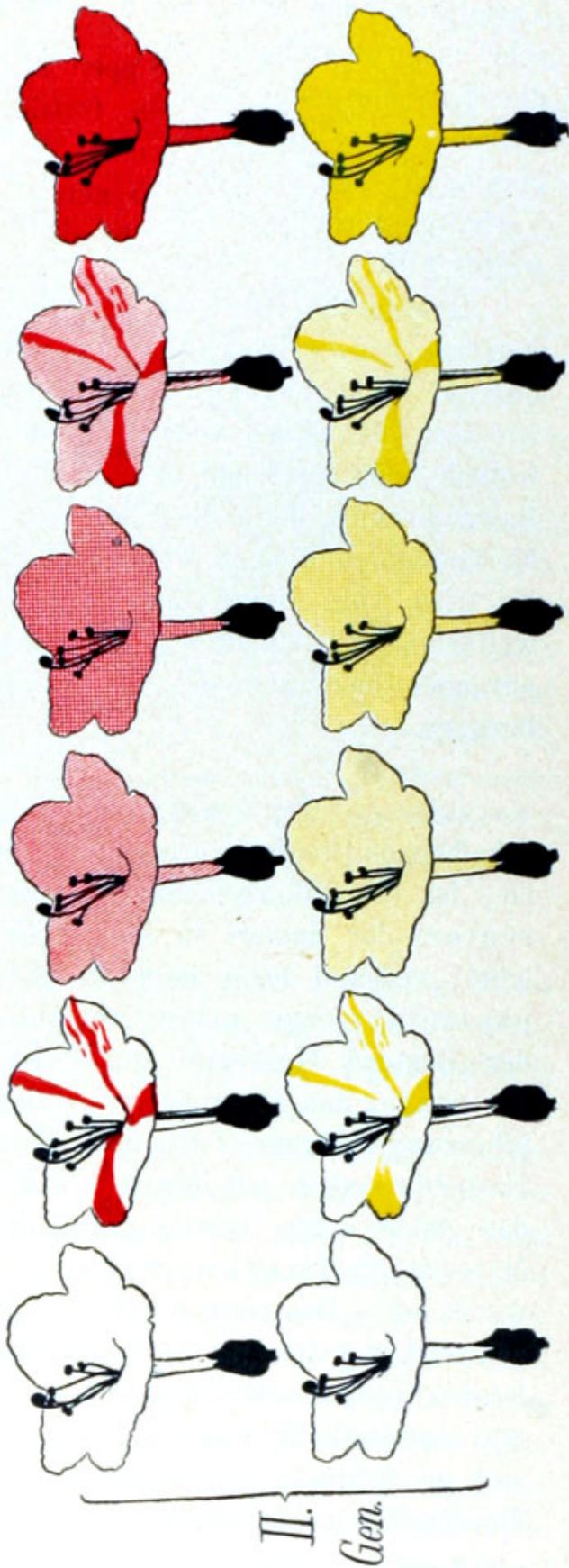


Fig. 1.

Mirabilis Jalapa alba + gilva mit ihren Eltern, zwei Generationen des Bastardes. Schematisiert.
Jede Blüte repräsentiert eine Pflanze mit entsprechenden Blüten.

Correns, Die neuen Vererbungsgesetze.

Varietäten oder Arten seien. Jetzt wissen wir längst, daß zwar sehr entfernt stehende Sippen sterile Bastarde geben, und Sippen, die sich sehr nahe stehen, fertile, daß es aber gar keine scharfen Grenzen gibt, und daß dort, wo andere Merkmale uns im Stiche lassen, um den systematischen Wert einer Sippe festzustellen, das Verhalten ihrer Bastarde hinsichtlich der Fruchtbarkeit auch nicht weiter hilft.

Heutzutage ist es am einfachsten, jede Vereinigung zweier Keimzellen, die nicht die gleichen erblichen Anlagen haben, Bastardierung zu nennen, gleichgültig, wie nah oder wie fern die Eltern verwandt sind. Nach dieser Definition wären freilich beim Menschen die Kinder faktisch stets das Produkt einer Bastardierung, denn die Eltern stimmen nie ganz in ihren äußeren Merkmalen, und noch weniger in ihren Anlagengarnituren überein. Es wird wohl einige Zeit brauchen, bis man sich an diese Erweiterung des Begriffes „Bastard“ gewöhnt haben wird, sie scheint mir aber doch ratsamer, als der Versuch, ein neues Wort einzubürgern.

J. G. Kölreuter. Der erste Bastard, der mit der Absicht, ein wissenschaftliches Problem zu lösen, erzeugt und genau untersucht worden ist, ist ein Pflanzenbastard gewesen. Joseph Gottlieb Kölreuter, der damals in dem kleinen Städtchen Sulz am Neckar lebte, verband 1760 zwei Tabakarten, *Nicotiana rustica* und *paniculata*, zum ersten „botanischen Maulesel“. Dadurch, daß der Bastard Merkmale seiner beiden Eltern zeigte, erbrachte Kölreuter den experimentellen Beweis einer geschlechtlichen Fortpflanzung höherer zwittriger Gewächse. Seitdem sind zahllose Bastardierungen mit Pflanzen und Tieren ausgeführt worden, ohne daß dabei echte Gesetze gefunden worden wären. Je mehr das Material an Tatsachen wuchs, desto verwirrter und verwirrender wurde es. Das tritt schon bei Kölreuter selbst hervor. Seine zahlreichen späteren Veröffentlichungen bringen nur mehr die nackten Beobachtungen, ohne den Versuch einer theoretischen Verarbeitung, und eine ähnliche, wenn auch nicht so weitgehende Resignation findet sich am Schlusse des verflossenen Jahrhunderts bei einem der verdienstvollsten Beobachter jener Zeit, bei F. Hildebrand, wieder.

G. Mendel. Die beste Arbeit über Bastarde aber in diesen 140 Jahren blieb unbeachtet, obwohl sie dieselbe grundlegende Bedeutung für die Vererbungslehre hat, wie Kölreuters Mitteilung

über den ersten künstlichen Bastard. Es sind das die „Versuche über Pflanzenhybriden“ des Augustinermönches Gregor Mendel, die im Jahre 1866 in den Sitzungsberichten des naturforschenden Vereins zu Brünn in Mähren erschienen sind. Daß dieses kleine Meisterwerk (es umfaßt 47 Seiten) zur Zeit seines Erscheinens keine Beachtung fand, erklärt sich nur zum Teil aus der verborgenen Stelle, wo es veröffentlicht wurde, im wesentlichen daraus, daß es seiner Zeit weit voraus war, einer Zeit, in der die einfachsten Vorstellungen über das Wesen des Befruchtungsvorganges, des Keimplasmas usw., die jetzt Gemeingut aller Biologen sind, noch fehlten. Einmal beiseite gelegt, blieb die Arbeit dann freilich, auch als bessere Zeiten gekommen waren, in ihrem Versteck verborgen.

Daß die Zeit nicht reif war, geht daraus hervor, daß auch eine andere Arbeit, die wichtige Teile der Resultate Mendels vorweggenommen hatte, zwar sehr beachtet wurde, aber doch nicht den nötigen Grad von Verständnis fand, um den Anstoß zu einer neuen Epoche in der Vererbungslehre zu geben. Ich meine eine Veröffentlichung des französischen Botanikers Naudin vom Jahre 1863, auf die ich noch zurückkommen werde. Anfang der neunziger Jahre hatte auch der Zoologe W. Haacke (bei Bastardierungsversuchen mit Mäusen) Ergebnisse erhalten, die denen Mendels schon recht nahe kamen.

Gregor Mendel wurde am 22. Juli 1822 als Sohn wohlhabender Bauersleute in Heinzendorf bei Odrau im österreichischen Schlesien geboren, trat 1843 als Novize in das Augustinerstift St. Thomas in Brünn, wurde 1847 zum Priester geweiht und studierte dann noch in Wien Physik und beschreibende Naturwissenschaften. In das Kloster zurückgekehrt, lehrte er an der Realschule in Brünn Naturwissenschaften, vor allem Physik, und stellte im Klostergarten seine Versuche an. Die schon genannte Veröffentlichung handelt fast nur von Bastarden zwischen verschiedenen Erbsen-Sorten. Es kann gar keinem Zweifel unterliegen, daß der Erfolg Mendels durch die Wahl gerade dieses Versuchsobjektes bedingt worden ist. In den Erbsenblüten tritt nämlich fast ausnahmslos spontan Selbstbefruchtung ein. Dadurch waren einmal als Ausgangsmaterial für die Versuche erblich konstante, homogene Sorten, annähernd reine Linien, gegeben, und dann war bei der Fortsetzung der Versuche ohne Zutun Mendels dafür gesorgt, daß keine fremden Keimzellen das reine Bild der

Nachkommenschaft und die merkwürdigen Zahlenverhältnisse, in denen die verschiedenen Individuen auftraten, stören konnten.

Wir wissen aus seinen an Nägeli gerichteten Briefen, daß Mendel, trotz der geringen Beachtung, die seine erste Veröffentlichung fand, noch viele andere Bastardierungsversuche ausgeführt hat. Er wurde aber 1868 zum Abt gewählt und dadurch von seinen wissenschaftlichen Versuchen abgelenkt. Als er 1884 starb, durch Streitigkeiten mit der Regierung im Interesse seines Klosters verärgert und verbittert, hatten seine Sorgen sicher schon lange ganz anderen Dingen gegolten; nur seine meteorologischen Beobachtungen führte er bis zuletzt noch fort.

Für seinen Nachruhm waren die Jahrzehnte, die sein Hauptwerk unbeachtet liegen blieb, nur günstig; er erhielt dadurch die nötige Distanz, die seiner Arbeit auch in unserer betriebsamen Zeit eine unanfechtbare Priorität gesichert hat. In Brünn erhebt sich seit vorigem Jahr sein Marmorstandbild, aus seinem Namen ist ein Zeitwort gemacht worden: ein Bastard „mendelt“ heißt so viel als: er folgt den von Mendel entdeckten Gesetzen, und in England hat man die ganze neue Vererbungslehre „Mendelismus“ genannt.

Im Frühjahr 1900 erschienen endlich im Abstand von wenigen Wochen drei Veröffentlichungen, in denen Mendels Ergebnisse auf Grund eigener Untersuchungen neu aufgefunden und damit bestätigt wurden; eine von Hugo De Vries, eine von dem Vortragenden und eine von Erich Tschermak. Diesmal war die Zeit reif, und es warf sich rasch eine noch immer wachsende Zahl von Forschern auf das neue, vielversprechende Gebiet. Von Mendels Arbeit ausgehend ist in zehn Jahren eine schon fast unübersehbare Literatur entstanden; man kann sagen, die Vererbungslehre ist seitdem ganz neu aufgebaut worden. Seit kurzem besitzen wir auch mehrere zusammenfassende Werke und eigene Zeitschriften.

Noch regt sich vielfacher Widerspruch; wer aber, wie der Vortragende, im Laufe der zehn Jahre so manchen Saulus zum Paulus hat werden sehen, läßt sich dadurch nicht entmutigen. Vieles, was uns zuerst eingewendet wurde, ist jetzt genügend aufgeklärt, auch das, was zurzeit nicht paßt, wird sich früher oder später wohl noch fügen. — Die neue Erkenntnis hat einen zunächst kleinen, aber sicheren Boden geschaffen. Von ihm aus wird stückweise das Terrain gewonnen werden.

II.

Wir wollen nun das kennen lernen, was die Ver-
erbungslehre Mendel selbst verdankt. Was dann auf
seinen Fundamenten weiter gebaut worden ist, kann im Rahmen
dieses Vortrages nur kurz skizziert werden. — Wir wählen natürlich
zunächst möglichst einfache Fälle aus, ja wir fangen nicht einmal
mit einer der klassischen Bastardierungen an, die Mendel selbst
ausgeführt hat. Es gibt Fälle, wo die Deutung noch offener auf
der Hand liegt. Wenn ich so beginne, opfere ich zwar das Ver-
gnügen, in Ihnen eine fast dramatische Spannung zu wecken und
dann den Knoten zu lösen. Ich hoffe aber auf diesem Wege den
letzten Schwierigkeiten im Verständnis ausweichen zu können.

Zu den ältesten aus der neuen Welt eingeführten
Gartenpflanzen gehört *Mirabilis Jalapa*, eine büschige
Staudenpflanze aus Zentral-Amerika. Sie hat ihren Namen „Wunderblume“
davon, daß die trichterförmigen, windenähnlichen Blüten nur eine
Nacht, vom Abend bis zum Morgen, offen stehen und sich dann für
immer schließen. Ihre Farbe geht vom reinen Weiß durch aller-
hand Nuancen bis zu tiefem Gelb und tiefem Rot. Daneben gibt
es vielerlei gestreifte Sorten z. B. mit weiß und roten, weiß und
gelben, gelb und roten Blüten.

Wir wählen nun zwei Sorten aus, eine mit rein
weißen Blüten, *Mirabilis Jalapa alba*, und eine mit
intensiv rosenroten, *M. J. rosea*. Die Farbstoffbildung
sich nicht auf die Blütenhülle, sie tritt auch bei den Staubgefäßen
und an Griffel und Narbe auf, selbst an den Stengeln; in allen
übrigen Punkten unterscheiden sich die beiden Sippen aber nicht.
Sorgen wir dafür, daß nur die strengste Inzucht, Selbstbestäubung,
vorkommt, so sind sie beide völlig konstant. Die weißblühenden
Pflanzen geben immer nur weißblühende, die rosablühenden immer
rosablühende Nachkommen, und das Rosa hat stets dieselbe Intensität,
solange die Pflanzen bei gleicher Temperatur und gleicher Be-
leuchtung gehalten werden, überhaupt unter den gleichen äußeren
Bedingungen. Nun bastardieren wir diese beiden Sorten, indem
wir die kastrierten und vor Insektenzutritt geschützten Blüten
eines Stockes der einen Sorte mit dem Pollen eines Stockes der
anderen bestäuben; es macht gar keinen Unterschied aus, welche
die Rolle des Vaters spielt.

Die einfachsten
mendelnden
Bastarde.

Mirabilis Jalapa
alba + rosea.

Die Eltern
und die
1. Generation.

Aus den so erhaltenen Früchten ziehen wir nächstes Jahr den Bastard, die erste Generation. Er blüht nicht etwa weiß und rosagestreift, wie man vielleicht erwarten wird, sondern einfach rosa, aber wesentlich heller, wie sein eines, ebenfalls rosa gefärbtes Elter (Fig. 2)¹⁾. Irgendwie — auf diese Frage wollen wir noch nicht eingehen — hat sich eben auch das weißblühende Elter geltend gemacht; es hat die Intensität der Blütenfarbe herab-

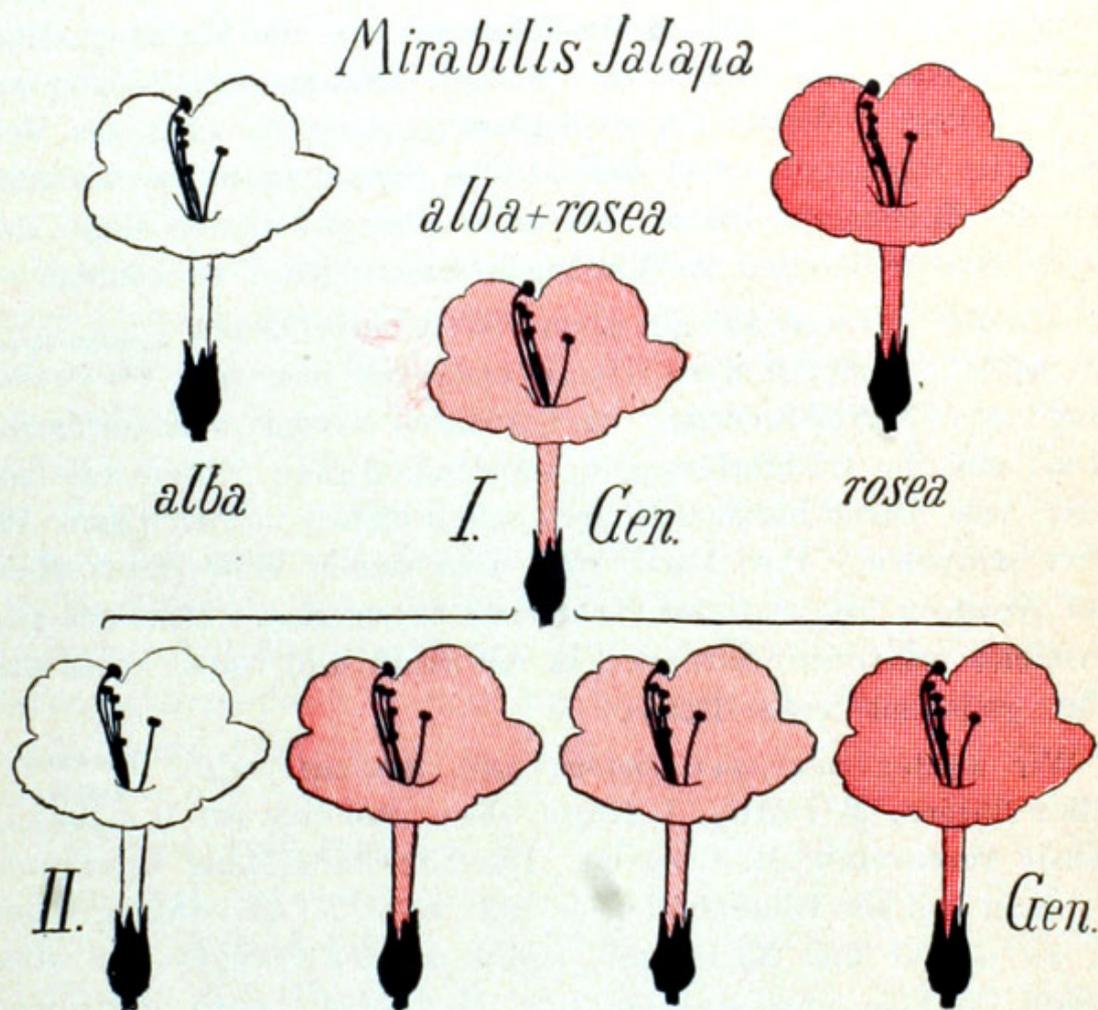


Fig. 2.
 Mirabilis Jalapa alba + rosea mit den Eltern, zwei Generationen des Bastardes. Schematisiert, je eine Blüte für eine Pflanze.

gesetzt. Dabei stimmen die einzelnen Bastardindividuen unter sich vollkommen überein; mögen wir nun fünf oder zehn oder hundert aufziehen, keines blüht unter den gleichen Außenbedingungen merklich heller oder merklich dunkler als seine Geschwister.

¹⁾ Ich bemerke, daß man mit den käuflichen weißen und rosenroten *Mirabilis Jalapa*-Sippen wohl immer statt eines hellrosenroten Bastardes einen hellrosenroten mit roten Streifen erhält; damit homogene hellrosenrote Blüten auftreten, muß man bestimmte alba- und rosea-Sippen verwenden.

Man kann sagen, das Merkmal des rosea-Elters bildet mit dem Merkmal des alba-Elters ein Merkmalspaar: tiefrosa-weiß; der Bastard zeigt ein anderes, vermittelndes Merkmal: hellrosa.

Das Merkmalspaar.

Nun überlassen wir den Bastard der Selbstbestäubung, etwa so, daß wir ganze Äste in Säcken aus Gaze abblühen und so ihre Früchte reifen lassen. Daraus ziehen wir dann seine Nachkommenschaft, die 2. Generation. Es ist ganz gleichgültig, welches Individuum wir dazu auslesen; alle verhalten sich auch hierin gleich. Man wird nun wohl erwarten, daß diese 2. Generation wieder aus hellrosa blühenden Pflanzen bestehe wie die erste. Das ist nun nicht der Fall, wir finden, daß leicht dreierlei Individuen unterschieden werden können (Fig. 2). Zunächst gibt es freilich solche, die wieder die hellrosenroten Blüten zeigen; daneben erhalten wir aber auch solche, die rein weiß, und solche, die tief rosa blühen, genau wie die Sippen alba und rosea, aus denen wir den Bastard hergestellt haben. Bei einem Teil der Enkel treten also die Eigenschaften der Großeltern wieder auf: der Bastard spaltet. Derartiges war auch schon vor Mendel gelegentlich beobachtet worden, vor allem von Naudin; der wesentliche Fortschritt wurde dadurch ermöglicht, daß Mendel in solchen Fällen das Zahlenverhältnis feststellte, in dem die verschiedenen Individuen auftraten. Nur so konnte er eine wirkliche Erklärung finden.

Die 2. Generation.

Das Spalten.

In unserem Fall läßt sich leicht ermitteln, daß durchschnittlich auf je **zwei** hellrosenrote **ein** weißes und **ein** dunkelrosenrotes Exemplar kommt, oder, anders ausgedrückt: Die 2. Generation besteht aus 50% hellrosenroten, 25% weißen und 25% dunkelrosenroten Individuen. Je weniger Individuen der 2. Generation wir untersuchen können, desto beträchtlichere Abweichungen von diesem Verhältnis kommen vor, und je mehr gezählt werden können, desto näher kommen (im allgemeinen) die tatsächlich beobachteten Zahlen den oben gegebenen, abgerundeten. Das kann uns schon lehren, daß der Zufall beim Zustandekommen des Zahlenverhältnisses die entscheidende Rolle spielen muß.

Ehe wir zur Erklärung schreiten, wollen wir noch die 3. Generation des Bastardes untersuchen, die wir wieder durch Selbstbefruchtung einzelner Pflanzen der 2. Generation erzielen. Natürlich wählen wir dazu Vertreter aller drei Nachkommenklassen, der weißen, der hellrosenroten und der dunkel-

Die 3. Generation u. die folgenden.

rosenroten. Wir finden dann, daß die weißblühenden Pflanzen wieder nur weißblühende hervorbringen, die dunkelrosenroten auch nur dunkelrosenrote; die hellrosenroten dagegen geben aufs neue dreierlei Nachkommen, weiße, hellrosenrote und dunkelrosenrote, im Verhältnis 1 : 2 : 1.

Wir können unter denselben Vorsichtsmaßregeln auch eine 4. und 5. Generation ziehen und den Versuch noch weiter ausdehnen;

Mirabilis Jalapa alba+rosea, Schema

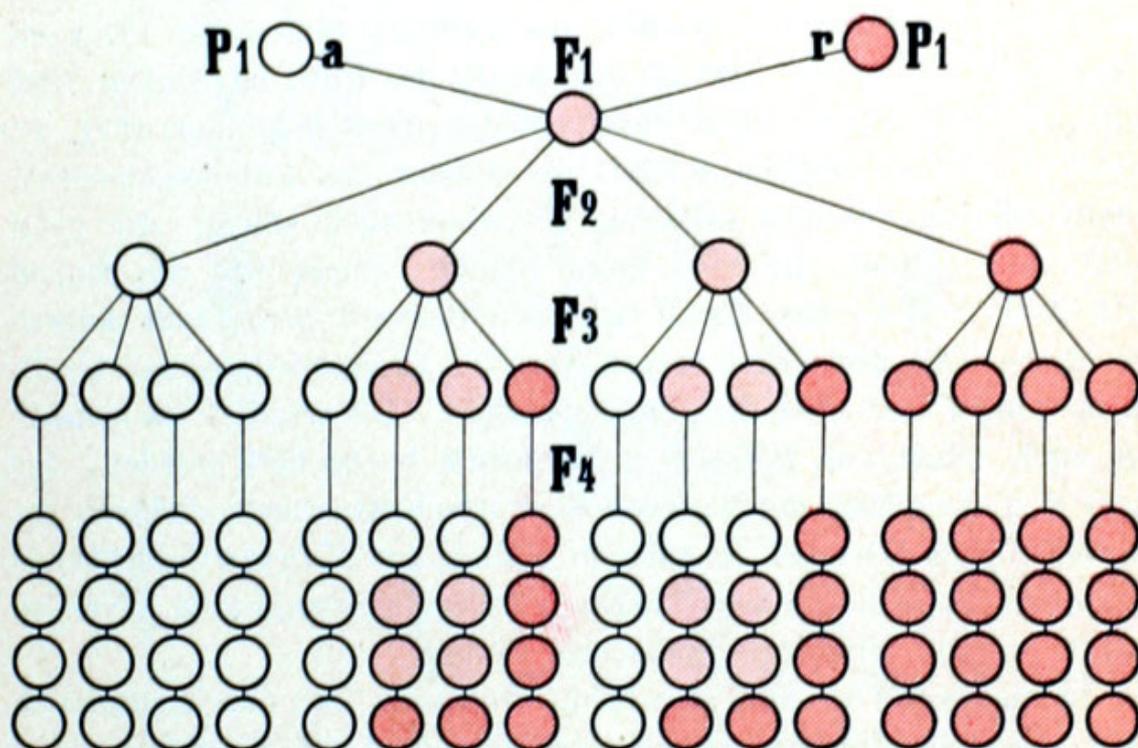


Fig. 3.

Mirabilis Jalapa alba + rosea, Schema der Nachkommenschaft des Bastardes F_1 während dreier Generationen F_2 , F_3 , F_4 ; P_1 die Eltern. Jede Pflanze durch eine Scheibe von der Farbe ihrer Blüten repräsentiert, mit je vier Nachkommen; in der 4. Generation sind diese, der Raumerparnis halber, untereinander gestellt.

das Ergebnis ist stets das gleiche: Die hellrosenrotblühenden Pflanzen geben niemals nur ihresgleichen, sondern stets auch weiße und tiefrosablühende, im Zahlenverhältnis 1 weiß: 2 hellrosa: 1 tiefrosa, sie mögen auftreten, in welcher Generation sie wollen. Sie verhalten sich also stets wie die direkt aus der Bastardierung hervorgegangenen Pflanzen. Jeder Nachkomme des Bastardes aber, der einmal weiß blühte, gibt in Zukunft nur mehr weißblühende Nachkommen, in welcher Generation er auch auftreten mag. Er verhält sich ganz genau wie ein Exemplar der weißblühenden Sorte,

die wir zur Bastardierung benutzt haben. Und ebenso geben die tiefrosablühenden Nachkommen stets nur noch tiefrosablühende Pflanzen, genau wie die Stöcke der reinen, tiefrosablühenden Sorte.

Das Schema (Fig. 3) soll das Verhalten des Bastardes während vier Generationen — die jetzt gewöhnlich nach dem Vorgang der praktischen Engländer F_1 , F_2 , F_3 , F_4 bezeichnet werden — wiedergeben; P_1 heißen die Eltern. Jede Scheibe soll eine Pflanze mit entsprechend gefärbten Blüten repräsentieren, und es ist angenommen, daß jede Pflanze nur vier Nachkommen hat; in der 4. Generation stehen sie, um Platz zu sparen, untereinander statt nebeneinander.

Wir sehen bei der Gelegenheit auch gleich, daß bei **Verschwinden** reiner Selbstbefruchtung die Nachkommenschaft des **des Bastardes.** Bastardes schließlich wieder aus den zwei reinen Elternsippen *alba* und *rosea* bestehen muß, wenn die dreierlei Individuen in allen Generationen dieselben gleich großen Chancen haben sich fortzupflanzen, und keine neuen Bastardierungen eintreten. Von der 2. Generation besteht die Hälfte aus hellrosenroten Bastarden, von der dritten $4/16 = 1/4$, von der vierten $8/64 = 1/8$ usw., und da die Gesamtzahl der Individuen natürlich nicht unbegrenzt zunehmen kann, wird der Bruchteil Bastarde bald gleich 0.

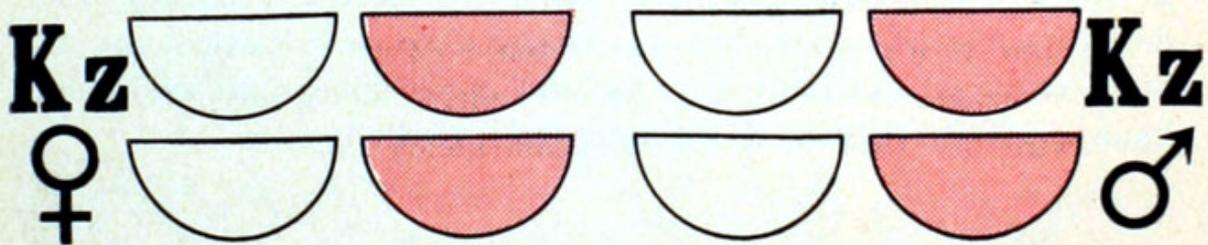
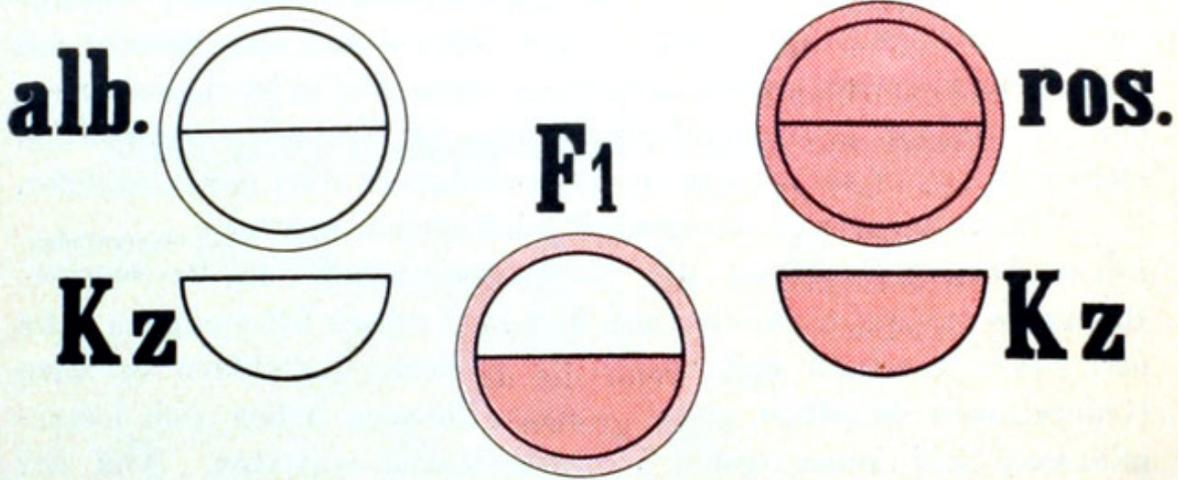
Daß hier eine ganze Reihe Gesetzmäßigkeiten vorliegen, leuchtet ein. Wie erklären sie sich nun? Lassen sie sich auf ein oder einige wenige Gesetze zurückführen?

**Die Erklärung
für das Auf-
treten der
dreierlei Nach-
kommen.**

Wir haben schon gesehen, daß die einzelnen Merkmale, die ein Individuum zeigt, nicht als solche durch die Keimzellen von einer Generation zur nächsten weitergegeben werden, sondern daß dafür in den Keimzellen Anlagen vorhanden sein müssen (S. 3). So dürfen wir also auch annehmen, daß in den Keimzellen einer *Mirabilis Jalapa rosea* die Anlage steckt, tiefrosa gefärbte Blüten hervorzubringen, in den Keimzellen der *Mirabilis Jalapa alba* die für weiße Blüten (Fig. 4). Dabei lassen wir es im Augenblick noch unentschieden, ob für „Weiß“ wirklich eine besondere Anlage vorhanden ist, oder ob bei der *alba*-Sippe nur die Anlage für Rosa fehlt, und deshalb farblose, d. h. weiße Blüten gebildet werden. Dann können wir kurz sagen: bei der Befruchtung, aus der der Bastard hervorgeht, kommen mit den Keimzellen zwei

Mirabilis Jalapa alba + rosea

P₁ Schema P₁



F₂

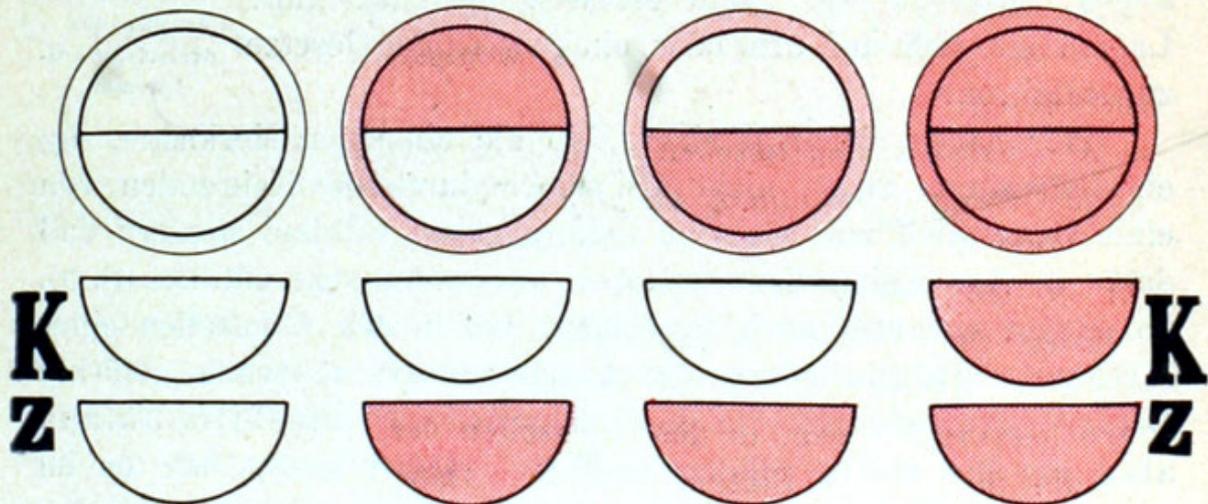


Fig. 4.

Mirabilis Jalapa alba + rosea, Schema zu Fig. 2. Jede Pflanze durch eine Scheibe dargestellt, der Saum zeigt das entfaltete Merkmal, die zwei eingeschlossenen Halbkreise stellen die zwei Keimzellen dar, aus denen sie entstanden ist, mit ihren Anlagen; darunter, ebenfalls als Halbkreise, die bei der Spaltung entstehenden Keimzellen (Kz) mit den Anlagen, bei P₁ je eine, bei F₁ 8, bei F₂ je 2.

Anlagen, die für tiefrosa Blüten und die für weiße, zusammen. Diese beiden Anlagen gehen, soviel wir wissen, von der befruchteten Eizelle ab, miteinander in alle gewöhnlichen Zellen des Bastardes über und bewirken gemeinsam, daß er hellrosa blüht. Erst wenn der Bastard nun anfängt, seinerseits Keimzellen zu bilden, vertragen sich die beiderlei Anlagen nicht mehr. Bei den Zellteilungen, die auch sonst die Keimzellen von Körperzellen verschieden machen, trennen sie sich; während in den Mutterzellen noch beide vorhanden waren, bekommt die eine Hälfte der entstehenden Keimzellen die eine Anlage, die andere Hälfte die andere. Männliche und weibliche Keimzellen verhalten sich darin ganz gleich. In unserm Falle würden also 50⁰/₀ der männlichen und weiblichen Keimzellen die Anlage für tiefrosa, 50⁰/₀ die für weiß erhalten.

Bei der Befruchtung, aus der die neuen Individuen hervorgehen, vereinigen sich, wie wir schon wissen, immer zwei Keimzellen, eine weibliche und eine männliche; und speziell bei der Selbstbefruchtung, die wir bei unserem Bastard durch das Einschließen der blühenden Zweige in Gazesäcken gesichert haben, können nur je zwei Keimzellen desselben Individuums zusammenkommen. Seine Keimzellen sind nun, wie wir oben sahen, von zweifacher Art, welche Anlagen die sich vereinigenden aber in jedem einzelnen Falle besitzen, das hängt rein vom Zufall ab. So kann in einem bestimmten Falle die weibliche Keimzelle ebensogut die Anlage für weiß als die für rosa enthalten, und die befruchtende männliche Keimzelle ebenfalls entweder die für weiß oder die für rosa.

Vier Fälle oder Kombinationen sind also gleich gut möglich und werden deshalb auch gleich oft eintreten: es kann sich

Fall 1	weiblich	weiß	mit	männlich	weiß,
" 2	"	weiß	"	"	rosa,
" 3	"	rosa	"	"	weiß,
" 4	"	rosa	"	"	rosa

vereinigen.

Im ersten Fall, wo zwei Anlagen für weiß zusammenkommen, ist natürlich eine weißblühende Pflanze zu erwarten, es ist kein Grund vorhanden, weswegen rosablühende Exemplare auftreten sollten, so wenig wie in der Nachkommenschaft der reinen alba-Sippe, die zur Bastardierung verwendet wurde. Das gleiche gilt für den vierten Fall, wenn zwei Anlagen für rosa zusammentreffen; die Pflanze wird tiefrosa blühen, und es wird sich jetzt, und auch in

Zukunft, kein Weiß mehr geltend machen können. Trifft dagegen, wie im zweiten und dritten Falle, weiß und rosa zusammen — gleichgültig, ob die männliche oder die weibliche Keimzelle die Anlage für Rosa enthält — so werden daraus Pflanzen mit hellrosa Blüten hervorgehen, die bei der Keimzellbildung wieder „spalten“ müssen. Hier hat sich einfach die Bastardierung wiederholt, nur daß sie jetzt, bei der Selbstbefruchtung, von selbst eingetreten ist, vom Zufall besorgt, nicht von der Hand des Experimentators, wie bei der Herstellung der ersten Generation des Bastardes, und daß jetzt die zweierlei Keimzellen von derselben Pflanze gebildet werden, statt von zwei Pflanzen, die verschiedenen Sippen angehören.

Wir können also sagen:

	weibliche (♀) Kz.	männliche (♂) Kz.			
Fall 1	weiß	+ weiß	gibt	weiße	} Nachkommen
„ 2	weiß	+ tiefrosa	„	hellrosa	
„ 3	tiefrosa	+ weiß	„	hellrosa	
„ 4	tiefrosa	+ tiefrosa	„	tiefrosa	

Homozygoten und Heterozygoten. Um kurze Ausdrücke zu haben, hat Bateson die Individuen, die aus der Vereinigung gleicher Keimzellen entstanden, Homozygoten genannt und die aus der Vereinigung ungleicher Keimzellen entstandenen Heterozygoten. In Fall eins und vier entstehen also Homozygoten, in Fall zwei und drei Heterozygoten. Diese Ausdrücke werden auch wir gelegentlich gebrauchen.

Die Erklärung des Zahlenverhältnisses 1 : 2 : 1. So ergibt sich also aus der Annahme, der Bastard bilde zweierlei Keimzellen mit den Anlagen der Eltern (tiefrosa und weiß), ungezwungen das Auftreten der dreierlei Pflanzen in der 2. Generation, sowie das Verhalten der ferneren Generationen. Wie kommt aber das Zahlenverhältnis 1 weiß : 2 hellrosa : 1 dunkelrosa heraus?

Nun, das erklärt sich sehr einfach aus der Annahme, daß der Bastard die zweierlei Keimzellen in gleicher Zahl bilde, im Verhältnis 1 : 1. Die Chancen für das Eintreffen jeder einzelnen der vier möglichen Kombinationen sind dann gleich groß; die Wahrscheinlichkeit für jede ist, wie die Elemente der Wahrscheinlichkeitsrechnung lehren, $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$. Da eine Kombination (I) weiß, zwei Kombinationen (II, III) hellrosa und eine Kombination (IV) tiefrosa gibt, kommt das Verhältnis $\frac{1}{4} : \frac{2}{4} : \frac{1}{4}$, oder erweitert 1 : 2 : 1 heraus.

Ich darf Ihnen das wohl noch in einem Versuche vorführen. Hier stehen zwei Kästen; beide enthalten gleich viele und gleich große Pappscheiben. In jedem Kasten ist aber die Hälfte der Scheiben weiß, die Hälfte braun, und die Scheiben sind möglichst gut gemischt, d. h. es wechselt immer eine weiße und eine braune Scheibe ab. Sie sollen die zweierlei Keimzellen darstellen, die mit den weißen und die mit den roten Anlagen; der eine Kasten soll die männlichen, der andere die weiblichen enthalten. Ich greife nun in die beiden Kästen und hole, ohne hinzusehen, auf gut Glück zwei Scheiben heraus. Die Chancen, daß ich mit der rechten Hand eine weiße erwische, sind $\frac{1}{2}$, die, daß ich in die linke Hand eine weiße bekomme, auch $\frac{1}{2}$; die Wahrscheinlichkeit aber, daß ich zwei weiße ergreife, rechts eine und links eine, ist $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$. Dafür, zwei braune Scheiben herauszuziehen, habe ich die gleichen Chancen, $\frac{1}{4}$. Dafür aber, eine weiße und eine braune zu bekommen, sind die Chancen doppelt so groß. Denn ich kann rechts eine weiße und links eine braune ziehen, oder rechts eine braune und links eine weiße; für jeden einzelnen Fall ist die Wahrscheinlichkeit $\frac{1}{4}$, für beide zusammen aber $\frac{1}{4} + \frac{1}{4} = \frac{2}{4} = \frac{1}{2}$.

Ich führe nun den Versuch einige Male aus Sie sehen, das Resultat stimmt zunächst durchaus nicht zu der Erwartung. Sie dürfen aber nicht vergessen, daß es sich um Wahrscheinlichkeiten handelt, wie beim Würfeln oder bei der Roulette. Je öfter ich den Versuch ausführen würde, desto genauer erhielte ich das erwartete Verhältnis 1 : 2 : 1. (Dabei müßte ich freilich entweder eine unendlich große Zahl Scheiben verwenden, oder die gezogenen immer wieder in die Kästen zurücklegen.) Es geht daraus ohne weiteres hervor, daß in jedem einzelnen Versuch möglichst viele Individuen aufgezogen werden müssen, wenn das Verhältnis der verschiedenen Individuen-Klassen rein zutage treten soll.

Wir haben gesehen, wie aus dem Zahlenverhältnis 1 : 1 der beiderlei Keimzellen des Bastardes das Zahlenverhältnis 1 : 2 : 1 der Nachkommenschaft hergeleitet werden konnte. Sie werden nun auch verstehen, daß Mendel umgekehrt aus diesen uns allein zugänglichen Zahlen das Verhältnis 1 : 1 der beiderlei Keimzellen, und daraus das Spalten erschließen konnte.

Die Verbindung des Bastardes mit seinen Eltern (Rückbastardierung). Es läßt sich nun leicht voraussagen, was bei der Befruchtung unseres Mirabilis-Bastardes mit dem Pollen eines seiner Eltern herauskommen muß und umgekehrt bei der Befruchtung eines der Eltern mit dem Pollen des Bastardes. Nehmen wir zunächst die Sippe alba. Der Bastard selbst bildet, wie wir eben sahen, zur Hälfte Keimzellen mit der Anlage für weiße Blüten, die Sippe alba nur solche mit der Anlage für weiß. Verbinden wir den Bastard mit der Sippe alba, so kommt also in der einen Hälfte der Fälle weiß und weiß zusammen, in der anderen rosa und weiß; die eine Hälfte der Nachkommen wird also weiß blühen, die andere hellrosa. Die Sippe rosea dagegen hat nur Keimzellen mit der Anlage für tiefrosa; sie gibt mit dem Bastard zur Hälfte tiefrosa, zur Hälfte hellrosa blühende Pflanzen.

Wir haben folglich:

A. Rückbastardierung mit der Sippe alba.

Männliche und weibliche Keimzellen
des Bastardes des alba-Elters

Fall 1	weiß	+	weiß	geben	weiße	} Nach-
„ 2	tiefrosa	+	weiß	„	hellrosa	

B. Rückbastardierung mit der Sippe rosea.

Männliche und weibliche Keimzellen
des Bastardes des rosea-Elters

Fall 1	weiß	+	tiefrosa	geben	hellrosa	} Nach-
„ 2	tiefrosa	+	tiefrosa	„	tiefrosa	

Daß je ein Fall eine konstante und einer eine spaltende Nachkommenschaft geben muß, ist klar; hellrosa spaltet eben immer.

Es entsteht also bei der Rückbastardierung mit dem einen oder anderen Elter nichts Neues, keine dem Elter nächstehende Form; es fällt nur eine der drei Nachkommenklassen weg (eine Homozygotenklasse), und die anderen zwei Klassen treten in einem neuen Verhältnis (1:1) auf. Das Zahlenverhältnis der rein abgespaltenen Nachkommen wird zu gunsten des zur Rückbastardierung verwendeten Elters verschoben.

Nur wenn wir statt der Einzelpflanzen den Durchschnitt der **ganzen** Nachkommenschaft nehmen, nähert sich bei der Rückkreuzung der Bastard den Stammeltern. Bewerten wir die Farbenunterschiede mit Zahlen, indem wir z. B. alba = 0, rosea

= 2 und den Bastard $\left(\frac{0 + 2}{2}\right) = 1$ setzen, so ist der Durchschnittswert für die ganze 2. Generation bei Selbstbestäubung = 1 $\left(= \frac{1 \times 0 + 2 \times 1 + 1 \times 2}{4}\right)$, bei Bestäubung mit alba-Pollen = $1/2$ $\left(= \frac{0 + 1}{2}\right)$, also dem alba-Wert 0 genähert, bei Bestäubung mit rosea-Pollen = $1^{1/2}$ $\left(= \frac{1 + 2}{2}\right)$, also dem rosea-Wert 2 genähert. Bei dem Operieren mit einem solchen Durchschnittswert würde also ein ganz falsches Bild von den tatsächlich sich abspielenden Vorgängen entstehen. Der statistischen Aufnahme muß eben eine genügend genaue Zerlegung des Materials vorausgehen nach dem Aussehen und dem erblichen Verhalten, und dies ist Aufgabe des Biologen, nicht des Mathematikers. Die Nichtbeachtung dieser einfachsten Voraussetzung hat zu dem ärgsten Widerspruch gegen Mendels Gesetze geführt.

Nach allem, was experimentell genau festgestellt werden konnte, ist die Spaltung rein. Die aus dem Bastard isolierte alba oder rosea verrät z. B. in nichts, weder an sich selbst noch an ihren Nachkommen, daß sie keinen „reinen“ Stammbaum hat. Speziell darauf hinzielende Versuche mit den klassischen Objekten Mendels, den Erbsen, hat in letzter Zeit Darbishire gemacht und ist zum gleichen Ergebnis gekommen. Was noch als Beispiele unreiner Spaltung angesehen wird, dürfen wir mit größter Wahrscheinlichkeit als komplizierte Fälle reiner Spaltung, wie wir sie noch kennen lernen werden, ansprechen, die nur noch nicht genügend genau untersucht sind. Es liegt auch zurzeit kein zwingender Grund vor, anzunehmen, echtes Spalten könne an einer anderen Stelle in der Entwicklungsgeschichte des Bastardindividuums eintreten, als gerade bei der Keimzellbildung; beim sogenannten „vegetativen Spalten“ der Bastarde handelt es sich sicher um ganz andere Vorgänge.

Das Verhalten der „abgespalteten“ Keimzelle könnte entweder darauf beruhen, daß von der Garnitur der vegetativen Zellen eine Anlage fehlte, daß z. B. bei unserer *Mirabilis Jalapa alba + rosea* die Hälfte der Keimzellen die

Reinheit
der Spaltung.

Die Art
des Spaltens.

Anlage für Rosa wirklich nicht mehr enthielte, oder darauf, daß die Anlage zwar vorhanden bliebe, aber völlig unterdrückt, entfaltungsunfähig gemacht würde, und zwar dauernd.

Mir scheint auch jetzt noch, wie vor zehn Jahren, die erste Annahme, die einer wirklichen Trennung, vorzuziehen zu sein. Es ist schwer vorstellbar, wie die im vegetativen Leben des Bastardes dominierende Anlage nun auf einmal völlig und dauernd untätig werden sollte. Auch wenn man die weiteren Konsequenzen der Unterdrückungshypothese überdenkt, wird man sich kaum mit ihr befreunden können, wenigstens wenn man ein materielles Substrat für die Anlagen postuliert und an der chemischen Atomtheorie festhält. Dann würde mit jeder Generation die Zahl der Anlagen verdoppelt, so daß bald entweder ihre Masse zu groß würde oder, wenn eine Reduktion der Masse einträte, die einzelne Anlage bei der nicht unbegrenzten Teilbarkeit unter die mögliche Größe sänke. Das „Spalten“ ist aus demselben Grunde nötig, wie die Zahlenreduktion der Chromosomen; es ist auch keine Eigentümlichkeit der Bastarde, sondern findet stets bei der Keimzellbildung statt, verrät sich aber nur, wenn die Spaltungsprodukte ungleich sind. Doch kann ich hierauf an dieser Stelle nicht näher eingehen.

Urtica pilulifera Wir wenden uns nun von unserem besonders einfachen *Mirabilis*-Bastard zu den schon etwas komplizierten Fällen, die Mendel selbst studiert hat, und an denen er die Gesetzmäßigkeiten entdeckte, die wir eben kennen gelernt haben. Diese Bastarde weichen nur in einer Hinsicht ab, in einem Punkte, der an und für sich gar nicht wichtig ist, der aber das Verständnis etwas erschwert. Sie sehen nämlich ganz oder fast ganz so aus, wie das eine ihrer Eltern, statt zwischen ihnen mehr oder weniger in der Mitte zu stehen. Sie verraten also in ihrem Aussehen gar nicht, oder kaum, daß sie Bastarde sind; man sieht es ihnen nicht an. Ein solcher Bastard, hergestellt zwischen einer weißblühenden und einer tiefrosa blühenden Sippe würde also nicht hellrosa blühen, wie unser *Mirabilis*-Bastard, sondern ebenso tiefrosa blühen wie das *rosea*-Elter. Wir wollen aber, statt einen solchen Fall zu studieren, lieber zur Abwechslung einen Bastard vornehmen, dessen Eltern sich durch ein morphologisches Merkmal, ein Form-Merkmal, unterscheiden.

In Südeuropa und gelegentlich auch in unseren Gegenden wächst eine Brennesselart, *Urtica pilulifera*, von der es zwei verschiedene, erblich vollkommen konstante Sippen gibt (Fig. 5).

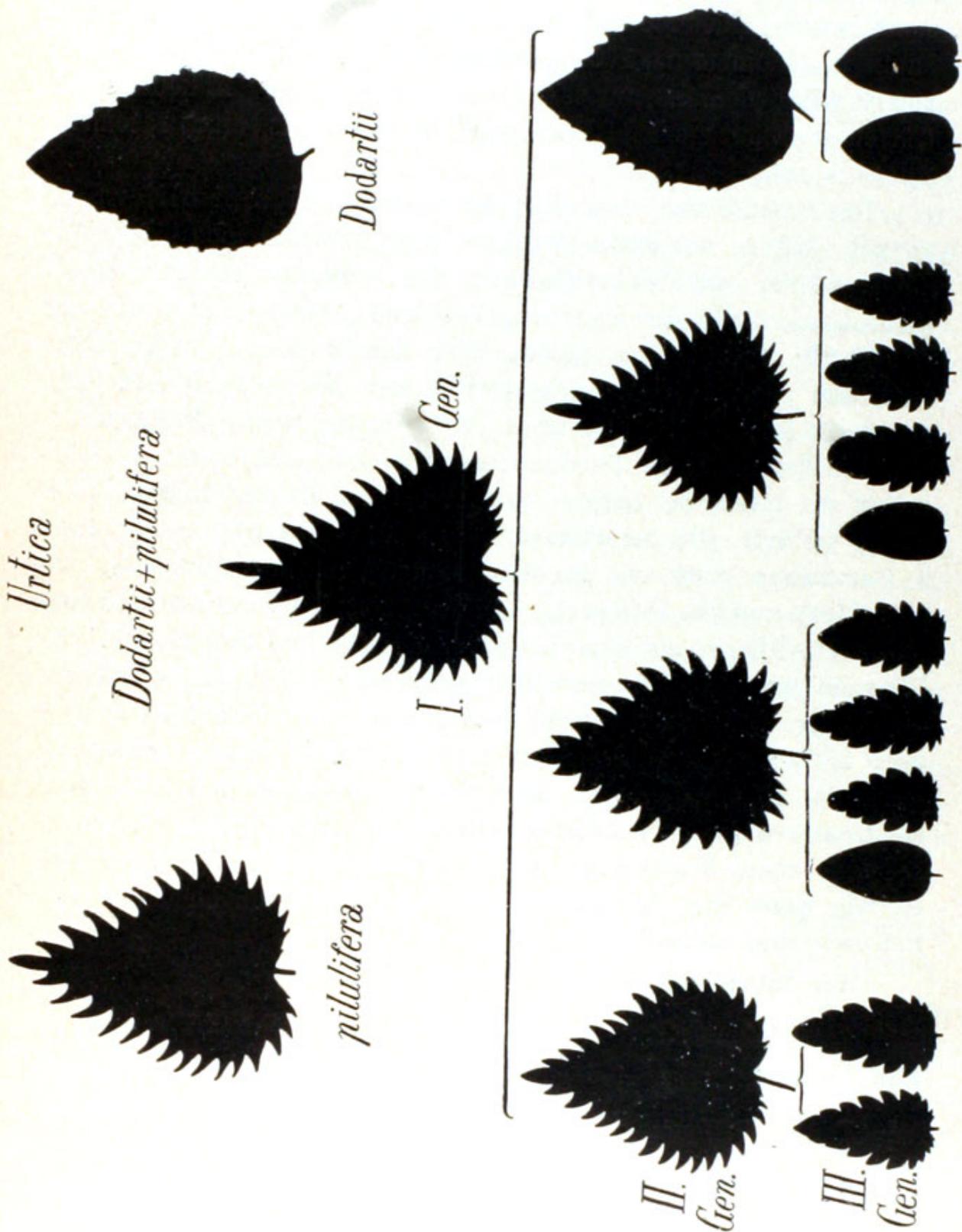


Fig. 5.

Urtica Dodartii + pilulifera mit ihren Eltern; drei Generationen des Bastardes, je ein Blatt, für die 1. und 2. Generation von älteren, für die 3. von ganz jungen Pflanzen. Etwas schematisiert.

Correns, Die neuen Vererbungsgesetze.

Die eine, allgemein verbreitete hat gezähnte Blätter, wie unsere gewöhnlichen Brennesseln auch; wir wollen sie *Urtica pilulifera typica* oder schlechthin *Urtica pilulifera* nennen. Die andere Sippe hat dagegen schwach gezähnte, fast ganzrandige Blätter, sonst unterscheidet sie sich nicht. Sie wird *Urtica Dodartii* genannt (nach einem um 1700 lebenden, französischen Botaniker) und kommt wild jedenfalls nur sehr selten vor, wird aber in botanischen Gärten viel gezogen. Linné hat sie noch als eine besondere Spezies aufgeführt.

Der Bastard sieht dem einen Elter, der *Urtica pilulifera*, so ähnlich, daß er sich davon durchaus nicht unterscheiden läßt. Wir haben wieder ein Merkmalspaar: das Merkmal „gesägter Blattrand“ der *Urtica pilulifera* „dominiert“, um mit **Dominieren und rezessiv sein.** Mendel zu reden, über das Merkmal „fast glatter Blattrand“, das sich gar nicht verrät, nach Mendels Terminologie rezessiv ist; der Bastard zeigt das dominierende Merkmal.

Die Folgen dieser Dominanz müssen sich nun in der 2. Generation des Bastardes zeigen: obwohl bei der Keimzellbildung alles gleich verläuft, wie bei unserem *Mirabilis*-Bastard, besteht diese 2. Generation statt aus dreierlei Pflanzen nur aus zweierlei, aus *pilulifera* und aus *Dodartii*, und zwar kommt durchschnittlich **eine** *Dodartii*-Pflanze mit dem rezessiven Merkmal auf **drei** *pilulifera*-Pflanzen mit dem dominierenden Merkmal. In diesem Verhältnis 1 : 3, oder 25⁰/₀ : 75⁰/₀, steckt natürlich das alte Verhältnis 1 : 2 : 1 oder 25⁰/₀ : 50⁰/₀ : 25⁰/₀. Weil man die 50⁰/₀ neuentstandene Bastarde, „Heterozygoten“, aber absolut nicht von den 25⁰/₀ neuentstandenen reinen *pilulifera*-Pflanzen, „Homozygoten“, unterscheiden kann, kommen die 75⁰/₀ *pilulifera* heraus; es ist genau so, wie wenn man die hellrosa *Mirabilis*-Pflanzen nicht von den tiefrosenroten unterscheiden könnte.

Wir haben (vgl. S. 20):

	weibliche Kz.		männliche Kz.			
Fall 1	ganzrandig	+	ganzrandig	gibt ganzrandige (Do.)	} Nachkommen	
„ 2	ganzrandig	+	gesägt	„ gesägte (pi.)		
„ 3	gesägt	+	ganzrandig	„ gesägte (pi.)		
„ 4	gesägt	+	gesägt	„ gesägte (pi.)		

Auch das Verhalten der 3. Generation des Bastardes läßt sich unschwer im voraus zurechtlegen: die *Dodartii*-Exemplare der 2. Generation geben natürlich nur noch *Dodartii*-Nachkommen;

die pilulifera-Exemplare aber teils Dodartii und pilulifera im Verhältnis 1 : 3, teils nur pilulifera, — je nachdem ein (der reinen pilulifera gleichender) Bastard oder eine wirkliche pilulifera den Samen geliefert hat. Durchschnittlich muß auf je zwei Pflanzen der ersten Art eine der zweiten kommen, wie auf zwei hellrosenrote Mirabilis eine dunkelrosenrote kommt. — All das läßt sich auch leicht zeigen, aber natürlich nur dann, wenn erstens jede pilulifera-Pflanze der 2. Generation, die zur Aufzucht der 3. Generation Verwendung finden soll, genügend isoliert abblüht, daß nur Selbstbefruchtung eintreten kann, und wenn zweitens die Samen jeder einzelnen Pflanze getrennt ausgesät werden, und man sich nicht dadurch, daß sich diese völlig gleichen, verleiten läßt, die Ernten durcheinanderzuwerfen. — Nur dadurch, daß die Erbsen sich ohne besondere Maßnahmen selbstbefruchten, und daß Mendel die Nachkommenschaft jeder Pflanze getrennt aufzog, konnte er bei den dominierenden Merkmalen dieser seiner Versuchspflanzen auf das Spaltungsgesetz kommen.

Nicht weniger leicht läßt sich auch voraussagen, was für eine Nachkommenschaft bei der Verbindung des Bastardes mit seinen Eltern zu erwarten ist: mit *Urtica Dodartii* muß er zur Hälfte *Dodartii*-Homozygoten, zur Hälfte *pilulifera*-Heterozygoten geben; mit *U. pilulifera* nur *pilulifera*, von denen aber die Hälfte Homozygoten, die Hälfte Heterozygoten sein müssen; alles, weil er selbst zur Hälfte Keimzellen mit der *Dodartii*- und zur Hälfte Keimzellen mit der *pilulifera*-Anlage bildet. Die Rückbastardierung der *U. pilulifera* + *Dodartii* mit dem *Dodartii*-Elter ist von besonderem Interesse; nach diesem Schema:

<i>Urtica pilulifera</i> + <i>Dodartii</i>	<i>U. Dodartii</i>	Nachkommen
Keimzellen { 50% piluf. } + Kz. { 50% Dodart. }	{ 50% Dodart. }	= { 50% pilulif. }
		{ 50% Dodart. }

vollzieht sich, wie wir noch sehen werden (S. 35), die Vererbung der meisten Anomalien und erblichen Krankheiten des Menschen, die man bis jetzt untersuchen konnte.

Dominieren und Spalten. Alle sieben von Mendel selbst studierten Merkmalspaare der Erbse zeigten nun eine solche „Dominanz“ des einen Paarlings über den anderen, rezessiven. Es dominierte z. B. hoher Wuchs der ganzen Erbsenpflanze über Zwergwuchs, die gelbe Farbe der Keimblätter (die von der Erbsensuppe her bekannt ist) über die grüne (die bei manchen Sorten auch noch die reifen Samen zeigen), die glatte Oberfläche der Samen der gewöhnlichen Erbse über die runzligfaltige der Zuckererbse usw. Manche Forscher waren deshalb geneigt, dieses Dominieren des einen Merkmals im Paare als etwas Wesentliches anzusehen und es in Verbindung mit dem Spalten bei der Keimzellbildung zu bringen. Ich bin dem von allem Anfang an entgegen getreten, und jetzt weiß jeder auf dem Gebiete Orientierte, daß das Dominieren und das Spalten gar nichts miteinander zu tun haben. Fälle von so vollkommener Dominanz eines Merkmals über das andere, wie wir einen bei unseren Brennesseln kennen gelernt haben, sind gar nicht häufig und durch alle möglichen Übergänge, in denen ein Merkmal nur „prävaliert“, mit jenen Fällen verbunden, wo der Bastard eine völlige Mittelstellung einnimmt. Selbst für einige Merkmale der Erbsen, die Mendel für richtig dominierend hielt, ist eine mehr vermittelnde Ausbildung im Bastard teils schon gezeigt worden, teils wahrscheinlich.

Das Gesetz der Uniformität. Ich glaube, das Wesentliche, was die neuen Untersuchungen im Anschluß an Mendel über das Aussehen der Bastarde zutage gefördert haben, ist, daß der Bastard zwischen zwei wirklich reinen Sippen unter denselben äußeren Bedingungen auch stets dasselbe Aussehen hat, daß nicht ein Teil der Bastardindividuen mehr dem einen, ein Teil mehr dem anderen Elter gleicht, und daß nicht mehrere die Eltern miteinander verbindende Zwischenstufen auftreten können. Das gilt natürlich zunächst nur für die 1. Generation des Bastardes.

Dies hat A. Lang das Gesetz der Uniformität der Bastarde genannt; Gesetz der Isotypie würde den militärischen Beigeschmack vermeiden. Das Gesetz läßt sich leicht und sicher für eine Menge Bastarde zwischen wirklich reinen Rassen nachweisen. Dagegen sind Artbastarde, selbst wenn sie Geschwister sind, oft unter sich auffällig verschieden. Darin liegt aber ganz sicher kein Beweis gegen das Gesetz der Uniformität; die zur Bastardierung verwandten Individuen der Elternarten sind dann sicher nicht rein

gewesen und hätten bei Selbstbestäubung keine einheitliche Nachkommenschaft gegeben. (Ja selbst bei äußerer Konstanz der Eltersippen könnte noch immer eine innere Verschiedenheit der Keimzellen bestehen, die sich erst bei der Bastardierung verriete, S. 58.)

Es kommt hier eben nicht darauf an, ob die Eltern des Bastardes zu verschiedenen Arten oder zu verschiedenen Rassen oder Varietäten gehören, sondern darauf, ob ihr Stammbaum **rein** gewesen ist. Bastarde zwischen Elementar-Arten können (nach eigenen Erfahrungen) sehr vielförmig sein, wenn die Eltern selbststeril oder getrennt geschlechtig sind, und Bastarde zwischen „guten“ Arten uniform, wenn die Eltern Selbstbefruchter sind oder sonst für Reinheit des Stammbaumes gesorgt war.

Sie sehen in Fig. 6 (S. 30) 17 Blüten eines Bastardes zwischen zwei Fingerhutarten, *Digitalis ambigua* und *D. lanata*, dargestellt, die alle leicht an Form und Größe voneinander unterschieden werden können, eine zufällige Auswahl unter einer viel größeren Zahl gezeichneter Blüten. Die Farbenunterschiede, die noch dazu kommen, sind gar nicht berücksichtigt. Jede Blüte stammt von einer anderen Pflanze der 1. Generation des Bastardes, und jede Pflanze trug Blüten, die, von Altersunterschieden abgesehen, annähernd unter sich übereinstimmten. Alle Pflanzen aber waren, trotz der auffälligen Unterschiede ihrer Blüten, Geschwister, denn sie hatten dieselben Eltern gehabt. Jede dieser Elternpflanzen trug zwar nur einerlei Blüten; die Arten aber, zu denen sie gehörten, *Digitalis ambigua* und *D. lanata*, sind gerade in dem Punkte sehr vielförmig. Ich habe deshalb auch von diesen je eine Blüte zweier besonders stark verschiedener Individuen dargestellt. Bei geeigneter Versuchsanstellung würden sich solche Unterschiede sicher als erblich herausstellen. Wenn Sie nun bedenken, daß die *Digitalis*-Arten Hummelblumen mit erschwerter Selbstbestäubung haben, und daß die Pflanzen mit den verschiedenen Blütenformen auf demselben Beet zusammen vorkamen, so werden Sie nicht denken, daß die zwei zu der Bastardierung verwandten Elternpflanzen wirklich „rein“ gewesen sind, d. h. nur einerlei Keimzellen hervorbrachten. Diese Eltern sind sicher selbst schon Bastarde gewesen, das eine zwischen den verschiedenen zu der Art *ambigua* gehörenden Sippen, das andere zwischen den zu der Art *lanata* gehörenden, und sie bildeten durch Spalten verschiedenerlei Keimzellen, wenn diese auch immer im Rahmen der Spezies blieben und entweder *ambigua*- oder *lanata*-Keimzellen

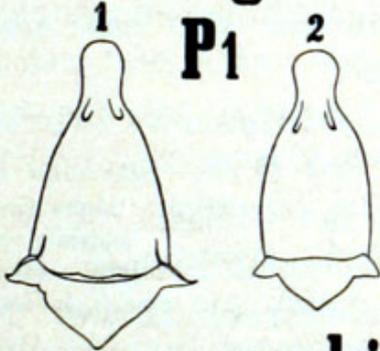
Scheinbare Ausnahmen.
Digitalis ambigua + lanata.

waren. Bei der Bastardierung mußten deshalb verschiedenerlei Kombinationen von *ambigua*- und *lanata*-Merkmalen entstehen.

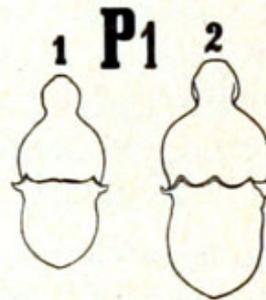
Es ist vielleicht nicht überflüssig, noch eines zu betonen. Es kann für das Auftreten wirklich übereinstimmender Individuen Voraussetzung sein, daß sie sich unter ganz den gleichen Bedingungen

Digitalis

ambigua



lanata



ambigua + lanata F1

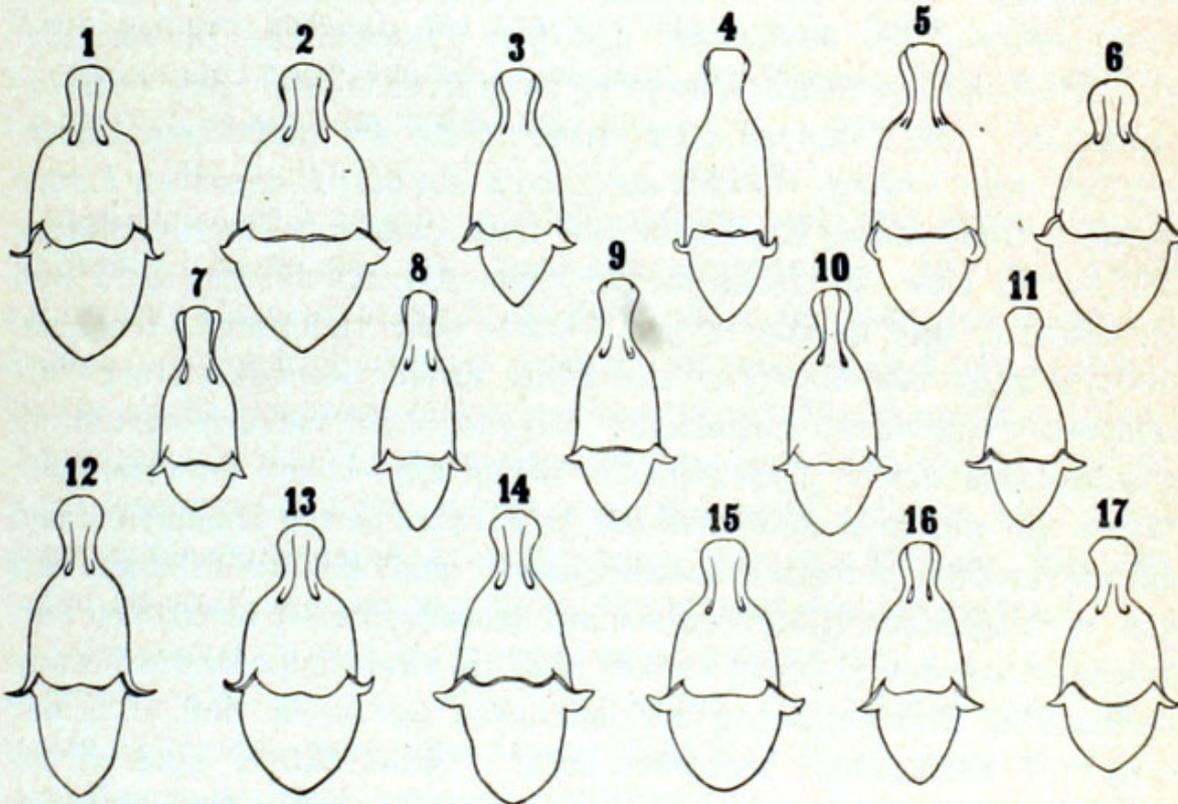


Fig. 6.

Digitalis ambigua + *lanata*, die vielförmige 1. Generation (F_1) und die Eltern (P_1). Die 17 Blüten von F_1 stammen von ebensoviel Pflanzen ab, die Geschwister waren. Die Elternarten P_1 sind durch je zwei extreme Formen repräsentiert, die ihre Vielförmigkeit zeigen sollen. Alle Blüten wurden, so weit irgend möglich, bei demselben Entwicklungszustand gezeichnet, die Unterlippe ist stets künstlich flach gelegt gewesen.

entwickeln. Wie unter ungleichen Bedingungen Ungleiches entstehen kann, zeigen unter anderem sehr hübsch die Bastardierungsversuche, die C. Herbst mit Seeigeln angestellt hat. Dadurch, daß er den Eiern erst künstlich einen Anstoß gab, sich parthenogenetisch, ohne Befruchtung, zu entwickeln, und dann erst die Befruchtung eintreten ließ, konnte er Bastardlarven erzielen, die der Mutter ähnlicher waren, als sonst. Hätten sich die Eier rein parthenogenetisch zu Larven entwickelt, so hätten diese natürlich ganz der Mutter geglichen.

Das zweite, wohl noch wichtigere Ergebnis ist das **Das Spaltungsgesetz und seine Giltigkeit.** Die korrespondierenden Anlagen der Eltern (die sich bei der Entstehung des Bastardes vereinigt hatten und während seiner vegetativen Entwicklung vereinigt blieben) werden schließlich wieder getrennt, worauf die einzelne Keimzelle des Bastardes entweder die Anlage (für das Merkmal) des einen Elters oder die Anlage (für das Merkmal) des anderen Elters enthält, nicht mehr beide, und zwar so, daß in der Hälfte der Keimzellen die eine, in der Hälfte die andere Anlage vertreten ist.

Zur Zeit, als Mendels Arbeit wieder aus dem Dunkel der Vergessenheit auftauchte, lagen in der Literatur schon Angaben vor, aus denen man mit ziemlicher Sicherheit ersehen konnte, daß es eine weite Geltung haben würde. So konnte ich z. B. auf die nicht lange vorher veröffentlichten Angaben von Guaitas über Bastarde zwischen der Hausmaus und der japanischen Tanzmaus hinweisen, die dafür sprachen, daß das „Tanzen“ rezessiv sei und die 2. Generation spalte. Das ist dann (von Darbishire) in ausgedehnten Untersuchungen wirklich nachgewiesen worden. Jetzt können wir sagen, daß das Spaltungsgesetz bei einer Menge Bastarde von Pflanzen und Tieren (Schnecken, Insekten und Wirbeltieren) aufgefunden worden ist, eigentlich überall da, wo man fruchtbare Bastarde herstellen konnte und nach dem Gesetze suchte. Es spalten auch Paare der verschiedenartigsten Eigenschaften, morphologische, anatomische und physiologische. Natürlich hat man besonders oft die stärker in die Augen fallenden Färbungsunterschiede untersucht; wir haben aber auch gesehen, daß Formmerkmale, wie die Ausbildung des Blattrandes, spalten, und das

tun selbst Merkmale, wie die Blütezeit, die Lebensdauer, Selbstfertilität und Selbststerilität, die Resistenz gegen Infektionskrankheiten und Frost¹⁾. Manche spaltenden Merkmale haben mehr oder weniger den Charakter von Monstrositäten, sehr viele andere sind ganz „normal“.

Beispiele. Aus leicht begreiflichen Gründen hat man bis jetzt vorwiegend mit Pflanzen aus Feld und Garten gearbeitet und mit Tieren, die schon vom Menschen gezüchtet werden. Besonders beliebte Versuchsobjekte sind kleine Säugetiere gewesen, vor allem die Maus, das Meerschweinchen, und das Kaninchen. Aber auch mit Kanarienvögeln und vor allem mit Hühnern hat man schon viel experimentiert. Von Insekten hat z. B. die Seidenraupe zu Versuchen gedient, auch über Schnecken liegen schöne Beobachtungen vor.

Die Annahme, daß die Merkmalspaare bei Rassen- und Varietäten-Bastarden spalteten, bei Artbastarden nicht, ist ebenso irrig wie die, daß Rassen- und Varietäten-Bastarde uniform, Artbastarde vielförmig seien. Es läßt sich nur das Spalten bei den einen meist leichter nachweisen als bei den anderen, weil es sich bei ihnen um weniger Merkmale handelt, die noch dazu oft von besonders einfacher Natur sind. Unterscheiden sich zwei Arten durch ein solches leicht faßbares Merkmal, so läßt sich auch leicht das Spalten nachweisen, selbst wenn die Eltern-Arten recht wenig miteinander verwandt sind, sodaß die Bastardierung nicht gern gelingt und die Bastarde nur geringe Fruchtbarkeit zeigen. Beispiele liefert u. a. der Bastard zwischen der schon so oft erwähnten *Mirabilis Jalapa* und einer anderen, sehr auffällig verschiedenen Wunderblumen-Art, *M. longiflora*.

Spaltende Merkmale beim Menschen. Es wird Sie aber wohl am meisten interessieren, etwas darüber zu hören, wie weit bis jetzt die Gültigkeit für den Menschen gezeigt werden konnte²⁾. Versuche lassen sich natürlich mit dem nicht machen; man ist auf das Studium von Stammbäumen angewiesen, und diese sind selten vollständig genug und vor allem auch oft nicht sorgfältig genug aufgenommen. So ist einstweilen nur dann ein Ergebnis zu erwarten, wenn es sich

¹⁾ Letzteres nach Beobachtungen an *Mirabilis Jalapa*; die größere Resistenz dominiert.

²⁾ Die vollständigste Zusammenstellung hat ganz neuerdings C. C. Hurst gegeben (Festschrift z. Andenk. an Gr. Mendel, 1911, S. 212. Vgl. auch F. Piek in der Deutsch. Mediz. Wochenschr., 1911, Nr. 32).

um sehr leicht festzustellende, durch eine einzige Anlage bedingte Eigenschaften handelt. Naturgemäß haben deshalb Anomalien und Krankheiten die meisten Fälle mendelnder Vererbung beim Menschen geliefert. Sicher nachgewiesen ist sie z. B. für Brachydaktylie, bei der Finger und Zehen nur zwei Glieder haben, statt dreier, also zu kurz sind, für Hyperdaktylie, bei der überzählige Finger und Zehen gebildet werden, für grauen Star, jedenfalls den angeborenen, für manche Formen der Nachtblindheit, d. h. die Unfähigkeit, in der Dämmerung zu sehen, für eine ganze Reihe von Hautkrankheiten, z. B. die Tylosis palmaris. Dabei bildet natürlich immer der kranke oder anormale Zustand mit dem normalen ein Merkmalspaar.

In anderen Fällen ist die Gesetzmäßigkeit dadurch weniger deutlich, daß nur das eine Geschlecht erkrankt, während das andere (oder beide Geschlechter) die Krankheit vererben. Besonders gut sind wir hier hinsichtlich der Farbenblindheit unterrichtet, aber auch die Bluterkrankheit (Haemophilie) und die Gowersche Krankheit (pseudohypertrophische Muskelparalyse) gehören hierher. In allen diesen Fällen dominiert der anormale, krankhafte Zustand über den normalen. Das Gegenteil ist schwerer nachweisbar und schon deshalb auch einstweilen viel seltener nachgewiesen, scheint aber z. B. bei Alkaptonurie vorzuliegen, bei der im Harn eine an der Luft sich bräunende Substanz (Uroleucinsäure) ausgeschieden wird.

Schwieriger war es schon, festzustellen, daß das Gesetz für die Farbe der Augen Gültigkeit hat; mit der Haarfarbe sind wir noch nicht so weit. In neuester Zeit hat V. Häcker gezeigt, daß alles das, was wir über die Vererbung der berühmten Habsburger Unterlippe wissen, sich ihm anpassen läßt.

Man darf auch überzeugt sein, daß unsere geistigen Eigenschaften dem Spaltungsgesetz folgen; es wird aber noch sehr lange dauern, bis wir das wirklich beweisen können. Wir dürfen nicht vergessen, wie schwer hier genaue, vor allem quantitativ genaue Angaben zu erhalten sein werden, wie viel gerade hier die äußern Einflüsse, die Erziehung und die Umgebung, in der wir leben, ausmachen können. Endlich handelt es sich gewiß sehr oft nicht um einzelne Anlagen für ein Merkmal, sondern das, was uns als ein Merkmal erscheint, beruht auf dem Zusammentreffen mehrerer verschiedener Anlagen. Etwas von den Eigentümlichkeiten solcher Anlagenkombinationen werden wir noch kennen lernen. — Im

Lichte der neuen Erfahrungen ist es ebenso verständlich, daß ein Genie als Sprößling zweier nur durchschnittlich begabter Eltern aufzutreten pflegt und keine Genies zu Nachkommen hat, wie, daß es ganze Maler-, Musiker- und Mathematiker-Familien gegeben hat. Im einen Fall wird es sich um eine nur selten auftretende „glückliche“ Kombination verschiedener Anlagen, im anderen um die Vererbung einer oder einiger weniger Anlagen handeln.

Beispiel: Vererbung der Hyperdaktylie. Bei dem Interesse, das die Anwendung der Genetik gerade auf den Menschen hat, will ich wenigstens einen Stammbaum vorführen und kurz besprechen (Fig. 7). Er be-

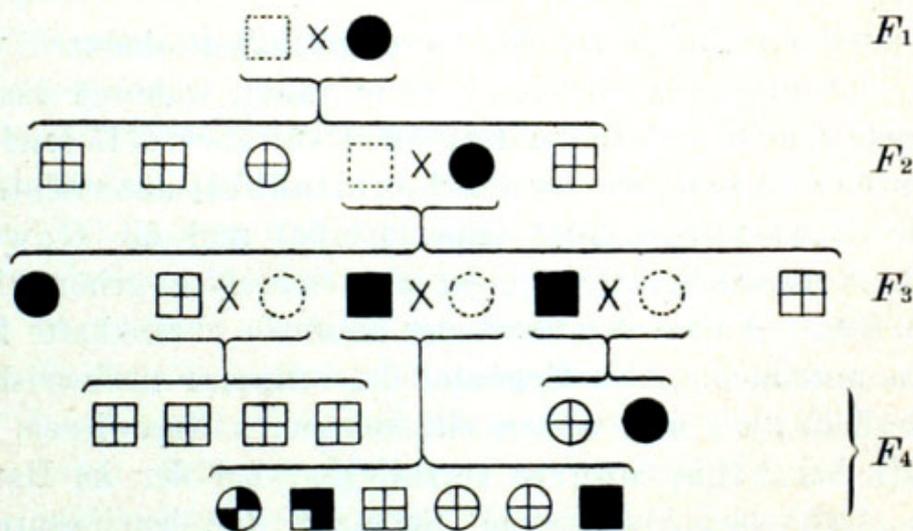


Fig. 7.

Stammbaum der Marie Schweizer aus Fischbach (Hyperdaktylie). Die Kreise stellen die weiblichen, die Quadrate die männlichen Individuen dar; die in die Familie hineinheiratenden sind punktiert und durch X verbunden. Kreise und Scheiben sind in Quadranten geteilt, die in leicht verständlicher Weise den vier Extremitäten entsprechen; bei den völligen Hyperdaktylen sind alle vier geschwärzt, sonst ist der Quadrant geschwärzt, dessen Extremität bei dem betreffenden Individuum Hyperdaktylie zeigt.

zieht sich auf die Vererbung der Hyperdaktylie, bei der, wie wir sahen, an Händen und Füßen überzählige Finger, resp. Zehen gebildet werden, und ist, neben einigen andern, von Ballowitz¹⁾ (nach Fackenheim) mitgeteilt, aber, soviel ich weiß, noch nicht von unserem Gesichtspunkt aus untersucht worden.

Ein Blick auf ihn lehrt sofort, daß die Abnormität vererbt worden ist; es fragt sich also nur, wie? Bei ihrer Seltenheit, bei dem Verbot der Geschwisterehe und der Scheu vor Verwandtenehen ist es so gut wie ausgeschlossen, daß sich zwei Hyperdaktyle

¹⁾ E. Ballowitz, Über hyperdaktyle Familien. Archiv f. Rassen- und Gesellschafts-Biologie, Bd. I, S. 356 (1904).

heiraten. Das gewöhnliche ist also, daß das hyperdaktyle Individuum eine Ehe mit einem normalen, mit reinem Stammbaum, eingeht. Ist dann, wie das Beispiel zeigt, ein Teil der Kinder hyperdaktyl, so beweist das, daß diese Eigenschaft dominiert. Dürfen wir auf Grund der Vererbungsgesetze erwarten, daß sämtliche Kinder aus allen diesen Ehen Hyperdaktylie zeigen? Durchaus nicht! Ein solches Verhalten würde ihnen sogar widersprechen. Das hyperdaktyle eine Elter wird ja selbst schon aus einer Ehe mit einem normalen Elter stammen, folglich nicht homozygotisch, sondern heterozygotisch, ein Bastard, sein und spalten. Es wird also auch nicht einerlei Keimzellen bilden, alle mit der Anlage für das dominierende Merkmal, sondern zweierlei, zur Hälfte solche mit dieser Anlage zur Hyperdaktylie, zur Hälfte aber solche mit der rezessiven Anlage für normale Hand und normalen Fuß. Das andere, normale Elter bringt lauter Keimzellen mit dieser rezessiven Anlage hervor, und beide Eltern zusammen müssen zur Hälfte hyperdaktyle Nachkommen geben (wenn hyperdaktyl und normal zusammenkommen), zur Hälfte normale Nachkommen (wenn normal und normal zusammenkommen). Die Kinder einer solchen Ehe müssen also (im Durchschnitt, nicht im einzelnen Fall) zur Hälfte hyperdaktyl, zur Hälfte normal sein. Es ist auch klar, daß nur die hyperdaktylen Kinder diese Eigenschaft weitergeben können (wieder, da ihre Ehegatten normal sein werden, an die Hälfte der Nachkommen), und daß sich in der Nachkommenschaft wirklich normaler Kinder¹⁾ keine Hyperdaktylie mehr zeigen darf.

Es liegt genau der gleiche Fall vor, wie wenn unser Brennesselbastard *Urtica Dodartii* + *pilulifera* mit dem rezessiven *Dodartii*-Elter verbunden wird (S. 27): die Hälfte der Nachkommen wird *Dodartii*, die Hälfte *pilulifera*. Bestäuben wir diese letzteren nochmals mit *Dodartii*, so ist die Hälfte der Nachkommen wieder *Dodartii*, die Hälfte *pilulifera* usw., während die aus dem Bastard herausgezogenen *Dodartii*-Pflanzen mit *Dodartii*

¹⁾ Die Ausbildung der Hyperdaktylie, ob an allen vier Extremitäten oder an weniger, scheint von äußeren, vielleicht Zufalls-Faktoren abzuhängen, und so sehen wir im Stammbaum in der 4. Generation zwei Kinder mit unvollkommener Hyperdaktylie auftreten; ihre Nachkommen können, wie andere Stammbäume lehren, wieder völlige Hyperdaktylen sein. Als Extrem wird, wenn auch selten, ein äußerlich normales Glied des Stammbaumes doch Träger der dominierenden Anlage sein können. Es ist das wahrscheinlicher, als daß die völlige Hyperdaktylie, statt durch eine Anlage, durch das Zusammenwirken mehrerer Anlagen (S. 65) zustande kommt, das eine ähnliche Wirkung haben könnte

nur *Dodartii* geben. Wir brauchen bloß an Stelle von *pilulifera* „Hyperdaktylie“, an Stelle von *Dodartii* „normale Ausbildung“ zu setzen.

Stimmt nun der als Fig. 7 mitgeteilte Stammbaum zu diesen Voraussetzungen? Vollkommen! Daß in der 2. Generation (F_2) 4 normale Kinder auf 1 hyperdaktyles kommen, kann nur im ersten Augenblick befremden¹⁾; das Verhältnis 1 : 1 kann ja nur bei großen Zahlen rein herauskommen (S. 21), und es ist ein Zufall, daß 2 Familien der 4. Generation es aufweisen, während die Familie der 3. Generation 3 hyperdaktyle auf 2 normale Kinder zeigt. Alle 4 Familien zusammen bestehen aus 18 Kindern; zu erwarten wären (nach dem Verhältnis 1 : 1) 9 hyperdaktyle, es sind aber 8. Der einzige normale Sprößling mit hyperdaktylen Geschwistern (in der 3. Generation), dessen Nachkommenschaft wir kennen, hat 4 normale Kinder hervorgebracht, ganz wie zu erwarten war. Es wäre wünschenswert, auch von den normalen Kindern der 2. Generation die — zweifellos normale — Progenitur zu kennen.

Doch kehren wir von diesem Exkurs über die Gültigkeit des Uniformitäts- und des Spaltungsgesetzes zu Mendels Versuchen zurück. Wir müssen noch ein ganz besonders wichtiges Ergebnis kennen lernen.

III.

Monohybriden, Dihybriden u. Polyhybriden. Bei den Bastarden, die wir bis jetzt betrachtet haben, unterschieden sich die Eltern nur in einem Punkt, z. B. in der Blütenfarbe oder in der Ausbildung des Blatt-randes, oder wir faßten doch nur einen Unterschied ins Auge, wie bei den zuletzt besprochenen Fällen beim Menschen. Wie verhalten sich nun die Bastarde, wenn sich die Eltern in zwei oder mehr Punkten unterscheiden, und wir diese zugleich betrachten? Bei den Erbsen z. B. gibt es Unterschiede in der Farbe der Samen und im Wuchs der ganzen Pflanze, etwa so, daß das eine Elter grüne Samen und zwergigen Wuchs, das andere gelbe Samen und hohen Wuchs besitzt. — Je nach der Zahl der Punkte, in denen sich die

¹⁾ Unter je 32 Familien mit 5 Kindern ist dieser Fall wahrscheinlich einmal vertreten.

Eltern unterscheiden, kann man von Monohybriden, Dihybriden, Trihybriden, Polyhybriden sprechen.

Trotz einzelnen Stimmen, die eine abweichende Ansicht vertraten, war man früher geneigt, die Merkmale jedes Elters, und damit auch die ganze Anlagengarnitur seiner Keimzellen, als eine Einheit aufzufassen. Sie sollte in der Hälfte der ursprünglichen Stärke in die Kinder übergehen, in $\frac{1}{4}$ der Stärke in die Enkel usw. Man sprach, und man spricht noch jetzt, z. B. in der Pferdezucht, von Halbblut, $\frac{1}{4}$ Blut, $\frac{1}{8}$ Blut usw., je nachdem ein besonders auffallendes oder wertvolles Tier eines der Eltern, Großeltern oder Urgroßeltern war. Der berühmte englische Statistiker Galton hat noch im Jahre 1897, kurz vor der Wieder- Galtons Gesetz. entdeckung der Mendelschen Gesetze, ein „Vererbungsgesetz“ aufgestellt, wonach die beiden Eltern zusammen $\frac{1}{2} = (0,5)$, die 4 Großeltern $\frac{1}{4} = (0,5)^2$, die 8 Urgroßeltern $\frac{1}{8} = (0,5)^3$ des Gesamterbes $= 1 [0,5 + (0,5)^2 + (0,5)^3 + \dots]$ liefern sollten.

Wer auf dem Boden solcher Vorstellungen steht, dem mußte schon das Spalten der Monohybriden ganz unerwartet kommen; er durfte aber wenigstens noch erwarten, daß dabei die Merkmale der Eltern, resp. ihre Anlagen, beisammen blieben, daß z. B. bei dem Bastard zwischen den oben genannten Erbsensorten die Eigenschaften des einen Elters, grüne Samen und zwergiger Wuchs, und die des anderen Elters, gelbe Samen und hoher Wuchs, auch bei der Keimzellbildung vereint überliefert würden. Nach dem uns schon bekannten Spalten wären als 2. Generation dann dreierlei Individuen zu erwarten, außer den Heterozygoten zweierlei Homozygoten, teils von grüner Samenfarbe und niedrigem Wuchs, teils von gelber Samenfarbe und hohem Wuchs. Mendel fand nun, daß sich die 2. Generation eines solchen Bastardes nicht so verhält, daß vielmehr in ihr alle möglichen Kombinationen der einzelnen Merkmale auftreten, die bei den Eltern gegeben sind.

Wir wollen das nun an einem Beispiel verfolgen, das wir wieder einem anderen Verwandtschaftskreis entnehmen. Wie bei den meisten Kulturpflanzen lassen sich auch beim Mais eine große Menge verschiedenartiger, erblich konstanter Sippen, „Sorten“, unterscheiden, vor allem nach dem Aussehen der Früchte, der „Körner“, die an dem „Maiskolben“ sitzen. Die bei uns bekannteste Sorte hat gelbe, glatte Körner; es gibt aber auch z. B. eine Sorte mit glatten, weißen

**Zea Mays alba
+ coeruleodul-
cis als Beispiel
eines
Dihybriden.
Die Eltern.**

Körnern, *Zea Mays alba*, und eine mit blauen Körnern, die im reifen, trockenen Zustand runzlig sind, *Z. M. coeruleodulcis* (Fig. 8)¹⁾. Diese zwei Sippen unterscheiden sich also in zwei Punkten, die gar nichts miteinander zu tun haben, in der Farbe und in der Form der Körner. Nach der Form kann man ein Merkmalspaar glatt-runzlig, nach der Farbe ein zweites, blau-weiß, aufstellen, wobei sich die Merkmale in folgender Weise auf die Eltern verteilen:

	<i>Zea Mays alba</i>	<i>Z. M. coeruleodulcis</i>
1. Paar	glatt	runzlig
2. „	weiß	blau

Die 1. Generation. Glatt dominiert über runzlig, und blau (annähernd) über weiß; denn die Bastardkörner sind glatt und mehr oder weniger intensiv blau gefärbt. Von den sichtbaren Eigenschaften des Bastardes stammt also die eine vom einen, die andere vom anderen Elter; beide Eltern sind am Bastard nachweisbar.

Wir hätten für den Versuch auch zwei andere Sippen verwenden können, eine mit glatten, blauen Körnern (*Zea Mays coerulea*) und eine mit weißen Körnern, die im reifen Zustand runzlig sind (*Z. M. dulcis*). Wir hätten dann dieselben zwei Merkmalspaare gehabt, nur wären die Merkmale anders verteilt gewesen:

	<i>Zea Mays coerulea</i>	<i>Z. M. dulcis</i>
1. Paar	glatt	runzlig
2. „	blau	weiß

Die Bastardkörner wären ebenfalls glatt und mehr oder weniger blau gewesen, sie hätten aber, im Gegensatz zum vorigen Fall, fast ganz dem einen Elter (*coerulea*) geglichen und vom anderen (*dulcis*) äußerlich wenig gezeigt. Das lehrt uns, daß das Aussehen des Kindes (für gewöhnlich) nur davon abhängt, welche Eigenschaften bei den Eltern überhaupt (entfaltet oder als Anlagen!) vorhanden sind, und nicht davon, welche Sorte sie besitzt, mit welchen anderen Eigenschaften zusammen sie also überliefert werden.

Die 2. Generation. Ziehen wir nun bei strenger Inzucht die 2. Generation unseres Bastardes auf. Da beim Mais jedes Korn — warum, soll nicht auseinandergesetzt werden — einem Individuum

¹⁾ Das „Weiß“ ist eigentlich ein helles Gelblich; das Blau soll nach East und Hayes durch mehrere Anlagen bedingt sein (S. 65), in dem beschriebenen Fall (wo meine Sippe *coeruleodulcis* eine Rolle spielt) verhält es sich jedenfalls, als ob es von einer Anlage hervorgerufen wäre.

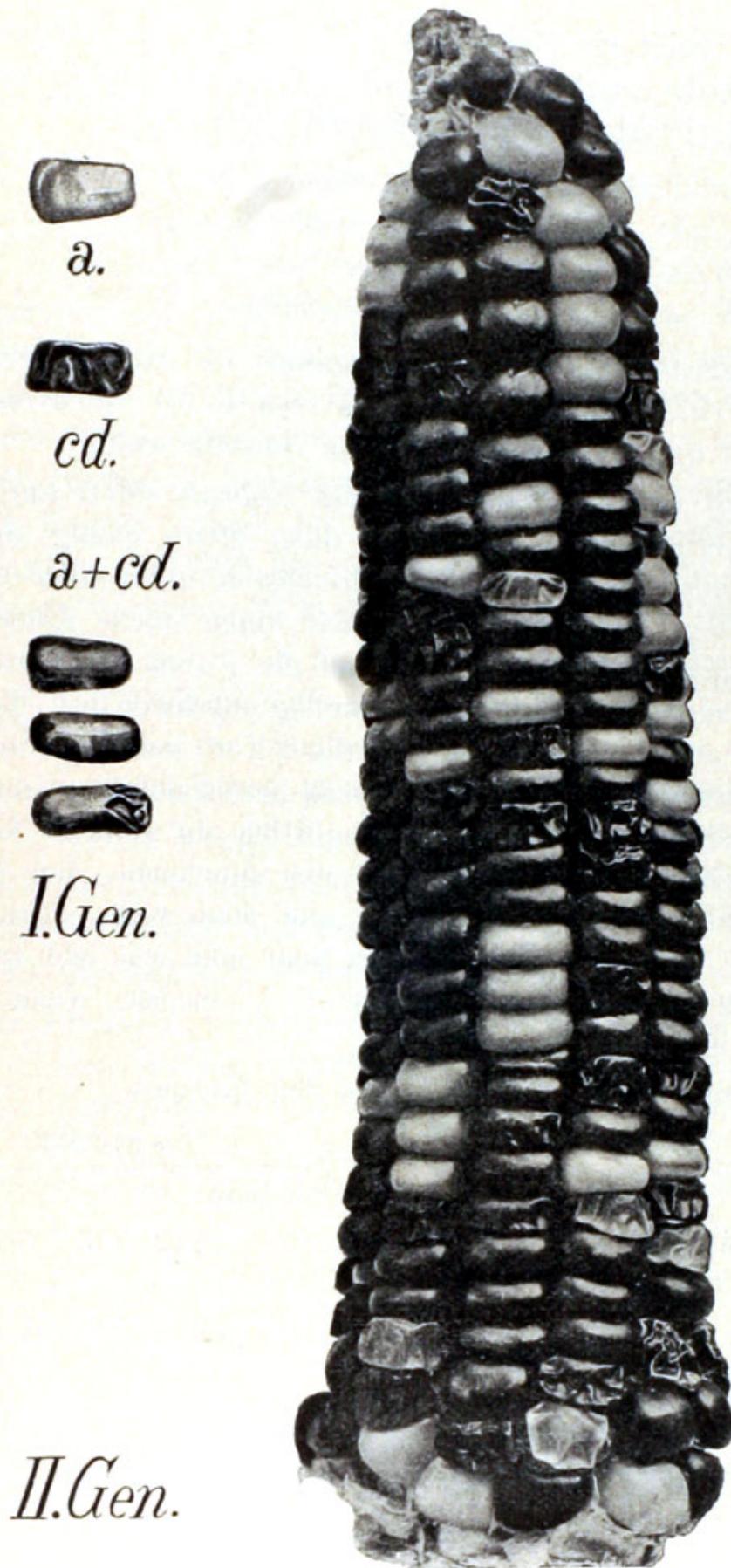


Fig. 8.

Zea Mays alba + coeruleodulis, zwei Generationen. Die Eltern *a*, *cd*, darunter die 1. Generation des Bastardes: ein normales Bastardkorn (glattblau) und zwei der seltenen Mosaikbildungen eines in der Farbe und eines in der Form Mosaik. Rechts ein Kolben mit der 2. Generation.

entspricht, zeigt ein Maiskolben, wie er in Fig. 8 dargestellt ist, eine zahlreiche Nachkommenschaft auf einmal. Man sieht auch sofort, daß viererlei Körner vorhanden sind:

Klasse 1	glatte, blaue	Körner
" 2	glatte, weiße	"
" 3	runzelige, blaue	"
" 4	runzelige, weiße	"

Zwei davon sind uns schon bekannt, es sind die der Eltern, glatt weiß (Z. M. alba) und runzelig blau (Z. M. coeruleodulcis); zwei sind uns neu, glatt blau und runzelig weiß.

Es fällt uns bei Betrachtung des Kolbens sofort auf, daß die viererlei Körner der 2. Generation nicht gleich häufig sind. Die glatten blauen sind weitaus am zahlreichsten, die weißen runzeligen am seltensten. Wir zählen aber auch einige solche Kolben genau durch. Zunächst achten wir nur auf die Form der Körner, ohne die Farbe zu berücksichtigen, und stellen unschwer fest, daß durchschnittlich auf je drei glatte ein runzliges Korn kommt. Nun nehmen wir die Farbe vor, ohne die Form zu berücksichtigen, und finden ebenfalls auf je drei blaue durchschnittlich ein weißes. Nach dem, was wir schon wissen, dürfen wir also annehmen, daß jedes der zwei Merkmalspaare, glatt-runzlig und blau-weiß, spaltet. Nun zählen wir, wie viel glatte Körner blau und wie viel weiß sind, und finden wieder das Verhältnis 3 : 1, ebenso, wenn wir die runzligen Körner untersuchen.

Im ganzen finden wir also von den Körnern

$\frac{3}{4}$ glatt		$\frac{1}{4}$ runzlig	
$\frac{3}{4}$ blau	$\frac{1}{4}$ weiß	$\frac{3}{4}$ blau	$\frac{1}{4}$ weiß

oder, ausmultipliziert, $\frac{9}{16}$ glatt blau, $\frac{3}{16}$ glatt weiß, $\frac{3}{16}$ runzlig blau, $\frac{1}{16}$ runzlig weiß, erweitert 9 : 3 : 3 : 1.

Die 2. Generation unseres Bastardes besteht also aus viererlei Körnern, in folgendem Verhältnis:

9 glatt blau : 3 glatt weiß : 3 runzlig blau : 1 runzlig weiß¹⁾
 nicht aus zweierlei Körnern, glatten weißen und runzligen blauen im Verhältnis 3 : 1.

¹⁾ In einem bestimmten Fall war das Verhältnis (bei zusammen 535 Körnern) 565 : 191 : 176 : 68 auf 1000 berechnet, statt 566,6 : 181,6 : 194,2 : 57,6, wie die Theorie verlangt.

Das ist genau das, was wir erwarten müssen, **Die Erklärung.** wenn im Bastard die Anlagen für die einzelnen Merkmale der Eltern aus ihrem Zusammenhang gelöst und ganz beliebig neu kombiniert werden, ohne irgend welche Rücksicht auf ihre frühere Zusammengehörigkeit. (Man vergleiche zum Folgenden Fig. 9). Die Trennung und Neukombination muß bei der Bildung der männlichen und weiblichen Keimzellen geschehen. Vom ersten Merkmalspaar erhält die Hälfte der Keimzellen die Anlage für glatt, die andere Hälfte die Anlage für runzlig. Die Anlagen des zweiten Paares, die für die blaue oder weiße Färbung, werden zur gleichen Zeit, aber ganz ohne Rücksicht auf die anderen Anlagen verteilt, so daß z. B. jede Anlage für blau ebensogut in einer Keimzelle mit der Anlage für glatt wie in einer anderen mit der für runzlig zusammentreffen kann. Wir erhalten so folgende Kombinationen:



Es bekommt so je die Hälfte der Hälfte der Keimzellen, also

$\frac{1}{4}$ (25%) die Anlage für glatt und die für blau,

$\frac{1}{4}$ die für glatt und die für weiß,

$\frac{1}{4}$ die für runzlig und die für blau,

$\frac{1}{4}$ die für runzlig und die für weiß.

So bildet die 1. Generationen des Bastardes in durchschnittlich gleichen Zahlen viererlei männliche und viererlei weibliche Keimzellen, mit denen sich $4 \times 4 = 16$ Kombinationen bilden lassen. Bestäubt sich nun der Bastard selbst, und bestimmt in jedem einzelnen Falle nur der Zufall, was für eine männliche Keimzelle die weibliche befruchtet, so müssen die 16 verschiedenen Kombinationen gleich häufig eintreten. Die Wahrscheinlichkeit jeder einzelnen (z. B. daß eine weibliche Keimzelle mit den Anlagen blau glatt von einer männlichen Keimzelle mit den Anlagen weiß glatt befruchtet wird) ist so $\frac{1}{4} \times \frac{1}{4} = \frac{1}{16}$. Stellt man sich die 16 möglichen Kombinationen zusammen und denkt daran, daß glatt mit runzlig stets glatt, blau mit weiß stets blau gibt, erhält man aus:

9 Kombinationen glatt blau (aus allen, in denen glatt und blau wenigstens einmal steckt),

3 " glatt weiß (allen, in denen blau ganz fehlt, und glatt wenigstens einmal vorhanden ist),

Zea Mays coeruleodulcis+alba. Schema.

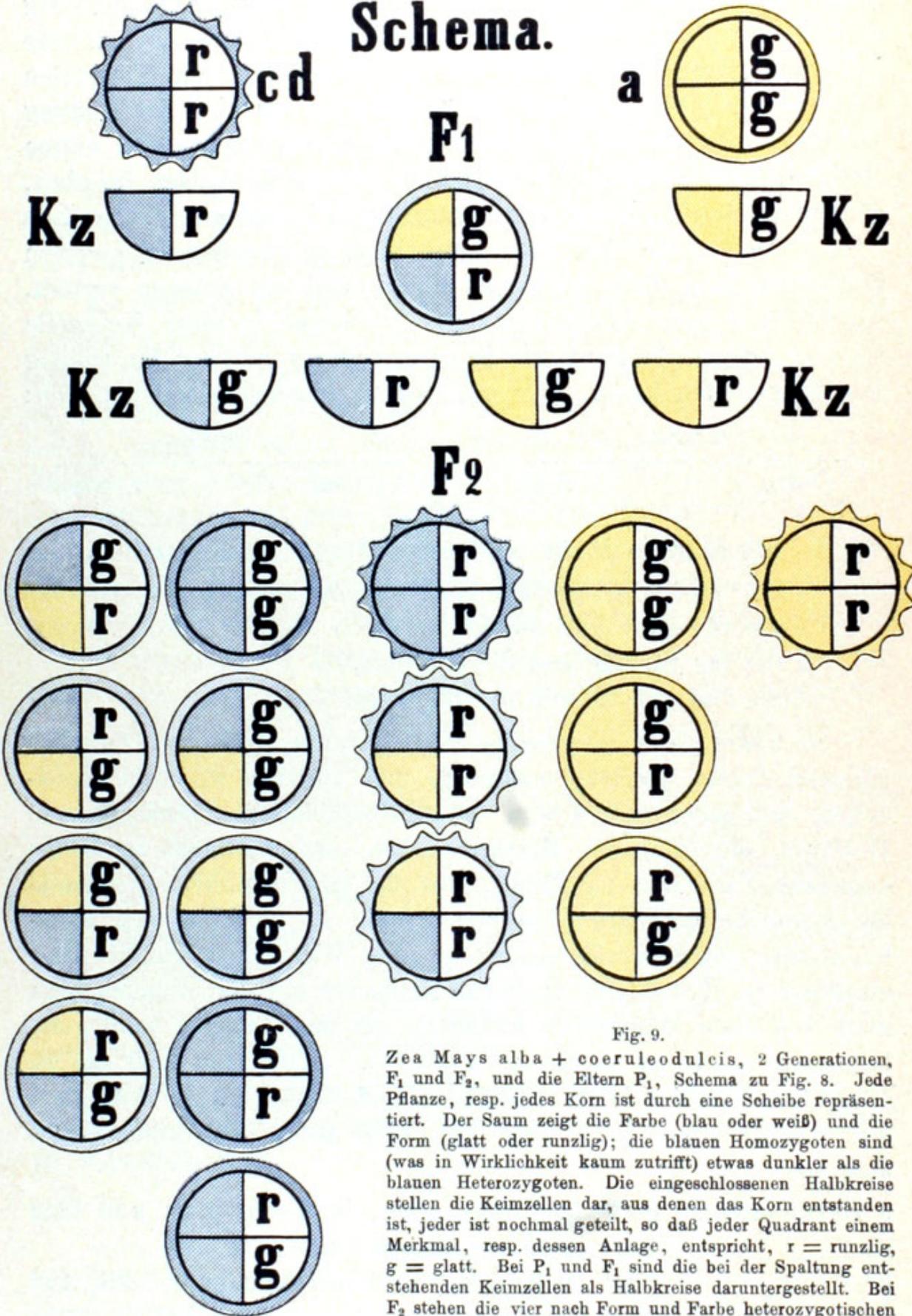


Fig. 9.

Zea Mays alba + coeruleodulcis, 2 Generationen, F₁ und F₂, und die Eltern P₁, Schema zu Fig. 8. Jede Pflanze, resp. jedes Korn ist durch eine Scheibe repräsentiert. Der Saum zeigt die Farbe (blau oder weiß) und die Form (glatt oder runzlig); die blauen Homozygoten sind (was in Wirklichkeit kaum zutrifft) etwas dunkler als die blauen Heterozygoten. Die eingeschlossenen Halbkreise stellen die Keimzellen dar, aus denen das Korn entstanden ist, jeder ist nochmal geteilt, so daß jeder Quadrant einem Merkmal, resp. dessen Anlage, entspricht, r = runzlig, g = glatt. Bei P₁ und F₁ sind die bei der Spaltung entstehenden Keimzellen als Halbkreise daruntergestellt. Bei F₂ stehen die vier nach Form und Farbe heterozygotischen Kombinationen in der ersten Kolonne.

- 3 Kombinationen runzlig blau (allen, in denen glatt ganz fehlt und blau wenigstens einmal vorkommt),
 1 „ runzlig weiß (der einen, in der glatt und blau ganz fehlen).

Im Folgenden seien die 16 Kombinationen mit dem Ergebnis wirklich aufgezählt. Es sei **G** die Anlage für glatt, **R** die für runzlig, **B** die für blau, **W** die für weiß (die dominierenden Anlagen sind fett gedruckt), so sind die „Erbformeln“ für die Eltern des Bastardes:

$$\text{alba} = \mathbf{GGWW} \quad \text{coeruleodulcis} \mathbf{RRBB}^1),$$

die ihrer Keimzellen **GW** und **RB**. Die Erbformel des Bastardes selbst ist dann **GWRB**, besser **GRBW**, die seiner viererlei Keimzellen:

$$\mathbf{GB}, \mathbf{GW}, \mathbf{RB}, \mathbf{RW},$$

und die 16 möglichen Kombinationen sind, mit dem Resultat:

Tabelle 1.

Kombination der Keimzellen der 1. Generation.	Resultat (2. Generation)	
	Aussehen	Erbformel
1. GB + GB	glattblau	GGBB
2. GB + GW	glattblau	GGBW
3. GB + RB	glattblau	GRBB
4. GB + RW	glattblau	GRBW
5. GW + GB	glattblau	GGBW
6. GW + GW	glattweiß	GGWW
7. GW + RB	glattblau	GRBW
8. GW + RW	glattweiß	GRWW
9. RB + GB	glattblau	GRBB
10. RB + GW	glattblau	GRBW
11. RB + RB	runzlig blau	RRBB
12. RB + RW	runzlig blau	RRBW
13. RW + GB	glattblau	GRBW
14. RW + GW	glattweiß	GRWW
15. RW + RB	runzlig blau	RRBW
16. RW + RW	runzlig weiß	RRWW

¹⁾ Die Buchstaben sind verdoppelt (z. B. **GGWW**), weil die entsprechende Anlage zweimal, einmal aus der weiblichen (**GW**) und einmal aus der männlichen Keimzelle (**GW**) vorhanden ist.

Das
Schachbrett-
schema.

Statt dieser Anordnung in Tabellenform verwendet man jetzt vielfach die „Schachbrettform“: ein großes Quadrat, das in 16 kleinere zerfällt, die den einzelnen Kombinationen entsprechen. Man schreibt nun zunächst in jedes Feld der Horizontalreihen je eine der vier Keimzellarten (das mögen die weiblichen Keimzellen sein), dann in jede senkrechte Reihe auch je eine der Keimzellarten (das mögen die männlichen Keimzellen sein) und erhält so die 16 Kombinationen.

Schema.

GB GB glatt blau	GB GW glatt blau	GB RB glatt blau	GB RW glatt blau
GW GB glatt blau	GW GW glatt weiß	GW RB glatt blau	GW RW glatt weiß
RB GB glatt blau	RB GW glatt blau	RB RB runzlig blau	RB RW runzlig blau
RW GB glatt blau	RW GW glatt weiß	RW RB runzlig blau	RW RW runzlig weiß

Die 3. und die folgenden Generationen. Runzlige weiße Körner können nur entstehen, wenn die sich vereinigenden Keimzellen, die weiblichen sowohl wie die männlichen, nur die Anlagen für die Merkmale weiß und runzlig enthalten. Es ist deshalb verständlich, daß die Nachkommenschaft nicht mehr spaltet und stets aus Pflanzen besteht, deren Kolben ausschließlich runzlige weiße Körner tragen. Wir haben so eine neue konstante Rasse aus je einem Merkmal der beiden Eltern zusammengesetzt, „aufgebaut“. Daß sie uns schon unter dem Namen *dulcis* bekannt ist (S. 38), tut nichts zur Sache; in einem anderen Falle können wir eine bis dahin unbekannte Kombination erhalten.

Auch unter den blauen glatten Körnern stecken solche — unter je 9 etwa 1 —, die eine konstante, neue Sippe mit blauen

glatten Körnern geben, weil beide sich vereinigenden Keimzellen nur die dominierenden Merkmale glatt und blau übertragen; auch diese Rasse (*coerulea*) ist schon bekannt. Man kann solche Körner aber nicht von vornherein von den blauen unterscheiden, deren Nachkommen nach der Farbe, oder nach der Gestalt, oder endlich nach beiden Merkmalen gespalten sein werden. Sie läßt sich nur so isolieren, daß man von einer recht großen Anzahl glatter blauer Körner die Nachkommenschaft getrennt aufzieht und untersucht. Erhält man darunter Pflanzen, die nur glatte blaue Körner hervorbringen, so hat man damit die neue Sorte isoliert.

Die übrigen glatten blauen Körner geben entweder:

1. Kolben mit lauter blauen Körnern, von denen aber $\frac{1}{4}$ runzlig, $\frac{3}{4}$ glatt sind (weil sie hinsichtlich der Farbe homozygot, hinsichtlich der Form heterozygot waren, was durchschnittlich bei $\frac{2}{9}$ der glatten blauen Körner der Fall ist), oder

2. Kolben mit lauter glatten Körnern, von denen aber $\frac{1}{4}$ weiß, $\frac{3}{4}$ blau sind (weil sie hinsichtlich der Form homozygot, hinsichtlich der Farbe aber heterozygot waren, etwa $\frac{2}{9}$ der Körner), endlich

3. wieder Kolben mit viererlei Körnern, blauen glatten, blauen runzligen, weißen glatten und weißen runzligen (weil sie hinsichtlich Form und Farbe heterozygot gewesen sind; diese ca. $\frac{4}{9}$ der Körner wiederholen einfach die 1. Generation des Bastardes).

Natürlich kann man auch die beiden Eltern wieder aus der 2. Generation isolieren. Unter je 3 glatten weißen Körnern ist durchschnittlich 1, das nur seinesgleichen hervorbringt, während die 2 anderen Körner Pflanzen mit weißen Kolben geben, an denen 1 runzliges Korn auf 3 glatte kommt. Ebenso ist unter je 3 runzligen blauen Körnern 1, das nur seinesgleichen gibt, während die 2 anderen Körner Pflanzen mit runzligen Kolben geben, an denen auf 1 weißes Korn 3 blaue kommen.

Das Verhalten der 3. Generation, das eben geschildert wurde, wird durch ein sorgfältiges Studium der nachfolgenden Tabelle noch klarer werden. Die 16 Kombinationen von Tabelle 1 sind hier in die vier Klassen (I—IV) geordnet, die äußerlich bei der 2. Generation unterschieden werden können, und es sind dann wieder die innerlich, der Anlagengarnitur nach übereinstimmenden Kombinationen zu neun Unterklassen (1—9) zusammengestellt.

Tabelle 2.

Nr. in Tab. 1.	Kombin. d. Keimz. d. 1. Gener.	Resultat					3. Generation
		2. Generation					
		Erbformeln	Aussehen	konstant	spaltend	Keimzellen	
4. 7. 10. 13.	GB + RW GW + RB RB + GW RW + GB	1. GRBW	I { glatt blau	{ —	{ Form und Farbe	{ $\frac{1}{4}$ GB $\frac{1}{4}$ GW $\frac{1}{4}$ RB $\frac{1}{4}$ RW	16 Komb. { 9 glatt blau 3 runzlig blau 3 glatt weiß 1 runzlig weiß
3. 9.	GB + RB RB + GB	2. GRBB	I { glatt blau	{ Farbe	{ Form	{ $\frac{1}{2}$ GB $\frac{1}{2}$ RB	4 K. { 3 glatt blau 1 runzlig blau
2. 5.	GB + GW GW + GB	3. GGBW	I { glatt blau	{ Form	{ Farbe	{ $\frac{1}{2}$ GB $\frac{1}{2}$ GW	4 K. { 3 glatt blau 1 glatt weiß
1.	GB + GB	4. GGBB	I { glatt blau	{ Form u. Farbe	—	GB	glatt blau
12. 15.	RB + RW RW + RB	5. RRBW	II { runzlig blau	{ Form	{ Farbe	{ $\frac{1}{2}$ RW $\frac{1}{2}$ RB	4 K. { 3 runzlig blau 1 runzlig weiß
11.	RB + RB	6. RRBB	II { runzlig blau	{ Form u. Farbe	—	RB	runzlig blau
8. 14.	GW + RW RW + GW	7. GRWW	III { glatt weiß	{ Farbe	{ Form	{ $\frac{1}{2}$ GW $\frac{1}{2}$ RW	4 K. { 3 glatt weiß 1 runzlig weiß
6.	GW + GW	8. GGWW	III { glatt weiß	{ Form u. Farbe	—	GW	glatt weiß
16.	RW + RW	9. RRWW	IV { runzlig weiß	{ Form u. Farbe	—	RW	runzlig weiß

Würde glatt nicht über runzlig und blau nicht (annähernd) über weiß dominieren, sondern würden die Mitte haltende Bastardmerkmale auftreten (etwa halbrunzlige und blaßblaue Körner), so wären in der 2. Generation statt viererlei neunerlei äußerlich verschiedene Nachkommen zu unterscheiden, weil man die Homo- und Heterozygoten auseinanderhalten könnte.

Die zwei durch Bastardierung neu hergestellten Sippen *dulcis* und *coerulea* lassen sich auf keine Weise von echten Sorten unterscheiden, so wenig wie die wieder isolierten Eltern von den echten Sorten *alba* und *coeruleodulcis*. Es ist klar, daß diese Möglichkeit, aus verschiedenen Sorten eine neue, konstante zusammenzusetzen, für den Pflanzenzüchter große Bedeutung hat; er kann so zwei wünschenswerte Eigenschaften, die ihm bisher nur bei zwei verschiedenen Sippen bekannt waren, jede vielleicht zusammen mit einer unvorteilhaften Eigenschaft, zu einer in jeder Hinsicht brauchbaren, neuen Sorte vereinigen, die dann im Großen angebaut werden kann. Dem Tierzüchter ist diese Aufgabe durch die Geschlechtstrennung bei seinen Objekten erschwert, im Prinzip aber ist sie gleich. Ich will ein botanisches Beispiel geben:

Die praktische
Bedeutung
der Neu-
kombinationen.

Die Weizen-Sorten sind gegen einen sehr schädlichen Pilz, den Getreiderost, ungleich empfänglich. Manche werden sehr stark angegriffen und leiden dann schwer, so daß die Ernte fast vernichtet werden kann, andere sind fast völlig widerstandsfähig und leiden gar nicht. Wie Biffen in England gefunden, und Nilson-Ehle in Schweden noch näher verfolgt hat, ist die verschiedene Rostempfindlichkeit eine erbliche Eigenschaft und folgt dem Spaltungsgesetz. Dabei dominiert große Empfänglichkeit über geringe. Biffen war deshalb imstande, neue Weizensorten zu ziehen, in denen andere gute, ebenfalls erbliche Eigenschaften gewisser rostempfindlicher Sorten (reicher Kornertrag und gutes Stroh) vereint sind mit der Widerstandskraft gegen Rost, die sich bei anderen, sonst schlechteren Sorten findet.

Unterscheiden sich die beiden Eltern eines Bastardes statt in zwei in drei voneinander unabhängigen Punkten, so daß man drei Merkmalspaare aufstellen kann, liegt eine Trihybride vor, so ist im Prinzip alles wie bei den Dihybriden, nur komplizierter. Es gibt achterlei Keimzellen, die 64 verschiedene Kombinationen zulassen, die so entstandenen Nachkommen lassen sich bei Dominanz je des einen Paarlings in 8 äußerlich verschiedene Klassen ordnen, zu denen 27 innerlich, in den Anlagengarnituren verschiedene Unterklassen gehören. Als Beispiel wähle ich wieder einen Bastard zwischen zwei Maissorten, von denen die eine glatte gelbe Körner

Zea Mays vulgata + *coeruleodulcis* als Beispiel eines Trihybriden. (*Zea Mays vulgata*), die andere runzlige blaue Körner hat; diese zweite Sorte, *Z. M. coeruleodulcis* ist schon aus dem Bastard mit *Z. M. alba* bekannt. Scheinbar sind hier freilich nur zwei Merkmalspaare vorhanden: 1. glatt — runzlig und 2. blau — gelb; bei näherer Untersuchung finden wir aber, daß der äußere Schein trügt, und daß das zweite Merkmalspaar weiter zerlegt werden muß in zwei neue Paare: gelb — nicht gelb und blau — nicht blau. Der blaue Farbstoff wird nämlich nur in einer oberflächlich gelagerten Zellschicht des Nährgewebes (des Endosperms) im Samen gebildet, in der sogen. Kleberschicht; das übrige Nährgewebe des Kornes kann entweder gelben Farbstoff führen oder keinen und dann weiß erscheinen. Ist die Kleberschicht blau gefärbt, so sieht das Korn blau aus, während es innen weiß oder gelb sein kann, was sich erst durch Anschneiden feststellen läßt. Fehlt der blaue Farbstoff, so tritt die Farbe des darunterliegenden Gewebes ohne weiteres hervor: Es ist gelb bei Anwesenheit des gelben Farbstoffes, weiß bei dessen Fehlen.

Die beiden Maissorten zeigen nun die Merkmale in folgender Weise verteilt:

	<i>Zea Mays vulgata</i>	<i>Z. M. coeruleodulcis</i>
1. Paar (Oberfläche)	glatt	runzlig
2. „ (Kleberschicht)	nicht blau	blau
3. „ (übr. Nährgew.)	gelb	nicht gelb (weiß).

Die Bastardkörner sind glatt und (mehr oder weniger) blau, innen aber gelb; in zwei Punkten (der Oberfläche und der Farbe des Nährgewebes) überwiegt also die Sippe *vulgata*, in einem Punkt (der Farbe der Kleberschicht) die Sippe *coeruleodulcis*.

Die 2. Generation besteht nun aus nicht weniger als achterlei Körnern¹⁾ im Verhältnis 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1.

Klasse 1	: 27	glatte, blaue, innen gelbe,
„	2 : 9	glatte, blaue, innen weiße,
„	3 : 9	glatte (nicht blaue), gelbe,
„	4 : 9	runzlige, blaue, innen gelbe,
„	5 : 3	glatte (nicht blaue), weiße,
„	6 : 3	runzlige, blaue, innen weiße,
„	7 : 3	runzlige (nicht blaue), gelbe,
„	8 : 1	runzlige (nicht blaue), weiße.

¹⁾ Die Abgrenzung von blau oder nicht blau und gelb oder nicht gelb macht hier oft Schwierigkeiten, wegen intermediaeren Heterozygoten.

Das erklärt sich alles durch die Annahme, es trete bei der Keimzellbildung des Bastardes Spaltung ein, die Anlagen für die einzelnen Merkmale würden getrennt und dann ganz unabhängig voneinander neu verteilt. Zunächst erhält wieder die Hälfte der Keimzellen die Anlage für glatt, die Hälfte die für runzlig, jedesmal die Hälfte davon, also je $\frac{1}{4}$, bekommt die Anlage für blau, die andere Hälfte nicht, und dann wieder die Hälfte von diesen Vierteln, also je $\frac{1}{8}$, die Anlage für gelb, die andere nicht, wie folgendes Schema zeigt.

(Oberfläche)	$\frac{1}{2}$ glatt				$\frac{1}{2}$ runzlig			
(Kleberschicht)	$\frac{1}{2}$ blau		$\frac{1}{2}$ nicht blau		$\frac{1}{2}$ blau		$\frac{1}{2}$ nicht blau	
(Übr. Nährgew.)	$\frac{1}{2}$ gelb	$\frac{1}{2}$ n. gelb	$\frac{1}{2}$ gelb	$\frac{1}{2}$ n. gelb	$\frac{1}{2}$ gelb	$\frac{1}{2}$ n. gelb	$\frac{1}{2}$ gelb	$\frac{1}{2}$ n. gelb

Es gibt also dieselben achterlei Klassen, die wir oben als Körner fanden, als Keimzellen: glatt blau gelb, glatt blau weiß, glatt nichtblau gelb usw., alle Klassen sind aber gleich groß und machen $\frac{1}{8}$ der Gesamtzahl aus. Jede dieser achterlei Keimzellen kann sich bei der Selbstbefruchtung mit einer Keimzelle derselben oder jeder anderen Klasse verbinden, so daß $8 \times 8 = 64$ Kombinationen möglich sind, die alle gleich oft auftreten. Man kann sich leicht ausrechnen, daß davon 27 glatte, blaue, innen gelbe Körner geben müssen, 9 glatte, blaue, innen weiße usw. und nur eine einzige runzlige, nicht blaue, weiße. Eine der Kombinationsklassen sieht wie das Elter *vulgata* aus, eine wie das Elter *coeruleodulcis*; die sechs anderen Kombinationen sind neu. Drei sind uns schon andersher bekannt, der weiße glatte Mais (*alba*), der weiße runzlige (*dulcis*) und der blaue glatte mit weißem Inneren (*coerulea*); wir können also die beiden letzten Sippen noch auf einem anderen Wege als durch Bastardierung von *alba* und *coeruleodulcis* erhalten.

Steigt die Anzahl der spaltenden Merkmalspaare bei **Polyhybriden**. einem Bastard noch weiter, so wird die Zahl der Keimzellarten, und vor allem die ihrer möglichen Kombinationen, rasch so groß, daß sie nicht mehr übersehen werden können. Schon bei zehn Merkmalspaaren werden 1024erlei Keimzellen gebildet, die über eine Million Kombinationen zulassen, aus denen mehr als tausend äußerlich verschiedene Nachkommen hervorgehen, und mehr als 60000 ihren inneren Anlagen nach verschiedene¹⁾. Die Bewältigung eines der-

¹⁾ Ganz allgemein kann man sagen: n Merkmalspaare (mit je einem dominierenden Paarling) geben 2^n -erlei Keimzellen, die 2^{n+n} -erlei Kombinationen

artigen Versuches, der, um einigermaßen genaue Zahlen zu geben, viele Millionen von Individuen umfassen müßte, ist kaum mehr möglich. Wir können die Übereinstimmung der tatsächlichen Ergebnisse mit den theoretisch verlangten nur noch so kontrollieren, daß wir jedes einzelne Merkmalspaar für sich auf das Verhältnis 1 : 3 oder 1 : 2 : 1 prüfen und außerdem, so gut es geht, Stichproben machen, ob die Merkmale sich wirklich beliebig kombinieren.

Aus den zuletzt besprochenen Versuchen mit Bastarden, deren Eltern sich in zwei und mehr Punkten unterscheiden, geht die **Gesetz der Selbständigkeit der Merkmale und Anlagen.** Selbständigkeit der Merkmale, die das Bild eines Individuums zusammensetzen, hervor. Das ist wohl das wichtigste Ergebnis der Untersuchungen Mendels. Denn diese Selbständigkeit der Merkmale beweist, daß auch die Anlagen selbständig sind. Der Anlagenkomplex eines Individuums, das Keimplasma, kann keine Einheit bilden, es muß aus Teilchen zusammengesetzt sein, die die einzelnen Merkmale repräsentieren, die voneinander unabhängig sind, von denen man einzelne hinwegnehmen kann, die man durch andere ersetzen kann, die man um neue aus einem anderen, fremden Anlagenkomplex stammende vermehren kann.

Ob wir für eine bestimmte Eigenschaft einer gegebenen Sippe nachweisen können, daß sie selbständig ist, hängt davon ab, ob uns zufällig eine zweite Sippe bekannt ist, die mit der ersten Sippe fruchtbare Bastarde gibt und eine passende andere Eigenschaft besitzt. Gäbe es z. B. keinen runzligkörnigen Mais, so könnten wir nicht nachweisen, daß die weiße oder blaue Färbung des Maiskornes von der Form des trockenen Kornes unabhängig ist; gäbe es außer der *Urtica pilulifera typica* nicht auch eine *chlorina* mit blaßgrünem Laub, so könnten wir nicht zeigen, daß das Merkmal, ungesägte Blätter zu bilden, von anderen Merkmalen der *U. Dortii*, z. B. der tiefgrünen Farbe der Blätter, getrennt werden kann. Wenn wir außerdem daran denken, daß die Selbständigkeit schon für die verschiedenartigsten Merkmale, morphologische und

zulassen und 2ⁿ äußerlich verschiedene, 3ⁿ innerlich, ihren Anlagen nach, verschiedene Nachkommen geben. Sind die Bastardmerkmale intermediär, so sind diese 3ⁿ-erlei Nachkommen auch äußerlich unterscheidbar.

physiologische, festgestellt worden ist, so dürfen wir gewiß annehmen, daß sie auch dort besteht, wo wir sie nicht nachweisen können, weil uns eine zur Bastardierung passende zweite Sippe fehlt, daß also wirklich alle die einzelnen Züge, die das Bild eines Individuums oder einer Rasse oder Art zusammensetzen, voneinander unabhängig auf besonderen Anlagen beruhen. Baur hat für das Gartenlöwenmaul (*Antirrhinum majus*) schon über 20 solche „Erbeinheiten“ („units“) experimentell nachgewiesen¹⁾.

Die Abgrenzung eines Merkmals ist nur durch das Experiment durchführbar; eventuell kann noch der Vergleich mit dem Verhalten nächst verwandter Sippen weiter helfen. Zuweilen ist das, was uns auf den ersten Blick als ein Merkmal erscheint, durch verschiedene, voneinander trennbare Anlagen bedingt, wie wir noch sehen werden. In anderen Fällen ist erscheinbar selbständiges Merkmal nichts anderes als die Konsequenz eines anderen; eine Anlage bestimmt dann mehrere Merkmale. So ist die runzlige Beschaffenheit des Zuckermaiskornes (S. 38, Fig. 8 cd) eine Folge seines größeren Wassergehaltes im frischen Zustand, und dieser wieder eine Folge davon, daß statt Stärke im wesentlichen Zucker und Dextrin im Nährgewebe als Reservestoffe für den Keimling aufgespeichert werden. Dadurch ist auch ein weiterer Unterschied im Aussehen der Bruchfläche des trockenen Kornes, in seiner Färbung und im Gewicht gegeben. Über all diese Unterschiede des Zuckermaiskornes vom gewöhnlichen Maiskorn entscheidet eine einzige Anlage, die bestimmt, daß im reifen Korn vorzüglich Dextrin und Zucker statt der Stärke abgelagert ist.

Wir werden auch noch sehen, daß zwei Merkmale, von denen jedes seine besondere Anlage hat, gelegentlich in einem bestimmten Verwandtschaftskreis stets zusammen überliefert werden, während sie in einem andern Verwandtschaftskreis unabhängig sein können. All das macht zwar Schwierigkeiten, wenn es sich um die Abgrenzung der einzelnen Merkmale oder Anlagen handelt, ändert aber an der Hauptsache, an ihrer Selbständigkeit, nichts.

¹⁾ Die Vorstellung von Anlagen für die einzelnen Eigenschaften, nicht für die einzelnen Zellen eines Organismus, findet sich zuerst bei Nägeli (1884).

IV.

**Weiterer Ausbau
von Mendels
Entdeckungen.**

Als das Wesentliche an dem Fortschritt, den die Vererbungslehre Mendel verdankt, haben wir drei Gesetze kennen gelernt: das Gesetz der Uniformität (Isotypie) der Bastarde, das Gesetz der Spaltung bei der Keimzellbildung und das Gesetz der Selbständigkeit der Merkmale. Die Untersuchungen der letzten 10 Jahre haben sehr vieles kennen gelehrt, auf das diese Gesetze ohne weiteres angewendet werden konnten. Vieles, was auf den ersten Blick unvereinbar schien, konnte zuletzt doch noch auf sie zurückgeführt werden. Auch theoretisch sind wir ein wenig über Mendel hinausgekommen. Ich kann Ihnen aber im Rahmen dieses Vortrages unmöglich über all diese Fortschritte im einzelnen berichten, ich muß mich darauf beschränken, einiges Weniges davon zu erzählen. Speziell kann ich gar nicht auf die Versuche eingehen, die neugefundenen Tatsachen in Verbindung zu bringen mit den feineren Vorgängen bei den Zellteilungen, die zur Ausbildung der Keimzellen führen (S. 7).

**Die Presence
and Absence
Hypothese.**

Wir haben bis jetzt die Sache so dargestellt, als ob die Keimzellen, die bei einer Bastardierung zusammenkommen, für jedes die Eltern unterscheidende Merkmal auch eine besondere Anlage übertragen würden. So sollte bei *Mirabilis Jalapa alba + rosea* die eine (rosea-) Keimzelle die Anlage für Rosa, die andere (alba-) Keimzelle die für Weiß herbeigebracht haben; bei *Urtica pilulifera + Dodartii* hätte die eine Keimzelle die Anlage für den gesägten Blattrand, die andere Keimzelle die Anlage für den fast ganzrandigen übertragen. Dem unzweifelhaft gegebenen Merkmalspaar: rosa — weiß entspräche ein wirkliches Anlagenpaar: rosa — weiß. Das war wohl auch Mendels Vorstellung, obschon er noch nicht von Anlagen sprach. Nun konnte ich sehr bald nach der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze zeigen, daß sich bei richtig aufgestellten Paaren die beiden Merkmale nur durch ein Mehr oder Weniger derselben Eigenschaft, nur noch quantitativ, nicht mehr qualitativ, unterscheiden. Um bei unserem Beispiel zu bleiben, heißt das Merkmalspaar

eigentlich nicht: rosa — weiß, sondern: rosa — nicht rosa. Da lag es nahe, noch einen Schritt weiterzugehen und anzunehmen, daß diesem Verhalten der Merkmale auch das der Anlagen entspreche. Von den Eltern unseres *Mirabilis*-Bastardes hätte dann die Sippe *rosea* eine Anlage für rosa Blüten (R), während der Sippe *alba* die Anlage, einen Blütenfarbstoff zu bilden, fehlte. Die Anlagen-garnitur der *rosea* enthielte eine Anlage (R) mehr als die der *alba*. Man hat diese Vorstellung in England, ihrem Heimatland, die *Presence and Absence-Hypothese* genannt. Sie trägt manchen Tatsachen besser Rechnung und verträgt sich mit den meisten anderen ebensogut wie die ursprüngliche Vorstellung. So dominiert natürlich das Merkmal, für das eine Anlage vorhanden ist, und es geht bei der Spaltung einfach die vorhandene Anlage nur in die eine Hälfte der Keimzellen über, die andere bleibt frei davon. Es ist auch leicht verständlich, daß, wie ich gezeigt habe, das phylogenetisch jüngere Merkmal dominiert, wenn im Merkmalspaar ein Paarling diese Rolle spielt. Das Auftreten des jüngeren, neuen Merkmales muß man sich ja durch das Auftreten einer neuen Anlage erklären.

Das rezessive Merkmal kann dabei entweder durch das Fehlen jeder entsprechenden Anlage zustande kommen, so bei unserer *Mirabilis Jalapa alba* das Weiß. Oder es kommt dadurch, daß eine bestimmte Anlage fehlt, eine andere, sonst durch sie verdeckte zum Vorschein. Die grünen und die gelben Erbsen (S. 28) haben z. B. beide die Anlage für Grün; die gelben aber außerdem noch eine Anlage, von der bei der Reife die Änderung des Grüns in Gelb abhängt. Wenn diese Anlage fehlt, so bleiben die Erbsensamen grün.

Um an ein schon besprochenes Beispiel anzuschließen (S. 43), hätte eigentlich der glattkörnige weiße Mais (*Zea Mays alba*) statt der Erbformel GGWW die Formel GG, der runzligkörnige blaue (*Z. M. coeruleodulcis*) statt RRBB nur BB, der Bastard statt GRBW nur GB, seine Keimzellen teils G und B, teils nur G, teils nur B, teils weder G noch B. Da diese Bezeichnungsweise aber unbequem ist, drückt man das Fehlen einer bestimmten Anlage dadurch aus, daß man den kleinen Buchstaben setzt; an Stelle von R (runzlig) träte g (nicht glatt), an Stelle von W (weiß) b (nicht blau). *Zea Mays alba* hätte die Erbformel GGbb, *Z. M. coeruleodulcis* ggBB, der Bastard GgBb, und seine Keimzellen GB, Gb, gB, gb.

Schwierigkeiten und ihre Überwindung. Eine Schwierigkeit bilden jedoch auf den ersten Blick alle jene Fälle, in denen der Bastard nicht ganz dem einen Elter gleicht, sondern mehr oder weniger in der Mitte steht, wie unser Bastard zwischen *Mirabilis Jalapa alba* und *rosea*. Hier, wo nicht die richtige *rosea*-Färbung auftritt, sondern eine hellere, sieht es ganz so aus, als ob wirklich etwas von der Sippe *alba* Herstammendes vorhanden wäre, was der Entfaltung der *rosa*-Anlage entgegenarbeite, sei es nun eine wirkliche Anlage für Weiß, oder, was viel näher läge, die Anlage für Rosa in einem entfaltungsunfähigen Zustande. Solche Fälle eines mehr oder weniger intermediären Bastardmerkmals sind, wie wir sahen, sehr häufig, und sie haben mich seinerzeit gehindert, die Presence and Absence Hypothese selbst auszusprechen. Die Schwierigkeit läßt sich aber (wie zuerst Shull gezeigt hat) überwinden, durch die Annahme, das Merkmal trete bei dem reinen *rosea*-Elter nur deshalb in der Intensität auf, in der wir es beobachten, weil die Anlage dafür doppelt vorhanden ist; sie kam ja einmal durch die weibliche und einmal durch die männliche Keimzelle in die Elternpflanze. Im Bastard ist sie nur einmal vorhanden (nur die eine der beiden bei seiner Bildung beteiligten Keimzellen führte sie ja) und ist für sich allein nicht imstande, ein ebenso ausgesprochenes Merkmal hervorzurufen. Die Anlage *rosa* gibt eben nur, wenn sie zweimal vorhanden ist, tiefrosa; einmal vorhanden bewirkt sie nur hellrosa.

Diese Auffassung läßt sich durch Beobachtungen stützen, die ich selbst vor Jahren gemacht habe. Beim Maiskorn entsteht, wie wir sahen, ein besonderes Speichergewebe für den Embryo, das wir Endosperm nennen, und zwar dadurch, daß gleichzeitig mit der Befruchtung der Eizelle zwei weibliche Kerne mit einem männlichen verschmelzen, worauf das Kopulationsprodukt zu dem Speichergewebe heranwächst. Stammt der männliche Kern von einer anderen Sorte, so entsteht ein Bastard-Nährgewebe für den Bastard-Embryo. Nun ist es in solchen Fällen von Einfluß, ob die Anlage für das dominierende Merkmal von der Mutter oder vom Vater stammt, das heißt, ob es in den zwei weiblichen oder in dem einen männlichen Kern steckt. Im ersten Fall (wenn die Anlage in den beiden weiblichen Kernen, also doppelt vorhanden ist) entfaltet sich das Merkmal viel intensiver, als wenn die Anlage vom männlichen Kern, also nur einmal, übertragen wird.

Die Presence and Absence Hypothese hat jedenfalls viel für sich; völlige Klarheit werden freilich wohl erst weitere Experimente

bringen müssen; es scheint doch auch Merkmalspaare zu geben, wo zu dem einen Merkmal eine aktive, zu dem anderen eine entfaltungsunfähige (wirklich „latente“) Anlage gehört.

Wir haben gesehen, daß sich das Zahlenverhältnis **1 : 2 : 1** oder **1 : 3** daraus erklärt, daß zweierlei Keimzellen in gleicher Zahl gebildet und vom Zufall zusammgeführt werden, und in gleicher Weise erklärten sich die Verhältnisse **9 : 3 : 3 : 1**, **27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1** usw. Oft stimmen Ergebnis und Theorie sehr gut überein. Um ein Zahlenbeispiel zu geben, sei ein Versuch angeführt, in dem zwei Erbsensorten, die eine mit grünen, die andere mit gelben Samen, bastardiert worden waren und die Nachkommenschaft durch drei Generationen verfolgt wurde.

Bastard zwischen der „grünen, späten Erfurter Folgererbse“ mit **grünem** Keim (gr) und der „purpurviolettschotigen Kneifelererbse“ mit **gelbem** Keim (ge); gelb dominiert über grün.

Gener.					51 ge	19
2.	619 ge				206 gr	
Gener.	25				(25%)	
	7 (28%)			18		11
3.	251 ge	550 ge		195 gr	538 gr	
Gener.	7	18		(26,2%)	10	
		8 (44%)		10		
4.	224 ge	216 ge	225 ge		70 gr	370 gr
Gener.			(23,8%)			307 gr

Die fette Zahl ist die der überhaupt erzielten Individuen, die darunter stehende magere die der zur Weiterzucht benutzten.

Der größte derartige Versuch (von Darbshire ausgeführt) umfaßte in der 2. Generation 139817 Erbsen und gab 24,88% grüne auf 75,12% gelbe.

Wir können der befruchteten Eizelle noch nicht ansehen, was für eine Eigenschaft entfaltet werden wird. Dazu muß das neue

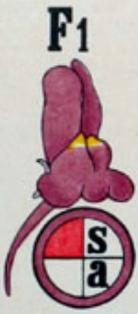
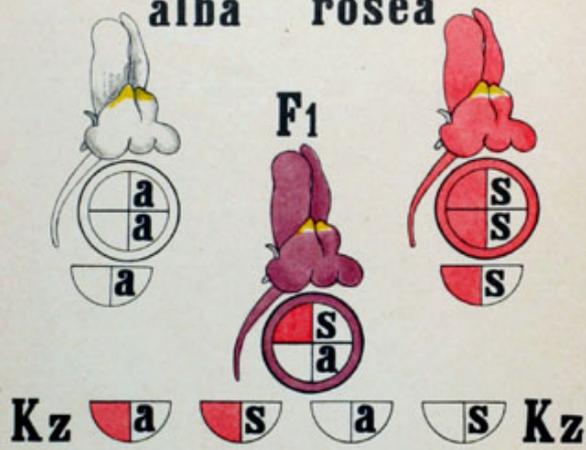
Individuum erst mehr oder weniger weit heranwachsen. Während dieser Zeit kann aber das Zahlenverhältnis dadurch eine Verschiebung erfahren, daß die verschiedenen Individuenklassen gegen äußere Einflüsse nicht gleich widerstandsfähig oder nicht gleich lebensfähig sind. Bei dem Brennesselbastard *Urtica Dodartii* + pilulifera sind z. B. die *Dodartii*-Exemplare als Keimlinge gegen eine Pilzkrankheit etwas empfindlicher, so daß das Verhältnis der rezessiven *Dodartii* zur dominierenden pilulifera in der 2. Generation etwas verschieden ausfällt, wenn man sie möglichst früh oder spät zählt. Ja, die eine Nachkommenklasse kann gar nicht lebensfähig sein, so daß die 2. Generation des Bastardes im erwachsenen Zustand nur aus zweierlei Individuen, im Verhältnis 2 : 1 besteht, den Heterozygoten und einer Homozygotenklasse; die andere Homozygotenklasse ist zugrunde gegangen. Baur konnte das für den Bastard zwischen der rein gelbblättrigen und der rein grünblättrigen Sippe des Gartenlöwenmauls (*Antirrhinum majus*) zeigen. Die rein gelbblättrige kann „rein“ nicht existieren, weil sie sich nicht ernähren kann. Sie kommt nur im Bastard mit rein grünen Sippen vor, die dann gelbgrünes Laub haben. Die Nachkommenschaft besteht zunächst aus 25% rein grünen, 50% gelbgrünen und 25% gelben Keimlingen, später, da die gelben bald alle zugrunde gehen, aus 33% rein grünen und 66% gelbgrünen Pflanzen. In anderen Fällen scheinen schon die verschiedenen Kombinationen der abgespalteten Keimzellen nicht gleich leicht zu gelingen; ein derartiges Verhalten glaube ich für einen bestimmten Maisbastard wahrscheinlich gemacht zu haben.

Ohne den Fall vorher allseitig genau untersucht zu haben, darf man also heutzutage nicht mehr behaupten, die Spaltung erfolge unrein oder unvollständig, oder auf andere Weise, wenn man in der Nachkommenschaft eines Bastardes ein Zahlenverhältnis erhält, das von dem theoretisch verlangten mehr oder weniger abweicht.

Kreuzungsnova. Die Fälle, in denen der Bastard eine neue, den Eltern fehlende Eigenschaft zeigt, sind mit Recht immer als besonders merkwürdig angesehen worden. Sie beweisen aber gar nichts gegen die Mendelschen Gesetze, im Gegenteil erklären sich gerade solche „Kreuzungsnova“ durch sie sehr einfach und

Linaria maroccana

alba rosea



F₂

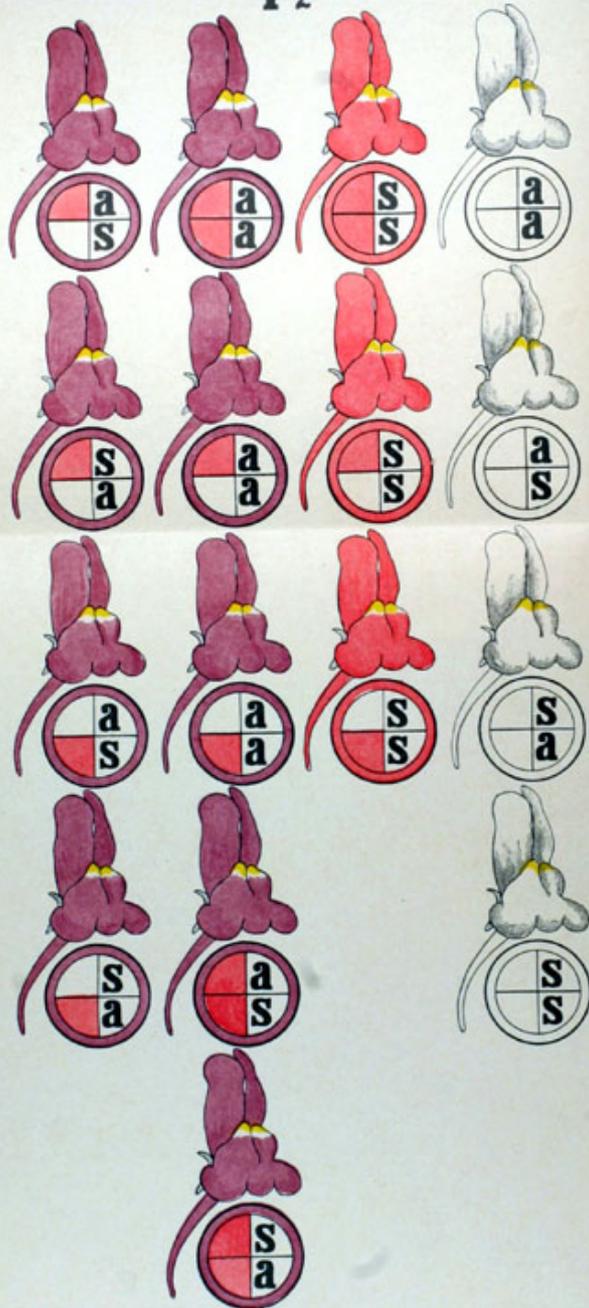


Fig. 10.

Linaria maroccana alba + rosea, die 1. und 2. Generation (F₁ und F₂) nebst den Eltern (P₁). Je eine Blüte für eine Pflanze, darunter je eine Scheibe, deren Saum das entfaltete Merkmal zeigt (der Blüte entsprechend), während im Innern die zwei Halbkreise die Zusammensetzung der Erbmasse angeben. Jeder Halbkreis entspricht einer Keimzelle, jeder Quadrant einer Anlage, resp. einer fehlenden Anlage; a = alkalische, s = saure Reaktion des Zellsaftes. Bei P₁ und P₂ sind auch die bei der Spaltung entstehenden Keimzellen als Halbkreise darunter gestellt. Die erste Kolonne enthält die vier nach Farbstoffbildung und Zellsaftreaktion heterozygotischen Kombinationen.

werden so zu einer wichtigen Stütze für sie. Wir wollen zunächst ein besonders einfaches Beispiel betrachten.

Es gibt viele Gartenpflanzen in drei verschiedenen Sorten, die eine blüht violett oder blau, die zweite rosa, die dritte weiß. Bei Inzucht kommen diese Sorten völlig rein aus Samen. Stellt man aber den Bastard zwischen einer weißblühenden und einer rosablühenden Sorte her, so sind seine Blüten gewöhnlich — violett oder blau! Es ist also das Merkmal der dritten Sorte aufgetreten, und zwar ganz echt und unverfälscht. So blüht der Bastard zwischen der weißen und der rosablühenden Sippe eines zierlichen, einjährigen Leinkrautes, der *Linaria maroccana*, *Linaria maroccana alba*
+ *rosea*. violett, genau wie eine dritte Sorte, die der wilden Pflanze entspricht (Fig. 10). Die Nachkommenschaft des Bastardes behält nicht einfach diese violette Farbe bei, sondern es treten auch wieder weiße und rosablühende Individuen auf, und zählt man eine größere Menge durch, so findet man, daß auf

- 9 violette
- 3 rosa und
- 4 weiße Pflanzen kommen.

Dies Verhältnis 9 : 3 : 4, das auf den ersten Blick sonderbar anmutet, ist, wie wir gleich sehen werden, kein anderes, als das uns wohlbekanntes Verhältnis der Dihybriden (z. B. des Bastardes zwischen *Zea Mays alba* und *coeruleodulcis*) 9 : 3 : 3 : 1, nur daß die zwei letzten Nachkommenklassen zu 3 und 1 äußerlich nicht trennbar sind, also zusammengezählt werden müssen.

Jeder, der sich etwas mit Pflanzenphysiologie beschäftigt hat, weiß, daß das sogen. Anthocyan, eine in Blüten sehr verbreitete, auch bei unserem Leinkraut vorhandene Farbstoffgruppe, in saurer Lösung rot, in alkalischer mehr blau oder violett aussieht. Bei unserem rosablühenden Leinkraut wird also der Zellsaft, in dem das Anthocyan gelöst ist, sauer reagieren¹⁾. Wir können das aber nur deshalb erkennen, weil der Farbstoff gebildet wird; fehlte er, so fehlte uns auch das Reagens, um die Reaktion des Zellsaftes nachzuweisen. Nehmen wir nun an, daß der Zellsaft des weißblühenden Leinkrautes alkalisch reagierte — da kein Farbstoff gebildet wird, merken wir das nicht direkt —, und nehmen wir ferner an, diese Eigenschaft, alkalisch reagierenden Zellsaft zu bilden,

¹⁾ Ich wähle diese einfachste Erklärung; möglicherweise liegen kompliziertere Verhältnisse vor.

Erklärung durch Dihybridismus. dominiere über die, sauren zu bilden, so ist alles leicht erklärbar. Wir haben dann zwei Merkmalspaare:

	<i>Linaria maroccana rosea</i>	<i>L. m. alba</i>
1. Paar	Farbstoff (rosa)	kein Farbstoff (weiß)
2. „	saurer Zellsaft	alkalischer Zellsaft

Das eine Elter (*rosea*) liefert für den Bastard den Farbstoff, das andere (*alba*) den dominierenden alkalischen, rot in violett ändernden Zellsaft; der Bastard blüht also violett.

Bei der Keimzellbildung entstehen viererlei Keimzellen mit den Anlagen für

1. Farbstoff und alkalische Reaktion, oder
2. Farbstoff und saure Reaktion, oder
3. kein Farbstoff und alkalische Reaktion, oder
4. kein Farbstoff und saure Reaktion,

in gleichen Zahlen (je $\frac{1}{4}$ der Gesamtzahl).

Unter den 16 möglichen Kombinationen, die bei Inzucht alle gleich oft eintreten, müssen, wie leicht einzusehen ist, 9 die dominierenden Eigenschaften, Farbstoff und alkalische Reaktion, wenigstens einmal enthalten; sie müssen wieder violett blühende Pflanzen geben. Bei 3 Kombinationen muß die Eigenschaft, Farbstoff zu bilden, wenigstens einmal vorhanden sein, neben der für sauren Zellsaft; sie bringen rosablühende Pflanzen hervor. Bei 4 Kombinationen endlich fehlt die Anlage, Farbstoff zu bilden, ganz, sie geben also weißblühende Pflanzen; und ob diese die Fähigkeit besitzen, sauren oder alkalischen Zellsaft zu bilden, verrät sich nicht. So kommt das Verhältnis 9 violett : 3 rosa : 4 weiß zustande.

Die dreierlei Weißen der 2. Generation. Auf die vier Weißen will ich noch etwas näher eingehen. Die Kombinationen, aus denen sie entstehen, sind, wenn f = kein Farbstoff, a. Z. S. = alkalischer Zellsaft, s. Z. S. = saurer Zellsaft bedeuten soll, folgende:

	weibliche Keimzellen		männliche Keimzellen
1.	f, a. Z. S.	+	f, a. Z. S.
2.	f, a. Z. S.	+	f, s. Z. S.
3.	f, s. Z. S.	+	f, a. Z. S.
4.	f, s. Z. S.	+	f, s. Z. S.

Die Kombination 1 muß völlig konstant sein und alkalischen Zellsaft führen, ebenso muß die Kombination 4 konstant sein und sauren Zellsaft bilden. Die Kombinationen 2 und 3 können jedoch

nur hinsichtlich des Fehlens des Farbstoffes konstant sein, hinsichtlich der Reaktion des Zellsaftes müssen sie spalten; sie sind hierin Heterozygoten. Ihre Keimzellen müssen zur Hälfte die Anlage für sauren, zur Hälfte die für alkalischen Zellsaft übertragen. Die Richtigkeit dieser Annahme läßt sich sehr leicht prüfen. Wir brauchen bloß die weißblühenden Pflanzen aus der 2. Generation des Bastardes mit dem Pollen von Pflanzen der reinen rosablühenden Elternsippe zu bestäuben. Wir bringen so geradezu das „Reagens“ für das Verhalten des Zellsaftes zu den weißen Pflanzen. Die der Kombination 1 entstammenden Pflanzen müssen dann lauter violett blühende Nachkommen geben, die der Kombination 4 entstammenden lauter rosa blühende. Die der Kombinationen 2 und 3 geben dagegen eine Nachkommenschaft, die zur Hälfte rosa, zur Hälfte violett blüht, denn die eine Hälfte ihrer Keimzellen hat die Anlage für sauren Zellsaft, die andere Hälfte die für alkalischen.

	1. Gener. Keimz.		2. Gener.			(3. Gener.) Bastard
	weibl.	männl.	Aussehen	Keimz.	+ rosea- Keimz.	
Komb. 1	fa	+ fa	alba	fa	+ Fs	purpurea
„ 2	fa	+ fs	alba	{ 1/2 fa	+ Fs	{ 1/2 purpurea 1/2 rosea
„ 3	fs	+ fa	alba	{ 1/2 fs	+ Fs	
„ 4	fs	+ fs	alba	fs	+ Fs	rosea

Dem entspricht das Versuchsergebnis vollkommen.

Wir können aus diesem Bastardierungs-Versuch mit *Linaria maroccana* drei wichtige Tatsachen lernen. Die theoretische Bedeutung.

Einmal zeigt er, daß bei einem Bastard eine ganz neue Eigenschaft auftreten kann, und daß dies darauf beruht, daß die Entfaltung dieser einen Eigenschaft durch die Anwesenheit von zwei (oder mehr) Anlagen bedingt wird, die auf zwei verschiedene Eltern verteilt waren und erst im Bastard zusammenkamen. Die neue Eigenschaft entsteht, wie eine wasserklare Kochsalzlösung und eine wasserklare Höllensteinlösung zusammengegossen einen weißen Niederschlag von Chlorsilber geben.

Die zweite sehr wichtige Tatsache ist, daß Pflanzen äußerlich völlig gleich aussehen, auch völlig konstant sein können, und doch innerlich verschieden sein, wie die zweierlei weißblühenden Individuen, die als Kombination 1 und 4 in der 2. Generation unseres Bastardes

auftreten; und daß es dann auch spaltende Bastarde geben kann, wie die aus der 2. und 3. Kombination entstandenen Weißen, deren Nachkommenschaft man das Spalten gar nicht ansieht.

Drittens erhalten wir einiges Licht über die Phylogenie der verschiedenen Sippen, in unserem Falle der Sippen *alba* und *rosea*. Ihr Bastard ist ein „Rückschlag“ zur violetten Stammform, der häufigsten, wildwachsenden Sippe, er ist ein „Atavismus“. Kann man aber diese Stammform aus den abgeleiteten Sippen wieder zusammensetzen, so werden diese aus der Stammform dadurch hervorgegangen sein, daß Anlagen wegfielen (oder entfaltungsunfähig wurden); die Sippe *alba* entstand durch Wegfallen der Anlage zur Farbstoffbildung, die Sippe *rosea* durch Wegfallen der Anlage für alkalischen Zellsaft.

Andere Kreuzungsnova. Das erste Beispiel, das in der angegebenen Weise durch zwei Anlagenpaare erklärt worden ist, ist ein *Mirabilis*-Bastard gewesen. Hier geben nämlich bestimmte weiße und gelbe Sorten zusammen rotblühende Nachkommen. Bald darauf hat Cuénot einen ähnlichen Fall für Mäuse beschrieben und in gleicher Weise gedeutet. Die Bastardierungsversuche mit **Mäusebastarde.** rassen sind seitdem von Cuénot und verschiedenen anderen Forschern und Forscherinnen fortgesetzt worden und haben sehr interessante Ergebnisse gezeitigt. Verbinden wir z. B. eine gewöhnliche graue Maus mit einer weißen, so erhalten wir graue Bastarde, die aussehen wie ihr eines Elter. Ihre Nachkommen bestehen bei Inzucht aus grauen, schwarzen und weißen Mäusen im Verhältnis 9 : 3 : 4. Hier hat die Bastardierung mit dem Albino es möglich gemacht, die zwei Anlagen zu trennen, die zusammen grau geben: die eine für schwarz und die andere, die schwarz zu grau macht; dadurch ist das Schwarz zum Vorschein gekommen. Bastardieren wir dagegen eine gewöhnliche graue Maus mit einer schokoladefarbenen, so sind die direkten Nachkommen zwar grau, geben aber in der 2. Generation graue, schwarze, gelbe und schokoladefarbene Mäuse im Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1. Hier sind gleich zwei neue Farben entstanden, schwarz und gelb.

Lathyrus odoratus Es sind allmählich sehr viele solche Fälle festgestellt worden, z. T. von sehr auffälliger Art. Verbindet man z. B. zwei bestimmte rein weiße Sorten der spanischen Wicke (*Lathyrus odoratus*) miteinander, so erhält man purpurrot blühende Pflanzen, die der wilden Stammform entsprechen. Die zwei ver-

schiedenen Anlagen, die zur Hervorbringung des Purpurs nötig sind, waren auf die beiden Eltern-Sippen verteilt und, so getrennt, wirkungslos. Die 2. Generation des Bastardes besteht aus 9 mehr oder weniger gefärbten und 7 (3 + 4) weißblühenden Pflanzen.

Ich kann darauf nicht mehr näher eingehen und weise nur noch auf Fig. 1 (S. 9) hin, die eine solche schwieriger zu deutende Bastardierung darstellt. Die beiden Eltern sind einerseits die uns schon bekannte *Mirabilis Jalapa alba*, andererseits *Mirabilis Jalapa* eine hellgelb blühende Sippe *M. J. gilva*. Der Bastard *alba + gilva* blüht hellrosa mit roten Streifen. Eine an sich unsichtbare Anlage der weißen Sippe hat das Gelb der *gilva* in Rosa verwandelt (S. 00), und eine in der *gilva* steckende Anlage hat eine in der *alba* vorhandene Anlage, dunklere Streifen derselben Farbe hervorzubringen, so gesteigert, daß dieses Merkmal auftrat. Die 2. Generation besteht aus mehr als elferlei verschiedenen Pflanzen, die auf der Tafel durch je eine Blüte repräsentiert sind. Da gibt es weiße, weiß und rot gestreifte, hellrosa, dunkelrosa, hellrosa und rot gestreifte, rote (in etwas verschiedener Intensität); weiß und gelb gestreifte, hellgelbliche, gelbliche, hellgelblich und gelb gestreifte, endlich ganz gelbe (in etwas verschiedener Intensität). Wir können ganz deutlich eine rote und eine gelbe Reihe mit den gleichen Stufen unterscheiden; die roten Stufen sind dreimal so häufig als die gelben. Von vier weiß blühenden Pflanzen geben bei erneuter Bestäubung mit *gilva* durchschnittlich je eine nur Pflanzen der roten Reihe und eine nur Pflanzen der gelben Reihe, während die übrigen zwei Pflanzen Nachkommen hervorbringen, die der roten und der gelben Reihe im Verhältnis 1 : 1 angehören, usw.

Wir müssen noch eine andere merkwürdige Tatsache kennen lernen.

Verkoppelung
von Merkmalen
und Anlagen.

In den Gärten wird zuweilen ein Leimkraut, *Silene Armeria* *albida + rosea*, *Armeria*, in drei Farbensippen gezogen: purpurrot, rosa und sehr blaß rosa, fast weiß. Die drei Sorten — wir wollen sie *rubra*, *rosea* und *albida* nennen — sind bei Inzucht völlig konstant. Die wilde Pflanze hat purpurrote Blüten, ist also eine *rubra*. Ich habe nun die (mir vorliegende) *albida*-Sippe wiederholt mit der *rosea*-Sippe bastardiert, das Ergebnis war stets das gleiche:

Die Bastarde blühten alle rot, genau wie die Sippe rubra. Es liegt keine einfache Summierung der Merkmale beider Eltern vor; denn setzt man die Intensität der Färbung bei rubra gleich 100, so hat albida etwa den Wert 5, rosea den Wert 20, beide zu-

Silene Armeria

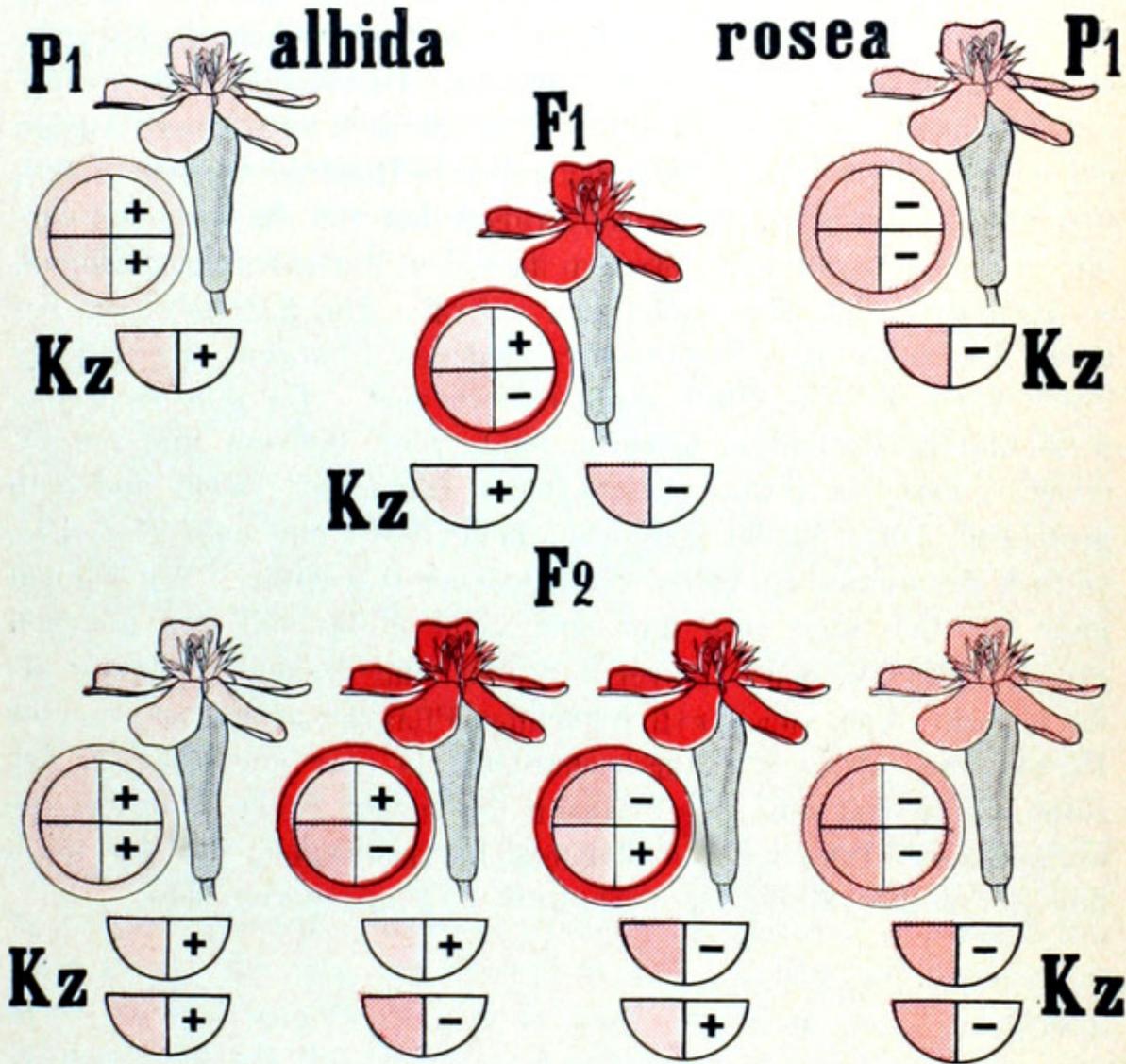


Fig. 11.

Silene Armeria albida + *rosea*, die 1. und 2. Generation (F₁, F₂) nebst den Eltern P₁. Neben jeder Blüte, die je eine Pflanze vertritt, eine Scheibe, deren Saum das entfaltete Merkmal zeigt (der Blüte entsprechend), während im Innern die zwei Halbkreise die Zusammensetzung der Erbmasse repräsentieren. Jeder Quadrant entspricht einer Anlage (resp. dem Fehlen einer solchen); + ist die Anlage für die Steigerung von rosa zu rot, — ihr Fehlen. Darunter die Keimzellen, die bei der Spaltung entstehen, bei P₁ je eine, bei F₁ und F₂ je zwei.

sammen also nur 25. Man wird vielmehr auch hier eine ähnliche Erklärung suchen, wie bei dem früher beschriebenen Bastard von *Linaria maroccana* (S. 57): die eine Sippe (*rosea*) würde den Farbstoff für den Bastard liefern, die andere (*albida*) einen

„Faktor“ (eine Anlage), der die Farbstoffbildung von rosa zu rot steigert. Ich erwartete deshalb in der 2. Generation des Bastardes rotblühende, rosablühende und fast weißblühende Pflanzen auftreten zu sehen, und zwar im Verhältnis 9 : 3 : 4. Es müßte dann, wie beim *Linaria*-Bastard, dreierlei weißlich blühende Nachkommen geben: solche, die mit rosea-Pollen bestäubt, nur rubra-Pflanzen hervorbrächten, solche, die auf diese Weise bestäubt, nur rosea-Pflanzen gäben, und endlich solche, deren Nachkommenschaft unter diesen Umständen zur Hälfte aus rubra, zur Hälfte aus rosea bestände. Endlich müßte sich eine konstante rubra isolieren lassen.

Die erste Erwartung wurde auch nicht getäuscht; die 2. Generation des Bastardes bestand aus rosea, rubra und albida, und die rosea- und albida-Pflanzen erwiesen sich auch fernerhin als konstant, wie zu verlangen war. Das Zahlenverhältnis war aber

1 albida : 2 rubra : 1 rosea.

Alle albida-Pflanzen verhielten sich außerdem dem Pollen der Sippe rosea gegenüber übereinstimmend: so viele auch bestäubt wurden, die Nachkommen waren stets alle rubra. Statt dreierlei gab es also nur einerlei albida. Auch die rubra-Pflanzen der 2. Generation verhielten sich alle gleich: sie gaben nach Selbstbefruchtung immer wieder 1 albida : 2 rubra : 1 rosea. Es ließ sich keine konstante rubra isolieren, so wenig wie aus dem Bastard zwischen der weißen und der dunkelrosenroten *Mirabilis Jalapa* eine hell rosenrot blühende Sippe isoliert werden konnte. Es lag also zunächst nahe, anzunehmen, daß es sich auch hier um einen Monohybriden handle, daß einfach die rosea-Anlage mit der albida-Anlage rubra gäbe und bei der Keimzellbildung diese Anlagen abgespalten würden.

Vergegenwärtigen wir uns aber, daß sich dieselbe **Die Erklärung.** rubra-Farbe auch, wie wir sahen, bei einer völlig konstanten Sippe der *Silene Armeria* findet, so kann man zu dem Schlusse kommen, daß unsere erste Vermutung doch nicht so ganz irrig gewesen ist, und daß wirklich zwei Merkmalspaare vorliegen:

<i>Silene Armeria albida</i>		<i>S. A. rosea</i>
1. Paar	wenig Farbstoff ($F_1 + f_2$)	viel Farbstoff ($F_1 + F_2$)
2. „	Steigerungsfaktor (S)	kein Steigerungsfaktor (s)
Erbformel der Keimz. }	$F_1 f_2 S$	$F_1 F_2 s$

Die beiden Merkmale der albida und die beiden der rosea brauchen bloß als je eine Einheit vererbt zu werden, bei albida S mit F_1 , bei rosea F_1 mit F_2 , statt daß bei der Keimzellbildung eine Trennung und Neukombination eintritt, und alles erklärt sich einfach. Die Anlagen sind dann irgendwie „verkoppelt“, S mit F_1 und F_2 mit F_1 , während bei der konstanten rubra-Sippe je eine Anlage der rosea (F_2) und einer der albida (S) vereint sind (Erbformel der Keimzellen $F_1 F_2 S$).

Die Presence and Absence Hypothese nimmt eine solche Verkoppelung der Anlagen nur an, wenn zwei dominierende Eigenschaften, A, B, bei derselben Sippe vereinigt sind, wenn das eine Elter also die Erbformel AB, das andere die Formel ab zeigt; sind die beiden dominierenden Eigenschaften so auf die beiden Eltern verteilt, daß das eine die Formel Ab, das andere die aB besitzt, so soll eine Repulsion zwischen A und B bestehen, die verhindert, daß A und B in dieselbe Keimzelle kommen. Eine Verkoppelung kann sie in diesem Falle nicht annehmen, weil a und b ja nur Symbole für das Fehlen einer Anlage sind, A und B also gar nichts hätten, mit dem sie verkoppelt sein könnten¹⁾.

Solche Fälle von Anlagenkoppelung und, wenn man will, Anlagenabstoßung sind schon mehrere bekannt, und ihre Zahl wird sich sicher noch stark steigern. Auch einiges, was bis jetzt eine andere Deutung erfahren hat, mag hierher gehören. So erinnern vielbesprochene Hühnerbastarde, die blauen andalusische Hühner, an das Verhalten des Bastardes Silene Armeria albida + rosea. Diese schiefergrauen Tiere bringen auch bei strengster Inzucht niemals nur ihresgleichen hervor, sondern stets noch ganz schwarze Hühner und weiße, die gelegentlich etwas schwarz getupft sind, im Verhältnis 1 schwarz : 2 „blau“ : 1 weiß. Die schwarzen und die weißen sind fernerhin konstant; miteinander bastardiert geben sie lauter blaue Andalusier²⁾. Es entspricht das zunächst ganz dem, was wir bei unserem Bastard

¹⁾ In letzter Zeit ist (von Bateson und Punnet) eine Hypothese entwickelt worden, die Verkoppelung und Abstoßung unter einen Gesichtspunkt bringen möchte; sie kann hier nicht besprochen werden.

²⁾ Hier liegt also das für den Züchter ganz eigenartige Verhalten vor, daß man, um möglichst viel Tiere einer bestimmten Sorte zu erhalten, zwei anders aussehende Eltern zusammenbringen muß und nicht die vorhandenen Tiere weiter züchten darf.

Mirabilis Jalapa alba + rosea kennen gelernt haben. Das Blaugrau des Andalusierhuhns läßt sich mit dem ebenfalls nicht isolierbaren Hellrosa in Parallele bringen; es existiert nur als Bastardmerkmal. Ich halte es aber für möglich, daß es sich um einen ähnlichen Fall von Anlagenverkoppelung oder -Repulsion wie bei Silene Armeria handelt. Wenn es auch nicht gelingt, die bekannten blauen Andalusier konstant zu machen, so läßt sich vielleicht doch noch ein Stamm finden, der ebenso konstant wie die Silene Armeria rubra ist, oder es finden sich andere weiße und schwarze Hühner, aus denen sich eine konstante Neukombination gewinnen läßt.

Es gibt z. B. zwei konstante Sorten des Bilsen- **Bilsenkrant-**
krautes, Hyoscyamus niger, von denen die eine, **Bastarde.**
perniger, viel mehr Violett in der Blüte hat, als die andere,
euniger. Der Bastard zwischen der Sippe perniger und der Sippe
pallida, die gar kein Violett in der Blüte führt, sieht so aus wie
die Sippe euniger, ist aber nicht konstant zu bekommen. Diese
Sippe euniger bringt ihrerseits mit pallidus einen Bastard hervor,
der noch weniger Violett zeigt, und von dem ich noch nicht weiß,
ob er ebenfalls als selbständige Sippe (subniger) vorkommt.
Möglicherweise erklären sich auch andere Fälle, wo der Bastard
zwischen den Eltern steht und stets spaltet, in dieser Art.

Ein besonderes theoretisches Interesse besitzt noch der Nach-
weis, daß ein Merkmal durch verschiedene, trennbare Anlagen be-
dingt sein kann, von denen jede für sich allein schon das Merkmal,
wenn auch nicht in voller Intensität, hervorruft. So beruht nach
den Untersuchungen Nilson-Ehles die Kornfarbe bei **Nilson-Ehles**
einem bestimmten rotkörnigen Weizen auf drei ver- **Weizen-**
Bastard.
schiedenen Anlagen (R_1, R_2, R_3), von denen jede für sich allein
schon rot bedingt, die aber alle zusammen wirken und so ein
tieferes Rot geben. Bastardiert man einen solchen roten Weizen
mit einem weißkörnigen Weizen, dem alle drei Anlagen für Rot
fehlen (r_1, r_2, r_3), so erhält man als 1. Generation einen etwas heller
roten Weizen (Erbformel $R_1 r_1 R_2 r_2 R_3 r_3$), in der 2. Generation
aber, da es sich um einen Trihybriden (S. 48) handelt, der achterlei
Keimzellen bilden wird, 64 Kombinationen, von denen nur eine
rein weiß ist, die anderen aber mehr oder weniger rot sind. Also

Spalten im Verhältnis 1 : 63! Diese roten Kombinationen bilden nun alle möglichen Abstufungen von dem starken Rot des einen Elters bis zu blassem Rot. Das beruht darauf, daß die drei Anlagen für Rot ($R_1 R_2 R_3$) in allen möglichen Zahlenabstufungen vorkommen müssen, von 6 mal, wenn die weibliche und männliche Keimzelle alle drei enthält, bis zu 1 mal, wenn nur die männliche oder die weibliche Keimzelle eine von den drei Anlagen mitbringt. Jede Anlage wirkt für sich allein, und die Wirkungen summieren sich. Das tiefste Rot und das hellste Rot entstehen am seltensten. Die übrigen Kombinationen sind häufiger und geben Mittelstufen, wie man sich leicht ausrechnen kann¹⁾. All das tritt aus dem Verhalten der 3. Generation sehr deutlich hervor. Nun gehen außerdem die sechs Farbenstufen äußerlich in einander über, so daß die 2. Generation des Bastardes in ihrer Gesamtheit den Eindruck einer gleitenden Übergangsreihe von rot bis weiß macht, die um einen häufigsten Mittelwert schwankt und doch nach der Spaltungsregel durch die Kombination getrennter Anlagen entstanden ist.

V.

Ich sollte nun noch von den merkwürdigen Beziehungen berichten, die bei Tieren zwischen „mendelnden“ Merkmalen und dem Geschlecht nachgewiesen worden sind, und von den Bemühungen, die Geschlechtsbestimmung selbst in den Kreis der neuen Vererbungsgesetze zu ziehen. Das würde uns aber zu weit führen. Wir wollen nur noch die Frage nach dem Gültigkeitsbereich der neuen Vererbungsgesetze ins Auge fassen. Daß alle möglichen Eigenschaften ihnen unterworfen sind, und daß sie sich überall bei Pflanzen und Tieren haben nachweisen lassen, sahen wir schon. Es kann sich nur darum handeln, ob es Ausnahmen gibt. Sind solche sichergestellt?

1)	In	1	Kombin.	sind	6	Anlagen	f. Rot	($R_1 R_1 R_2 R_2 R_3 R_3$)
		6	"	"	5	"	"	(z. B. $R_1 R_1 R_2 R_2 R_3 r_3$)
		15	"	"	4	"	"	(z. B. $R_1 R_1 R_2 r_2 R_3 r_3$)
		20	"	"	3	"	"	(z. B. $R_1 r_1 R_2 r_2 R_3 r_3$)
		15	"	"	2	"	"	(z. B. $R_1 r_1 R_2 r_2 r_3 r_3$)
		6	"	ist	1	Anlage	"	(z. B. $R_1 r_1 r_2 r_2 r_3 r_3$)
		1	"	"	keine	"	"	($r_1 r_1 r_2 r_2 r_3 r_3$).

Nach dem, was wir schon früher (S. 28 u. f.) vom **Nicht spaltende** Gesetz der Uniformität und vom Gesetz der Selbständig- **Bastarde.** keit der Merkmale gesagt haben, kann es sich hier nur noch um das Spaltungsgesetz handeln. In der Literatur gab es, und gibt es noch eine Menge Angaben, nach denen Bastarde schon von der 1. Generation ab konstant gewesen sein, also nicht gespalten haben sollen¹⁾.

Naturgemäß mußten Mendels einschlägige An- **Mendels Hiera-** gaben über Versuche mit Habichtskraut-Arten (Hiera- **cium-Bastarde.** cien) besondere Beachtung finden. Die mit unendlicher Sorgfalt und Mühe hergestellten Bastarde hatten sich von der 1. Generation ab völlig konstant erwiesen. Es fand sich jedoch, bald nachdem man wieder auf sie aufmerksam geworden war, eine unerwartete, aber ganz einfache Erklärung dafür. Zwei dänische Botaniker (Raunkiaer und Ostefeld) zeigten, daß die Habichtskräuter ihre Samen je nach der Spezies teilweise oder ganz ohne vorhergehende Befruchtung („apogam“) heranreifen lassen. Die Fähigkeit einzelner Arten, noch befruchtungsfähige Eizellen hervorzubringen, hatte Mendel die Herstellung einzelner Bastarde ermöglicht, die Fähigkeit, ohne Befruchtung neue Individuen zu geben, erklärt die Konstanz ihrer Nachkommen. Diese sind unter sich gleich, wie die Stecklinge oder Pfropfreiser, die von ein und derselben Pflanze genommen werden, und aus dem gleichen Grunde.

Seitdem sind noch andere Angaben über konstante Bastarde nachgeprüft worden und haben sich auch als irrig herausgestellt. Selbst jene, die bis vor kurzem am sichersten gegen die allgemeine Gültigkeit des Spaltens zu sprechen schienen, fügen sich, wie in letzter Zeit (vor allem von Davenport) gezeigt worden ist, wohl auch dem Spaltungsgesetz, nur daß sehr komplizierte Verhältnisse vorliegen werden. Ich meine die Bastarde zwischen Weißen und Negern, die Mulatten.

Es kommt bei Negern relativ häufig vor, daß sie den **Die Mulatten-** charakteristischen Farbstoff in der Haut nicht ausbilden; **frage.** das sind dann Neger-Albinos, nicht Weiße. Aus der Verbindung solcher Albinos mit typischen Negern gehen nach allem, was wir wissen, schwarze Nachkommen hervor, die ganz typisch spalten,

¹⁾ Daß von der 2. oder späteren Generationen ab ein Teil der Bastardnachkommen konstant ist, gerade infolge des Spaltens, haben wir bei der Besprechung der Mono- und Dihybriden gesehen.

indem sie mit ihresgleichen auf drei schwarze ein Albino-Kind geben, mit Albinos dagegen zur Hälfte Albinos und zur Hälfte schwarze Kinder. Schwarz — nicht schwarz (Albino) bildet offenbar ein einfaches Merkmalspaar.

Anders die Bastarde zwischen Negern und Weißen, die Mulatten. Es ist bekannt, daß sie in Farbe und Aussehen ungefähr in der Mitte zwischen ihren Erzeugern stehen, ferner daß sie bei der Verbindung mit Weißen Nachkommen geben, die diesen mehr genähert sind, und umgekehrt bei der Verbindung mit Negern Nachkommen, die den Negern ähnlicher sind, wenigstens im Durchschnitt. Daraus hat man geschlossen, daß sich das Spaltungsgesetz auf sie nicht anwenden lasse, gewiß mit Unrecht.

Außer der Hautfarbe kommt noch eine ganze Reihe anderer, voneinander unabhängiger Merkmale in Betracht (z. B. die Haarform, die Lippen- und Nasenform), wenn die größere oder geringere Ähnlichkeit eines Mulattenspröblings mit einem Weißen oder einem Neger festgestellt werden soll, und es ist bei den, gewöhnlich ganz summarischen Angaben zuweilen nicht einmal sicher, ob der Gesamteindruck oder ein spezielles Merkmal gemeint ist. Aber halten wir uns an ein solches, die Hautfarbe. Da handelt es sich wahrscheinlich nicht um ein einfaches Anlagenpaar: schwarz — nicht schwarz, wie bei der Verbindung von Neger und Neger-Albino, sondern um eine ganze Anzahl unter sich unabhängiger Paare. Das daraus sich ergebende Verhalten der 2. Generation haben wir eben (S. 65) im Anschluß an Nilson-Ehles Beobachtungen über die Kornfarbe des Weizens besprochen. Bei der Verbindung von Mulatten unter sich entstehen dann zumeist allerhand Zwischenstufen; reines Schwarz kann nur auftreten, wenn alle beim Neger vorhandenen Anlagen zusammenkommen, und dasselbe gilt für das reine Weiß des Europäers. Ein Zusammentreffen aller Anlagen, die zu dem vollständigen Merkmal eines Elters gehören, ist aber (wie wir sahen) bei freier Kombination der Anlagen um so seltener, je mehr Anlagenpaare vorhanden sind. Wäre z. B. die schwarze Hautfarbe durch 10 Anlagenpaare bedingt, so würde erst unter mehr als einer Million Nachkommen von Mulatten ein der Hautfarbe nach reiner Neger oder Weißer zu erwarten sein, der dann in anderen Punkten, z. B. in der Beschaffenheit des Haares, doch noch mehr oder weniger zu der anderen Rasse hinneigen könnte. Entsprechendes muß bei der Verbindung der Mulatten mit den Elternrassen eintreten. Tatsache ist, daß die 2. Generation von

Mulatten, unter sich oder mit Weißen erzeugt, nicht einförmig ausfällt, und ein solches Verhalten weist immer auf „Spalten“ hin. In ähnlicher Weise erklären sich (nach A. Lang) gewiß auch andere Angaben über Nichtspalten, z. B. jene von Castle über die Ohrenlänge bei Kaninchenbastarden, die in der 2. Generation alle Übergänge vom Extrem des einen zum Extrem des andern Elters zeigten.

Wirklich konstante Bastarde dürfen in der 2. Generation nicht vielförmig sein, sondern müssen genau so **Wirklich konstante Bastarde.** aussehen wie in der 1. Solche Bastarde sind jedenfalls selten. Am bekanntesten sind die zwischen manchen der neuen Sippen (der Mutanten) der Nachtkerze (*Oenothera*) und den Stammsippen, die De Vries beobachtet hat. Diese Sippen verhalten sich aber auch sonst in ihren Erbliehkeitsverhältnissen eigentümlich, so daß ich einstweilen auf diese Ausnahmen vom Spaltungsgesetz nicht zu viel Gewicht legen möchte. Weitere Untersuchungen werden hier wohl noch manche Überraschung ergeben. Völlige Konstanz wird z. B. auch für manche Johannisbeerbastarde angegeben und wird sich wohl auch sonst noch nachweisen lassen.

Mir scheint, daß der Unterschied zwischen Spalten und Nichtspalten gar nicht so einschneidender Natur **Die Amphotero- gonie.** ist, wie man bis jetzt wohl zumeist angenommen hat, und daß die Sachlage im allgemeinen so aufgefaßt werden sollte, daß das Spalten der normale Vorgang ist, aber unter gewissen Bedingungen (durch einen „Hemmungsfaktor“) unterbleiben kann. Nahegelegt wird mir diese Meinung durch die Beobachtung, daß bei manchen Pflanzen an ein und demselben Individuum ein Teil der Äste eine dem Individuum gleichende, also konstante Nachkommenschaft gibt, während ein anderer Teil der Äste eine ganz regelmäßig spaltende Nachkommenschaft liefern kann. Wir wollen solche Pflanzen „amphoterogon“ nennen¹⁾.

So finden sich unter den Sorten der Wunderblume, **Mirabilis Jalapa variegata.** *Mirabilis Jalapa*, die uns schon öfters Beispiele lieferte, solche, die nicht das gewöhnliche, dunkelgrüne Laub haben, sondern deren blaßgrüne Blätter und Stengel zu meist bloß mosaikähnlich dunkelgrüne Flecken zeigen. Wir nennen sie die *variegata*-Sippen. Hie und da finden sich jedoch an solchen

¹⁾ Von ἀμφοτέρως „auf beiderlei Art“ und γένος „Nachkommenschaft“. „Amphigon“ ist schon vergeben.

Pflanzen größere und kleinere Äste, die ganz die gewöhnliche, dunkelgrüne Laubfarbe haben (Fig. 12, bei A, A' usw.). Es ist das nichts „Abnormes“, sondern gehört zu den Eigentümlichkeiten der *variegata*-Sippen und ist gewiß nichts anderes als eine Ausdehnung der kleineren grünen Flecke auf größere Teile des Individuums.



Fig. 12.

Mirabilis Jalapa variegata, etwas schematisiert. Ein größerer Sproß (I) von der Seite, zwei kleinere (II, III) von oben. A die dunkelgrünen, hier schwarzen Teile, B die hellgrünen, dunkelgrün gefleckten Teile, hier weiß und \pm schwarz gescheckt. (Die dunkelgrünen Triebe entspringen meist in der Achsel eines ganz dunkelgrünen Blattes.)

Werden die grünen Äste so groß, daß man sie in Gazesäcken isolieren, von ihnen Samen ernten und diese aussäen kann, so besteht die Nachkommenschaft zu $\frac{1}{4}$ aus *variegata*- und zu $\frac{3}{4}$ aus dunkelgrünen Pflanzen, und die Fortsetzung des Versuchs zeigt, daß von

diesen $\frac{3}{4}$ grünen $\frac{1}{4}$ konstant geworden ist, während $\frac{2}{4}$ wieder in variegata und dunkelgrün im Verhältnis 1:3 spalten. Die rein grünen Äste der variegata-Pflanzen verhalten sich genau wie die mendelnden Bastarde zwischen der Sippe variegata und der typisch grünen Sippe. Die variegata-Äste derselben Pflanze geben dagegen wieder variegata-Nachkommen, und wenn darunter hier und da einzelne reingrüne auftreten, so ist daran gewiß nur der Umstand schuld, daß man nicht alle, auch die kleinsten grünen Teile an den gescheckten Ästen isolieren kann. Diese einzelnen reingrünen Nachkommen sind wieder teils Bastarde, teils konstant, genau wie die Nachkommen der großen reingrünen Äste. Alles, was rein Grün an einer solchen variegata-Pflanze ist, spaltet also als Bastard, während der Rest konstant ist. Dann kann aber Spalten und Nichtspalten nichts fundamental Verschiedenes sein¹⁾.

Die Erscheinung ist auch nicht etwa auf die variegata-Rassen der *Mirabilis Jalapa* beschränkt; sie findet sich z. B. auch bei einer in meinen Kulturen aufgetretenen variegata-Sippe der *Urtica pilulifera* und wird sich gewiß noch vielfach nachweisen lassen. Von diesen Erfahrungen aus sind vielleicht auch die interessanten Beobachtungen zu deuten, die Rosen neuerdings an Bastarden zwischen Sippen des Hungerblümchens (*Draba verna*) gewonnen hat: Die 1. Generation des Bastardes ist einförmig, die 2. besteht aus einer sehr großen Menge ganz verschieden aussehender Pflanzen (gewiß infolge von Spalten), die sich bei genügender Isolation weiterhin als konstant erwiesen.

Ich muß zum Schlusse eilen. Sie haben sich vielleicht gewundert, daß ich immer von Gesetzen der Vererbung gesprochen habe, obschon, wenigstens nach dem jetzigen Zustand unserer Kenntnisse, nicht jede Eigenschaft jedes Organismus sich ihnen beugt. Ein „Gesetz“ soll aber keine

**Schluß.
Gibt es
Vererbungs-
gesetze?**

¹⁾ Soweit meine Erfahrungen reichen, werden einmal grüne Äste nie mehr variegat, während variegata-Äste grüne Teile bilden können, so lang sie wachsen. Der grüne, spaltende Zustand ist also stabil, der variegate labil. Das führt zur Annahme, daß etwas im variegata-Zustand das Spalten hemme, ihn konstant mache.

Ausnahmen haben, und ich selbst sprach deshalb, wohl zuerst, nur von Mendelschen Regeln. Gewiß, das, was Mendel gefunden hat, läßt sich (vielleicht nur einstweilen) nicht allgemein auf jede Eigenschaft anwenden; für die einzelne Eigenschaft aber, für die sie nachgewiesen sind, sind es wirkliche Gesetze. Der Bastard zwischen der Brennessel mit gezähnten und der mit ganzrandigen Blättern hat stets gezähnte Blätter und gibt als Nachkommenschaft stets ein Individuum mit ganzrandigen Blättern auf drei mit gezähnten. Das ist ein Gesetz, keine Regel.

Der Hauptfortschritt, den die Vererbungslehre gemacht hat, liegt also in der Erkenntnis, daß, wenigstens im Einzelfall, bei der Vererbung alles gesetzmäßig vor sich geht, und daß wir diese Gesetze auch wirklich feststellen können. Wenn wir das Verhalten einer Anlage einmal durch den Versuch genau ermittelt haben, können wir auch voraussagen, was bei jeder Wiederholung des Versuches geschieht. Die Voraussagung kann uns noch die Wahl lassen zwischen verschiedenen Möglichkeiten; diese Möglichkeiten sind aber bestimmt umschrieben, und es lassen sich die Chancen für das Eintreffen jeder einzelnen genau angeben. Noch mehr: wir haben auch einsehen gelernt, daß wir uns in bestimmten Fällen mit einer solchen Wahrscheinlichkeit werden begnügen müssen.

Daß die Vererbungsgesetze von großer Bedeutung für den Tier- und Pflanzenzüchter sind, brauche ich kaum zu betonen; ein Beispiel aus der Praxis haben wir kennen gelernt (S. 47). Nur die Anwendung auf den Menschen selbst, mit der ich begonnen habe, möchte ich zum Schlusse nochmals berühren.

Die soziale Bedeutung. Einstweilen wissen wir ja sehr wenig Genaueres über die Gültigkeit der neuen Gesetze beim Menschen. Man kann aber, auch ohne ein Prophet zu sein, behaupten, daß für immer mehr von unseren Eigenschaften gezeigt werden wird, wie sie diesen Gesetzen unterworfen sind. Schon jetzt können wir, wenn uns genügende Angaben über die Vorfahren vorliegen, zuweilen genau sagen, welche Chancen bestehen, daß das Kind eine bestimmte Anomalie oder Krankheit erbt. Wenn wir einmal über alle jene Eigenschaften ebensogut unterrichtet sein werden, durch die der Mensch für seinen Nebenmenschen unnütz wird, ihm lästig fällt und ihn schädigt, oder mit denen er sich nützlich machen kann, so wird sich auch naturgemäß das Verlangen einstellen, die

Konsequenzen aus dieser Erkenntnis zu ziehen und die Gesetze auf uns selbst anzuwenden.

Eine beabsichtigte Kombination oder Häufung vorteilhafter Anlagen ist von vornherein ausgeschlossen, so lange wir nicht unsere ganze Kultur umgestalten wollen. Es bleibt nur die Möglichkeit, die Entstehung des Ungeeigneten zu verhindern. Ansätze zu einem Vorgehen in dieser Richtung sind schon jetzt (z. B. in manchen Staaten der amerikanischen Union) zu finden. Bevor man aber allgemein in das Leben des Einzelnen eingreift, wird man sich erst überzeugen müssen, ob die dann unvermeidliche Härte wenigstens durch den Erfolg ihre Berechtigung erhält. Das wird nicht leicht sein; handelt es sich dabei doch um sehr komplizierte Probleme.

Schon allein davon, ob die in Frage stehende Eigenschaft dominiert oder rezessiv ist, hängt sehr viel ab. **Dominierende Eigenschaften.** Wer, um ein drastisches Beispiel zu wählen, nicht will, daß die Hälfte seiner Kinder ein Fingerglied zu wenig oder einen ganzen Finger zu viel hat, weiß nach dem, was ich Ihnen von diesen Eigenschaften mitgeteilt habe (S. 33 u. f.), was er nicht tun darf. Sie dominieren, hat sie weder der Vater noch die Mutter¹⁾, so ist keine Gefahr vorhanden, daß sie bei einem der Kinder auftritt. Die Möglichkeit, daß sie ganz neu entsteht, ist nicht ausgeschlossen, kommt aber kaum in Betracht. Derartige dominierende Eigenschaften lassen sich, wenn es der Mühe wert ist, durch Vermeidung der Fortpflanzung der betreffenden Individuen ganz ausrotten. Anstrengungen in dieser Richtung sind ja auch bei der Bluterkrankheit schon gemacht worden (Frauen von Tenna).

Anders ist es, wenn die fragliche Eigenschaft **Rezessive Eigenschaften.** rezessiv ist, und zwar so stark, daß sie sich gar nicht verrät, wenn ihre Anlage neben der für den normalen Zustand in einem Individuum vorhanden ist. Dann kann man nie sicher sagen, daß die Kinder alle frei davon sein müßten, auch wenn beide Eltern den Fehler nicht gezeigt haben, denn diese Eltern könnten die Anlage doch enthalten haben, darin heterozygotisch (S. 30) gewesen sein. Kann man den Stammbaum einige Generationen weit zurück verfolgen, so hilft das etwas, aber nicht viel. Denn wenn einer der Vorfahren einmal die rezessive Eigenschaft

¹⁾ Vergl. aber auch S. 35, Anm.

Correns, Die neuen Vererbungsgesetze.

gezeigt hat, so bekommt jedes seiner Kinder die Anlage dafür sicher mit; bei dem Enkel ist die Wahrscheinlichkeit, sie zu besitzen, $\frac{1}{2}$, bei dem Urenkel $\frac{1}{4}$, für die fünfte Generation noch $\frac{1}{8}$, und erst für die zehnte wird sie $\frac{1}{1000}$, auch wenn sie in **jeder** Generation dem anderen Ehegatten gefehlt hatte, also nie neu in den Stammbaum kam. Im Laufe der Generationen tritt (solange es sich um eine einfache Eigenschaft und nicht etwa um eine zusammengesetzte, wie bei der Farbe des Weizenkorns, S. 65, handelt) keine Abschwächung der Anlage, sondern nur eine Abnahme der Chancen für ihr Vorhandensein ein. Findet sie sich in beiden Eltern, so kann sie sich beim Kind wieder in der alten Stärke entfalten, wie sie bei zwei Vorfahren irgend einmal vorhanden gewesen war. Das „Überspringen“ von Generationen und die alte Erfahrung von der Schädlichkeit der Verwandten-Ehen erklärt sich so ungezwungen, denn bei Gliedern desselben Stammbaumes sind die Chancen, daß solche rezessiven Anlagen wieder zusammenkommen und sich dann zeigen können, relativ größer als sonst.

Eine Ausschaltung der Individuen, die das rezessive Merkmal entfaltet zeigen, kann hier wenig helfen und nie zu der Beseitigung des Merkmals führen, denn sie trifft immer nur einen Teil der Träger der Anlage. Die Individuen, in denen die Anlage rezessiv vorhanden ist, sich aber nicht entfalten kann, und jene, denen sie ganz fehlt, lassen sich nicht unterscheiden. Es wäre ein großer Fortschritt, wenn man sie trennen lernen würde, und manche Erfahrungen, die man in dieser Hinsicht in der letzten Zeit gemacht hat, lassen diese Hoffnung nicht ganz aussichtslos erscheinen. Es würde dann leicht das Auftreten der Eigenschaft verhindert werden können, indem das Zusammentreffen zweier heterozygotischer Individuen unmöglich gemacht wird, während die Ausschließung aller Individuen, in deren Stammbaum sich die betreffende Eigenschaft einmal gezeigt hat, nicht durchführbar ist und auch nicht durchgeführt zu werden brauchte.

Wir stehen hier erst auf der Schwelle eines neuen Forschungsgebietes. Nur die ganz sorgfältige Aufstellung und Untersuchung möglichst zahlreicher und umfangreicher Stammbäume unter wirklicher Berücksichtigung dessen, was das Experiment bei Tier und Pflanze lehrt, kann hier weiter helfen. Dazu braucht es aber viel Geduld und guten Willen und — Kenntnisse.

Die Zeit des „Gedankenexperimentes“ in der Vererbungslehre ist vorbei. Mühsam, in jahrelanger oder jahrzehntelanger Arbeit muß jetzt Baustein für Baustein gesichert werden. Dafür hoffen wir aber auch, ein festes Gebäude aufzurichten, das nicht dem Schicksal der bisherigen Vererbungstheorien verfallen soll. Es ist gewiß eigenartig, daß den Grundstein dazu ein Mönch gelegt hat,

Gregor Mendel.

Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen von **Professor Dr. C. Correns**. Mit 9 Textabbildungen. Geh. 1 Mk. 50 Pfg.

Einführung in die experimentelle Vererbungslehre von **Professor Dr. phil. et med. Erwin Baur**. Mit 80 Textfig. u. 9 farbigen Tafeln. In Ganzleinen geb. 10 Mk.

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre herausgegeben von **C. Correns** (Münster), **V. Haecker** (Stuttgart), **G. Steinmann** (Bonn), **R. v. Wettstein** (Wien), redigiert von **E. Baur** (Berlin).

Die Zeitschrift erscheint in zwanglosen Heften zu je fünf Bogen (Groß-Oktav); fünf Hefte bilden einen Band.

Der Preis des Bandes von fünf Heften beträgt 20 Mk.

Band I—V liegen abgeschlossen vor. Band VI befindet sich im Erscheinen.

Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. An der Universität von Kalifornien gehaltene Vorlesungen von **Hugo de Vries**. Ins Deutsche übertragen von Prof. Dr. H. Klebahn. Mit 53 Textabb. Geb. 18 Mk.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

GNU Free Documentation License

Version 1.2, November 2002

Copyright (C) 2000,2001,2002 Free Software Foundation, Inc.

51 Franklin St, Fifth Floor, Boston, MA 02110-1301 USA

Everyone is permitted to copy and distribute verbatim copies of this license document, but changing it is not allowed.

0. PREAMBLE

The purpose of this License is to make a manual, textbook, or other functional and useful document "free" in the sense of freedom: to assure everyone the effective freedom to copy and redistribute it, with or without modifying it, either commercially or noncommercially. Secondly, this License preserves for the author and publisher a way to get credit for their work, while not being considered responsible for modifications made by others.

This License is a kind of "copyleft", which means that derivative works of the document must themselves be free in the same sense. It complements the GNU General Public License, which is a copyleft license designed for free software.

We have designed this License in order to use it for manuals for free software, because free software needs free documentation: a free program should come with manuals providing the same freedoms that the software does. But this License is not limited to software manuals; it can be used for any textual work, regardless of subject matter or whether it is published as a printed book. We recommend this License principally for works whose purpose is instruction or reference.

1. APPLICABILITY AND DEFINITIONS

This License applies to any manual or other work, in any medium, that contains a notice placed by the copyright holder saying it can be distributed under the terms of this License. Such a notice grants a world-wide, royalty-free license, unlimited in duration, to use that work under the conditions stated herein. The "Document", below, refers to any such manual or work. Any member of the public is a licensee, and is addressed as "you". You accept the license if you copy, modify or distribute the work in a way requiring permission under copyright law.

A "Modified Version" of the Document means any work containing the Document or a portion of it, either copied verbatim, or with modifications and/or translated into another language.

A "Secondary Section" is a named appendix or a front-matter section of the Document that deals exclusively with the relationship of the publishers or authors of the Document to the Document's overall subject

(or to related matters) and contains nothing that could fall directly within that overall subject. (Thus, if the Document is in part a textbook of mathematics, a Secondary Section may not explain any mathematics.) The relationship could be a matter of historical connection with the subject or with related matters, or of legal, commercial, philosophical, ethical or political position regarding them.

The "Invariant Sections" are certain Secondary Sections whose titles are designated, as being those of Invariant Sections, in the notice that says that the Document is released under this License. If a section does not fit the above definition of Secondary then it is not allowed to be designated as Invariant. The Document may contain zero Invariant Sections. If the Document does not identify any Invariant Sections then there are none.

The "Cover Texts" are certain short passages of text that are listed, as Front-Cover Texts or Back-Cover Texts, in the notice that says that the Document is released under this License. A Front-Cover Text may be at most 5 words, and a Back-Cover Text may be at most 25 words.

A "Transparent" copy of the Document means a machine-readable copy, represented in a format whose specification is available to the general public, that is suitable for revising the document straightforwardly with generic text editors or (for images composed of pixels) generic paint programs or (for drawings) some widely available drawing editor, and that is suitable for input to text formatters or for automatic translation to a variety of formats suitable for input to text formatters. A copy made in an otherwise Transparent file format whose markup, or absence of markup, has been arranged to thwart or discourage subsequent modification by readers is not Transparent. An image format is not Transparent if used for any substantial amount of text. A copy that is not "Transparent" is called "Opaque".

Examples of suitable formats for Transparent copies include plain ASCII without markup, Texinfo input format, LaTeX input format, SGML or XML using a publicly available DTD, and standard-conforming simple HTML, PostScript or PDF designed for human modification. Examples of transparent image formats include PNG, XCF and JPG. Opaque formats include proprietary formats that can be read and edited only by proprietary word processors, SGML or XML for which the DTD and/or processing tools are not generally available, and the machine-generated HTML, PostScript or PDF produced by some word processors for output purposes only.

The "Title Page" means, for a printed book, the title page itself, plus such following pages as are needed to hold, legibly, the material this License requires to appear in the title page. For works in formats which do not have any title page as such, "Title Page" means the text near the most prominent appearance of the work's title, preceding the beginning of the body of the text.

A section "Entitled XYZ" means a named subunit of the Document whose

title either is precisely XYZ or contains XYZ in parentheses following text that translates XYZ in another language. (Here XYZ stands for a specific section name mentioned below, such as "Acknowledgements", "Dedications", "Endorsements", or "History".) To "Preserve the Title" of such a section when you modify the Document means that it remains a section "Entitled XYZ" according to this definition.

The Document may include Warranty Disclaimers next to the notice which states that this License applies to the Document. These Warranty Disclaimers are considered to be included by reference in this License, but only as regards disclaiming warranties: any other implication that these Warranty Disclaimers may have is void and has no effect on the meaning of this License.

2. VERBATIM COPYING

You may copy and distribute the Document in any medium, either commercially or noncommercially, provided that this License, the copyright notices, and the license notice saying this License applies to the Document are reproduced in all copies, and that you add no other conditions whatsoever to those of this License. You may not use technical measures to obstruct or control the reading or further copying of the copies you make or distribute. However, you may accept compensation in exchange for copies. If you distribute a large enough number of copies you must also follow the conditions in section 3.

You may also lend copies, under the same conditions stated above, and you may publicly display copies.

3. COPYING IN QUANTITY

If you publish printed copies (or copies in media that commonly have printed covers) of the Document, numbering more than 100, and the Document's license notice requires Cover Texts, you must enclose the copies in covers that carry, clearly and legibly, all these Cover Texts: Front-Cover Texts on the front cover, and Back-Cover Texts on the back cover. Both covers must also clearly and legibly identify you as the publisher of these copies. The front cover must present the full title with all words of the title equally prominent and visible. You may add other material on the covers in addition.

Copying with changes limited to the covers, as long as they preserve the title of the Document and satisfy these conditions, can be treated as verbatim copying in other respects.

If the required texts for either cover are too voluminous to fit legibly, you should put the first ones listed (as many as fit reasonably) on the actual cover, and continue the rest onto adjacent pages.

If you publish or distribute Opaque copies of the Document numbering more than 100, you must either include a machine-readable Transparent

copy along with each Opaque copy, or state in or with each Opaque copy a computer-network location from which the general network-using public has access to download using public-standard network protocols a complete Transparent copy of the Document, free of added material. If you use the latter option, you must take reasonably prudent steps, when you begin distribution of Opaque copies in quantity, to ensure that this Transparent copy will remain thus accessible at the stated location until at least one year after the last time you distribute an Opaque copy (directly or through your agents or retailers) of that edition to the public.

It is requested, but not required, that you contact the authors of the Document well before redistributing any large number of copies, to give them a chance to provide you with an updated version of the Document.

4. MODIFICATIONS

You may copy and distribute a Modified Version of the Document under the conditions of sections 2 and 3 above, provided that you release the Modified Version under precisely this License, with the Modified Version filling the role of the Document, thus licensing distribution and modification of the Modified Version to whoever possesses a copy of it. In addition, you must do these things in the Modified Version:

- A. Use in the Title Page (and on the covers, if any) a title distinct from that of the Document, and from those of previous versions (which should, if there were any, be listed in the History section of the Document). You may use the same title as a previous version if the original publisher of that version gives permission.
- B. List on the Title Page, as authors, one or more persons or entities responsible for authorship of the modifications in the Modified Version, together with at least five of the principal authors of the Document (all of its principal authors, if it has fewer than five), unless they release you from this requirement.
- C. State on the Title page the name of the publisher of the Modified Version, as the publisher.
- D. Preserve all the copyright notices of the Document.
- E. Add an appropriate copyright notice for your modifications adjacent to the other copyright notices.
- F. Include, immediately after the copyright notices, a license notice giving the public permission to use the Modified Version under the terms of this License, in the form shown in the Addendum below.
- G. Preserve in that license notice the full lists of Invariant Sections and required Cover Texts given in the Document's license notice.
- H. Include an unaltered copy of this License.
- I. Preserve the section Entitled "History", Preserve its Title, and add to it an item stating at least the title, year, new authors, and publisher of the Modified Version as given on the Title Page. If there is no section Entitled "History" in the Document, create one stating the title, year, authors, and publisher of the Document as given on its Title Page, then add an item describing the Modified Version as stated in the previous sentence.

- J. Preserve the network location, if any, given in the Document for public access to a Transparent copy of the Document, and likewise the network locations given in the Document for previous versions it was based on. These may be placed in the "History" section. You may omit a network location for a work that was published at least four years before the Document itself, or if the original publisher of the version it refers to gives permission.
- K. For any section Entitled "Acknowledgements" or "Dedications", Preserve the Title of the section, and preserve in the section all the substance and tone of each of the contributor acknowledgements and/or dedications given therein.
- L. Preserve all the Invariant Sections of the Document, unaltered in their text and in their titles. Section numbers or the equivalent are not considered part of the section titles.
- M. Delete any section Entitled "Endorsements". Such a section may not be included in the Modified Version.
- N. Do not retitle any existing section to be Entitled "Endorsements" or to conflict in title with any Invariant Section.
- O. Preserve any Warranty Disclaimers.

If the Modified Version includes new front-matter sections or appendices that qualify as Secondary Sections and contain no material copied from the Document, you may at your option designate some or all of these sections as invariant. To do this, add their titles to the list of Invariant Sections in the Modified Version's license notice. These titles must be distinct from any other section titles.

You may add a section Entitled "Endorsements", provided it contains nothing but endorsements of your Modified Version by various parties--for example, statements of peer review or that the text has been approved by an organization as the authoritative definition of a standard.

You may add a passage of up to five words as a Front-Cover Text, and a passage of up to 25 words as a Back-Cover Text, to the end of the list of Cover Texts in the Modified Version. Only one passage of Front-Cover Text and one of Back-Cover Text may be added by (or through arrangements made by) any one entity. If the Document already includes a cover text for the same cover, previously added by you or by arrangement made by the same entity you are acting on behalf of, you may not add another; but you may replace the old one, on explicit permission from the previous publisher that added the old one.

The author(s) and publisher(s) of the Document do not by this License give permission to use their names for publicity for or to assert or imply endorsement of any Modified Version.

5. COMBINING DOCUMENTS

You may combine the Document with other documents released under this License, under the terms defined in section 4 above for modified versions, provided that you include in the combination all of the

Invariant Sections of all of the original documents, unmodified, and list them all as Invariant Sections of your combined work in its license notice, and that you preserve all their Warranty Disclaimers.

The combined work need only contain one copy of this License, and multiple identical Invariant Sections may be replaced with a single copy. If there are multiple Invariant Sections with the same name but different contents, make the title of each such section unique by adding at the end of it, in parentheses, the name of the original author or publisher of that section if known, or else a unique number. Make the same adjustment to the section titles in the list of Invariant Sections in the license notice of the combined work.

In the combination, you must combine any sections Entitled "History" in the various original documents, forming one section Entitled "History"; likewise combine any sections Entitled "Acknowledgements", and any sections Entitled "Dedications". You must delete all sections Entitled "Endorsements".

6. COLLECTIONS OF DOCUMENTS

You may make a collection consisting of the Document and other documents released under this License, and replace the individual copies of this License in the various documents with a single copy that is included in the collection, provided that you follow the rules of this License for verbatim copying of each of the documents in all other respects.

You may extract a single document from such a collection, and distribute it individually under this License, provided you insert a copy of this License into the extracted document, and follow this License in all other respects regarding verbatim copying of that document.

7. AGGREGATION WITH INDEPENDENT WORKS

A compilation of the Document or its derivatives with other separate and independent documents or works, in or on a volume of a storage or distribution medium, is called an "aggregate" if the copyright resulting from the compilation is not used to limit the legal rights of the compilation's users beyond what the individual works permit. When the Document is included in an aggregate, this License does not apply to the other works in the aggregate which are not themselves derivative works of the Document.

If the Cover Text requirement of section 3 is applicable to these copies of the Document, then if the Document is less than one half of the entire aggregate, the Document's Cover Texts may be placed on covers that bracket the Document within the aggregate, or the electronic equivalent of covers if the Document is in electronic form. Otherwise they must appear on printed covers that bracket the whole aggregate.

8. TRANSLATION

Translation is considered a kind of modification, so you may distribute translations of the Document under the terms of section 4. Replacing Invariant Sections with translations requires special permission from their copyright holders, but you may include translations of some or all Invariant Sections in addition to the original versions of these Invariant Sections. You may include a translation of this License, and all the license notices in the Document, and any Warranty Disclaimers, provided that you also include the original English version of this License and the original versions of those notices and disclaimers. In case of a disagreement between the translation and the original version of this License or a notice or disclaimer, the original version will prevail.

If a section in the Document is Entitled "Acknowledgements", "Dedications", or "History", the requirement (section 4) to Preserve its Title (section 1) will typically require changing the actual title.

9. TERMINATION

You may not copy, modify, sublicense, or distribute the Document except as expressly provided for under this License. Any other attempt to copy, modify, sublicense or distribute the Document is void, and will automatically terminate your rights under this License. However, parties who have received copies, or rights, from you under this License will not have their licenses terminated so long as such parties remain in full compliance.

10. FUTURE REVISIONS OF THIS LICENSE

The Free Software Foundation may publish new, revised versions of the GNU Free Documentation License from time to time. Such new versions will be similar in spirit to the present version, but may differ in detail to address new problems or concerns. See <http://www.gnu.org/copyleft/>.

Each version of the License is given a distinguishing version number. If the Document specifies that a particular numbered version of this License "or any later version" applies to it, you have the option of following the terms and conditions either of that specified version or of any later version that has been published (not as a draft) by the Free Software Foundation. If the Document does not specify a version number of this License, you may choose any version ever published (not as a draft) by the Free Software Foundation.

ADDENDUM: How to use this License for your documents

To use this License in a document you have written, include a copy of the License in the document and put the following copyright and license notices just after the title page:

Copyright (c) YEAR YOUR NAME.

Permission is granted to copy, distribute and/or modify this document under the terms of the GNU Free Documentation License, Version 1.2 or any later version published by the Free Software Foundation; with no Invariant Sections, no Front-Cover Texts, and no Back-Cover Texts. A copy of the license is included in the section entitled "GNU Free Documentation License".

If you have Invariant Sections, Front-Cover Texts and Back-Cover Texts, replace the "with...Texts." line with this:

with the Invariant Sections being LIST THEIR TITLES, with the Front-Cover Texts being LIST, and with the Back-Cover Texts being LIST.

If you have Invariant Sections without Cover Texts, or some other combination of the three, merge those two alternatives to suit the situation.

If your document contains nontrivial examples of program code, we recommend releasing these examples in parallel under your choice of free software license, such as the GNU General Public License, to permit their use in free software.