

da unsere Kreuzungen im Gewächshaus durchgeführt werden, wo kaum Insekten vorhanden sind, können die Blüten ungetütet bleiben.

Letzterer Vorteil fällt bei der folgenden Methode, die kurz als „Schnittmethode“ bezeichnet



Abb. 6. Nach der „Schnittmethode“ kastrierte Luzerneblüten (vergrößert).

werden soll, fort. Sie wurde unter anderem von

<sup>1</sup> HELMBOLD, F.: Untersuchungen über die Bevruchtungsverhältnisse, über die Bedingungen und über die Vererbung der Samenerzeugung bei Luzerne. (*Medicago sativa* und Bastardluzerne) Diss. Halle 1929.

HELMBOLD<sup>1</sup> bei seinen Versuchen angewendet. Hier wird die Fahne kurz weggeschnitten und die Explosion der Blüte dann ausgelöst (Abb. 6). Die Kastration erfolgt ebenso wie oben durch Spritzen. Die Schnittmethode eignet sich gut für Kreuzungen im Freien, da man dazu weniger Handwerkszeug braucht und die Blüten nicht so bequem vor sich hat. Im Freiland muß man die Blüten auch sowieso durch Pergamintüten schützen.

Eine dritte Methode gibt OLIVER außerdem an, bei der die Kastration durch Ausblasen komprimierter Luft erfolgt. Jedoch scheint diese Methode wenig angewandt zu sein, von uns wurde sie nicht ausprobiert.

Was nun den Ansatz ohne Bestäubung anbetrifft, so gibt HELMBOLD an, daß er nach einiger Übung nur noch rund 1% spontanen Ansatz erhielt. Bei den vorjährigen Kreuzungen am hiesigen Institut wurden zur Kontrolle 300 Blüten, nach der Schnittmethode kastriert, unbefruchtet gelassen. Hiervon zeigte nur eine Blüte Pseudokarpie, lieferte also keinen Samen. Der Ansatz bei Bestäubung innerhalb der Art in diesem Jahre war folgender: Von 2257 kastrierten und bestäubten Blüten setzten 768 Früchte an, das entspricht also einem Ansatz von 34%.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß die Kastration mittels Abspritzen des Pollens sich sowohl bei Luzerne als auch besonders beim Steinklee bewährt hat und mit Erfolg sich auch bei der Kreuzung anderer Pflanzen unter geeigneten Verhältnissen wird anwenden lassen.

## Heterosis und Inzuchtfragen.

Von **H. Kappert**, Quedlinburg.

Das Problem der Ausnutzung des „Luxurirens“ von Bastarden, d. h. der erhöhten Widerstands- oder Leistungsfähigkeit, wie sie als Folge von Bastardierungen nicht selten zu beobachten ist, tritt neuerdings in der Pflanzenzüchtung wieder etwas mehr in den Vordergrund. So sind z. B. in den letzten Jahren von gärtnerischen Zuchtbetrieben sog. „Heterosissorten“ von Tomaten, Gurken und Begonien herausgebracht worden. Es scheint sich also in den Kreisen der deutschen Pflanzenzüchtung eine gewisse Umstellung zu der Frage der Ausnutzung der Heterozygotie vorzubereiten. Noch 1914 kam auf der Tagung der Gesellschaft zur Förderung deutscher Pflanzenzucht im Anschluß an einen Vortrag von SHULL (1922) über die Vorteile der Heterosiszüchtung eine sehr einheitliche Stellung

der Züchter zu den vom Redner berührten Problemen zum Ausdruck. Die Diskussion zu dem Vortrag lief nicht auf das zur Verhandlung stehende Thema hinaus: wie kann sich der Züchter unmittelbare Bastardierungseffekte nutzbar machen, sondern auf die Frage: wie läßt sich weitgehende Homozygotie erreichen, ohne daß eine Inzuchtschädigung eintritt. Wenn nun heute im Gegensatz zu der damaligen Einstellung tatsächlich versucht wird, die Bastardwüchsigkeit praktisch auszunutzen, so scheint eine kritische Behandlung des mit der erhöhten Wüchsigkeit, Widerstands- oder Ertragsfähigkeit von Bastarden zusammenhängenden Fra- genkomplexes, kurz als *Heterosisproblem* bezeichnet, durchaus angebracht.

Das für die Praxis wichtigste Kriterium der

Heterosis ist die schon erwähnte Leistungssteigerung als unmittelbare Folge der Bastardierung. Dieser Effekt ist aber durchaus nicht das alleinige Kennzeichen der Heterosis, obwohl es meistens das augenfälligste ist. Es gehört vielmehr zum Charakter der Heterosiserscheinungen noch eine zweite im Grunde genommen noch auffälligere Besonderheit: die Folgegenerationen, die von dem Bastard bei Ausschluß neuer Kreuzungen, also bei Inzucht erhalten werden, lassen einen mehr oder weniger deutlichen Rückgang der Leistung gegenüber dem direkten Bastardierungsprodukt, kurz als  $F_1$ -Generation bezeichnet, erkennen. Es bestehen also zwischen Heterosis- und Inzuchtwirkungen zweifellose Zusammenhänge. Leider wird die Tatsache, daß beim Vorliegen wirklicher Heterosis die Leistungssteigerung in vollem Maße nur in der  $F_1$ -Generation, also nur bei den unmittelbaren Kreuzungsnachkommen zu konstatieren ist, in der Praxis mitunter übersehen und auf die beobachtete Leistungssteigerung hin bereits ein Fall als Heterosisphänomen erklärt, ohne daß die wichtige zweite Voraussetzung, die Leistungsabnahme in den Folgegenerationen überhaupt geprüft wäre. Dabei ist die scharfe Trennung der Heterosiswirkungen von anderen, durch Kumulierung wertvoller Anlagen der Eigenschaften erreichbaren Leistungssteigerungen nicht nur von theoretischer Bedeutung. Aus dem Vorliegen echter Heterosis sind nämlich, wie weiterhin gezeigt werden soll, wichtige Konsequenzen für die züchterische Arbeit zu ziehen.

Am besten studiert sind die Heterosisphänomene zweifellos beim Mais. Die Beobachtung auffälliger Leistungssteigerung durch Kreuzung zweier Sippen dieser Pflanze reicht weit in die vormendelistische Zeit pflanzenzüchterischer Arbeit zurück. Bereits aus den 70er und 80er Jahren des verflossenen Jahrhunderts werden derartige Beobachtungen mitgeteilt. EAST-HAYES-JONES und SHULL unterwarfen die Möglichkeit der Ertragserhöhung durch Bastardierung einer eingehenden Untersuchung und stellten in zahlreichen Versuchen auch die Tatsache und den Umfang der Ertragsdepression in den Folgegenerationen fest. Als Beispiel sei eine von JONES und MANGELSDORF (1925) gegebene Übersicht wiedergegeben.

Die aus den mehrjährigen Versuchen gewonnenen Mittelzahlen machen beide Kriterien der Heterosis: Leistungssteigerung in der  $F_1$  und fortschreitenden Leistungsabfall in den Folgegenerationen sehr augenfällig. Unabhängig von den Wachstumsverhältnissen, die die Ertragshöhe der Prüfstämme in den verschiedenen Anbaujahren beeinflussen, ist der Mehrertrag der

Tabelle I. Kornerträge zweier reiner Maislinien und ihrer Bastarde in mehreren durch Selbstung gewonnenen Folgegenerationen.

Anbaujahr	$P_A$	$P_B$	$F_1$	$F_2$	$F_3$	$F_4$	$F_5$	$F_6$	$F_7$	$F_8$
1917	6	22	65	56	—	—	—	—	—	—
1918	24	27	121	128	15	—	—	—	—	—
1920	28	16	128	48	35	29	10	—	—	—
1921	13	20	73	55	49	33	15	23	—	—
1922	26	20	160	83	74	68	49	36	23	—
1923	21	13	61	45	41	47	16	23	26	27
Mittel	20	20	101	69	43	41	23	27	25	27

$F_1$ -Generation gegenüber beiden Eltern stets deutlich. Im Durchschnitt der Jahre bringen die Bastardierungsnachkommen das Fünffache des Ertrages der beiden Elternsippen. Auch der Mehrertrag von  $F_2$  ist noch jedes Jahr beträchtlich, wenn auch die Durchschnittsleistung auf ungefähr das Dreieinhalfache des Elternertrags absinkt.  $F_3$  zeigt bereits ein Jahresergebnis (1918), das unter dem der Eltern liegt, trotzdem der Durchschnittsertrag noch gut das Doppelte des elterlichen Wertes hat. Von der 5. Generation ab kann von einem sicheren Mehrertrag überhaupt nicht mehr gesprochen werden, ebenso ist aber auch ein weiteres Absinken der Ernterträge jetzt nicht mehr feststellbar. Es scheint ein gewisses Minimum — das Inzuchtmimum — erreicht, das nicht weiter unterschritten wird.

Es ist natürlich durchaus zu verstehen, wenn die augenfälligen Wirkungen von Kreuzung und Inzucht als ein Sonderproblem innerhalb oder sogar außerhalb des Rahmens der übrigen Vererbungsgesetze angesehen werden. Die erste Frage, die eine kritische Untersuchung also zu klären hat, gilt daher der Feststellung, inwiefern Heterosisphänomene von dem regulären mendelschen Erbgange abweichen. Eine Leistungssteigerung durch Bastardierung haben wir auch in dem ganz normalen mendelistischen Erbgange recht häufig. Sie tritt überall dort auf, wo Erbfaktoren in ihrer Wirkung von der Anwesenheit anderer abhängen. Wenn wir z. B. eine rosa blühende Erbse mit einer gewöhnlich weißblühenden kreuzen, so erhalten wir einen purpurblühenden Bastard. Das ist aber in bezug auf die Farbstoffproduktion offenbar eine Leistungssteigerung des Bastardes gegenüber beiden Eltern, bedingt durch die Anwesenheit eines „unselbständigen“ Erbfaktors in der weißen Erbse, der nach außen hin hier nur wirksam wird, wenn ein Farbstoff bildender Faktor mit zugegen ist. Ganz das gleiche finden wir in allen Fällen, wo die Wirkung bestimmter Faktoren durch die sog. Modifikatoren abgeändert wird. Diese letz-

ten sind ebenfalls unselbständige Faktoren, sie greifen in die durch einen anderen Faktor, den Grundfaktor, ausgelöste Reaktionskette an irgend einem Punkte fördernd oder auch hemmend ein und können dadurch die stärkere Ausprägung eines Merkmals im Bastard gegenüber den Eltern bedingen. Noch augenfälliger wird der Bastardierungserfolg, wenn durch die Kreuzung zwei Faktoren zusammengebracht werden, deren jeder zur Entfaltung seiner Wirkung des anderen bedarf (Ergänzungsfaktoren). Als Beispiel hierfür möge die Kreuzung zweier weißblühender Leinsuppen mit krausen Petalen dienen, von denen die eine grüne, die andere braune Samen besitzt. Im Bastard ergänzen sich die beiden in den weißen vorhandenen Faktoren so, daß ihr Zusammenwirken Blaufärbung hervorruft (KAPPERT 1924). Die Leistungssteigerung in der  $F_1$ -Ausbildung eines intensiv blauen Farbstoffes gegenüber beiden Eltern, denen die Leistung Null — keine Farbstoffbildung — zuzuschreiben wäre, ist in einem derartigen Beispiel besonders auffallend. Der Unterschied zwischen den eben genannten Beispielen und dem Heterosis-Mais in den als Beispiel herangezogenen Merkmalen ist dabei ohne Bedeutung. Es handelt sich zwar auf der einen Seite um Faktoren, die ein rein äußerliches, an sich nebensächliches Merkmal betreffen, während beim Mais eine wichtige Eigenschaft der Pflanze, ihre Reproduktionsfähigkeit, betroffen wird. Wir dürfen aber nicht vergessen, daß wir die Frage, was für die Pflanze wichtig ist, doch sehr anthropozentrisch zu beurteilen gewöhnt sind. Auch beim Lein ist z. B. eine Beziehung zwischen Blütenfarbenfaktoren und Fruchtbarkeit festzustellen und wenn etwa für chemische Zwecke die Gewinnung des Anthozyan der eigentliche Nutzungszweck des Anbaues wäre, so bedeutete die Erhöhung der Farbstoffproduktion in der  $F_1$  für den betreffenden Chemiker dasselbe, wie die Körnerproduktion des  $F_1$ -Maisbastardes für die Nahrungsgewerbe. In dieser Beziehung können wir also von einem Unterschied zwischen der mit Heterosis bezeichneten Leistungssteigerung und der Leistungssteigerung durch Ergänzungsfaktoren nicht sprechen. Es muß demnach ein notwendiges, weiteres Kriterium der Heterosis in der zweiten auffallenden Beobachtungstatsache liegen, daß auf die Leistungssteigerung in der ersten Bastardgeneration ein nicht weniger augenfälliger Leistungsabfall in den folgenden Inzuchtagenerationen einsetzt, der bis zur Erreichung eines gewissen Minimums fortduert. Das ist nun in der Tat eine Erscheinung, die zunächst stutzig macht, denn bei der normalen Spaltung kehrt doch die  $F_1$ -Leistung in jeder Generation wieder.

So haben wir z. B. in unserem Erbsenbeispiel rosa  $\times$  weiß = purpur die gleiche Purpurfarbe bei  $9/16$  der  $F_2$ -Individuen,  $25/64$  der  $F_3$  usw. Die Leistung der  $F_1$  finden wir also bei Individuen jeder Generation wieder, während im Gegensatz dazu für den Heterosismais ein Leistungsabfall von Generation zu Generation angegeben wird. Hier haben nun die Heterosisuntersuchungen eine bedauerliche Lücke. Es fehlt nämlich an systematischen Untersuchungen darüber, ob es nicht möglich ist, durch eine Selektion der Typen von höchster Leistungsfähigkeit die Eigenschaft der  $F_1$ -Pflanzen zu fixieren. Gegenüber den gewählten Farbenbeispielen besteht hier zweifellos eine sehr große Schwierigkeit insofern, als der Genotyp bei den farbigen Erbsen- und Leinpflanzen sich unbedingt mit dem Phänotypus deckt, d. h. also, daß jede farbige Leinpflanze zwei Erbfaktoren für Farbstoffbildung besitzt, während beim Mais durchaus nicht die ertragreichste  $F_2$ -Pflanze auch die meisten Ertragsfaktoren besitzen muß. Die Ertragseigenschaft gehört eben zu jenen, die durch die zufälligen Umweltbedingungen sehr weitgehend beeinflußt wird. Eine ihren Anlagen nach nur mittelwertige Pflanze kann durch günstige Milieuinflüsse zur besten der ganzen Spaltungsgeneration werden, und erst die Folgegeneration als ganzes wird durch die stärkere Regression gegenüber den Nachkommenschaften besser veranlagter  $F_2$ -Pflanzen den Fehlgriff zeigen. Nimmt man nun noch hinzu, daß man bei Ertragseigenschaften mit einer sehr großen Zahl von Faktoren rechnen muß, so folgt daraus, daß die Zahl der günstigen Faktorenkombinationen an sich schon gering wird. Sind bei zwei Faktoren noch  $9/16$  also mehr als die Hälfte aller  $F_2$ -Pflanzen (homo- oder heterozygotisch) im Besitz beider Leistungsfaktoren, so sind bei vier Faktoren nur noch  $81/256$  also weniger als  $1/3$  faktoriell vollwertig, bei zehn Faktoren wären es sogar nur noch  $1/18$  ( $3^7 : 2^{2n}$ ). Die Schwierigkeit, die daraus resultiert, verlangt also die Heranzucht des Materials in einigermaßen großem Ausmaß und hier fehlt es leider an ausreichenden Versuchen. Man hat das Hauptgewicht auf die Folgegenerationen als Ganzes gerichtet und sich mit der Feststellung des durchaus gesicherten Leistungsabfalls begnügt. Dieser Leistungsabfall der in geziüchteten Spaltungsgenerationen ist aber keineswegs ein Sonderfall, sondern kann durchaus in den Rahmen der Spaltungsvorgänge hineinpassen. Überall, wo Ergänzungsfaktoren bei Kreuzungen eine Rolle spielen, müssen wir nämlich bei zahlenmäßiger Wertung der Eigenschaften die bis zu einem Minimum fortschreitende Depression feststellen. Um dies deutlich zu machen, wollen wir

zunächst die Änderung in dem Genotypenverhältnis mehrerer Folgegenerationen studieren. Als Beispiel diene ein dihybrider Bastard, wie sie aus den mehrfach genannten Kreuzungen der rosa und weißen Erbse und der beiden verschiedenen weißen Leine erhalten werden. Die beiden beteiligten Faktoren, für die die völlige Dominanz angenommen werden soll, seien mit *X* und *Y* symbolisiert. Aus der Kreuzung von  $XXyy \times xxYY$  resultiert der  $F_1$ -Bastard  $XxYy$ , der in den folgenden, durch Selbstung gewonnenen Generationen die aus der Tabelle II ersichtlichen Genotypenverhältnisse zeigt:

Tabelle II.

Die Verschiebung der Genotypenverhältnisse in der dihybriden Kreuzungsnachkommenschaft von Selbstbefruchtern.

Genotypus	$F_2$	$F_3$	$F_4$	$F_5$	$F_6$	$F_7$	$F_8$	
$XXYY$	1 6,25	9 14,05	49 19,15	225 21,95	961 23,47	3969 24,22	16129 24,62	%
$XXYy$	2 12,50	6 9,38	14 5,46	30 2,95	62 1,51	126 0,77	254 0,39	%
$XxYY$	2 12,50	6 9,38	14 5,46	30 2,95	62 1,51	126 0,77	254 0,39	%
$XxYy$	4 25,00	4 6,25	4 1,56	4 0,39	4 0,09	4 0,02	4 0,01	%
$XXyy$	1 6,25	9 14,05	49 19,15	225 22,95	961 23,47	3969 24,22	16129 24,62	%
$Xxyy$	2 12,50	6 9,38	14 5,46	30 2,95	62 1,51	126 0,77	254 0,39	%
$xxYY$	1 6,25	9 14,05	49 19,15	225 21,95	961 23,47	3969 24,22	16129 24,62	%
$xxYy$	2 12,50	6 9,38	14 5,46	30 2,95	62 1,51	126 0,77	254 0,39	%
$xyyy$	1 6,25	9 14,05	49 19,15	225 21,95	961 23,47	3969 24,22	16129 24,62	%
Homozygoten	25,0	56,2	76,6	87,8	93,8	96,9	98,5	%

Die Genotypen mit beiden dominierenden Faktoren nehmen von Generation zu Generation ab und zwar zunächst schneller, dann immer langsamer, in der  $F_2$  haben wir 56,25% Pflanzen, die teils homo-, teils heterozygotisch *X* und *Y* enthalten, in der achten Generation sind es aber nur noch 25,4%, und da es nur die Heterozygoten sind, die von der Abnahme betroffen werden, während die vier möglichen homozygotischen Kombinationen in übereinstimmender Weise zunehmen, so sehen wir auch, daß der mögliche Grenzwert 25% betragen wird. Bei mehr als zwei Faktoren verläuft die Verschiebung des Genotypenverhältnisses ganz entsprechend, nur sind schon in der  $F_2$  rel. weniger Pflanzen mit der günstigsten Faktorenkombination zu erwarten als in dihybriden Spaltungsgenerationen,

bei vier Faktoren sind es beispielsweise  $\frac{81}{256} = 31,6\%$  und die Zahl der möglichen homozygotischen Kombinationen ist  $4^n$ , in diesem Falle also = 16. Bis zur Erreichung völliger Homozygotie sinkt daher die Zahl der in allen dominierenden Faktoren homozygoten Pflanzen auf  $\frac{1}{16}$  der Gesamtheit = 6,25%.

Wenn wir jetzt dazu übergehen, in unserem dihybriden Beispiel die äußerlich sichtbaren Merkmale der Pflanzen zahlenmäßig zu bewerten, so finden wir tatsächlich einen Leistungsrückgang des Populationsdurchschnittes von Generation zu Generation solange, bis eine Veränderung in der genotypischen Zusammensetzung nicht mehr eintritt, d. h. bis die Genotypen alle konstant sind. Beginnen wir mit den Ergänzungsfaktoren in unserem Erbsenbeispiel und teilen wir dem Merkmal weiße Blüte den Wert 0, dem Merkmal rosa Blüte 1, purpurfarbige Blüte den Wert 2 zu. Der Bastard aus rosa  $\times$  weiß ist purpur, erhält die Wertzahl 2, ist also höherwertig als jedes der beiden Eltern. Die Nachkommenschaft dieses Bastardes besteht nach der Tabelle II aus 9 Pflanzen, die *X* und *Y*, teils homo-, teils heterozygotisch enthalten, in ihrem Effekt also gleichmäßig die Leistung 2 aufweisen. 3 Individuen besitzen *X*, aber kein *Y*, wie das eine Elter, sie bleiben rosa und erhalten die Wertzahl 1. 4 Pflanzen sind ohne *X*, sie bilden keinen Farbstoff und sind mit 0 zu bewerten: Die Durchschnittsleistung je Pflanze in der  $F_2$ -Population stellt sich also auf  $(9 \times 2 + 18) + (3 \times 1 = 3) + (4 \times 0 = 0)$ ; 16 Individuen haben also eine Gesamtleistung von 21, das gibt einen Durchschnittswert von 1,3125 gegenüber dem Wert 2 als durchschnittliche  $F_1$ -Leistung. Das bedeutet also einen Leistungsabfall auf 65,06% des  $F_1$ -Wertes. Greifen wir auf das zweite Beispiel der weißblühenden Leinsippen zurück, wo jeder der Farbstofffaktoren für sich allein wirkungslos bleibt, so haben alle *XY*-Genotypen den Wert 1, alle übrigen die Wertzahl 0 zu bekommen. Das gibt also einen Wert von  $9 \times 1 = 9$  für die Gesamtpopulation und einen Durchschnittswert von  $9 : 16 = 0,5625$  gegenüber dem Wert 1 des  $F_1$ -Bastardes. Hier ist der Leistungsabfall also noch stärker, wir erhalten nur noch 56,25% der  $F_1$ -Leistung. Nun sind quantitative Eigenschaften, wie sie der Korn- und Strohertrag einer Maispflanze offenbar darstellen, häufig nicht völlig dominierend, sondern die Bastarde nehmen eine Mittelstellung ein. Wir wollen also auch auf einen solchen Fall, in dem einer der beteiligten Faktoren heterozygotisch nur die halbe Leistung hervorbringt, unsere Betrachtung ausdehnen. Zu der schon erwähnten Leinbastardierung wählen wir jetzt eine

andere weiße Sippe mit flachen Petalen und blauen Filamenten. Diese gibt mit einem weißkrausen Lein hellblaue Bastarde, die wir in bezug auf den Anthozyangehalt mit der Zahl 1 bewerten wollen. In der  $F_2$  haben wir gegenüber dem ersten Beispiel den Unterschied, daß zwar auch alle XY-Typen blau, alle anderen weiß sind, tiefblau sind aber nur diejenigen, die in bezug auf Y homozygotisch sind, also 1XXYY, 2XxYY, während 2XXYy und XxYy hellblau sind. Die dunkelblauen haben scheinbar den doppelten Anthozyangehalt, bekommen also den Wert 2. Der Gesamtwert der Population wird also  $(3 \times 2 = 6) + (6 \times 1 = 6) = 12$ , woraus sich ein Durchschnittswert von  $12:16 = 0,75$  ergibt. Die  $F_2$ -Leistung beträgt also in diesem Falle 75 % des  $F_1$ -Wertes. Auch bei einer Spaltung nach dem dihybriden Grundschema 9:3:3:1 können wir eine  $F_1$ -Leistungssteigerung und einen Abfall der  $F_2$  beobachten. Als Beispiel für diesen Fall diene die Kreuzung zweier mittelhoher Erbsensippen, deren eine wenige aber lange Internodien, deren andere aber viele und kurze besitzt (halbhohe und Halbzwerge). In bezug auf die Strohproduktion wollen wir jedem Elter die Wertzahl 1 geben<sup>1</sup>. Der  $F_1$ -Bastard weist viele und lange Internodien auf und kann also doppelt so hoch sein. Er erhält den Wert 2. In der  $F_2$ -Generation sind 9 Individuen vom  $F_1$ -Typus, 3 vom  $P_1$ , 3 vom  $P_2$ -Typus und einer repräsentiert einen ganz auffallend kleinen Typ, den wir als unbrauchbar ansehen und darum mit 0 bewerten wollen. Die Gesamtleistung der  $F_2$  wird dann  $(9 \times 2 = 18) + (3 \times 1 = 3) + (3 \times 1 = 3) + (1 \times 0 = 0) = 24$ . Auf die Einzelpflanze umgerechnet gibt das einen Durchschnittswert von  $24:16 = 1,5$  gegenüber einer 2-wertigen  $F_1$ . Prozentisch ausgedrückt hat also die  $F_2$  eine Durchschnittsleistung pro Pflanze von 75 % des unmittelbaren Bastardierungsproduktes. — Bei intermediärer Wirkung des einen Faktors sinkt die  $F_2$ -Leistung, wie aber im einzelnen nicht weiter ausgeführt werden soll, auf etwa 83 % der  $F_1$ <sup>2</sup>.

Der weitere Leistungsabfall in den Folgegenerationen läßt sich an Hand der Übersicht 2 ebenfalls leicht bestimmen, wir wollen uns hier darauf beschränken, die für die einzelnen Fälle berechneten Werte in Form einer Tabelle wiederzugeben.

<sup>1</sup> Unbeachtet bleibt bei diesem Vorgehen allerdings die Tatsache, daß die kurzen Internodien dicker sind, so daß die Gewichte sich in Wirklichkeit durchaus nicht genau wie die Längen verhalten.

<sup>2</sup> Würden beide Faktoren heterozygotisch ein intermediäres Verhalten zeigen, so würde keine Leistungssteigerung in  $F_1$  und kein Abfall in  $F_2$  eintreten.

Tabelle III. Die Leistung aufeinanderfolgender Spaltungsgenerationen bei Selbsbestäubung (% der  $F_1$ -Leistung).

Gener- ation	2 selbständige dominierende Faktoren (halbhoch × Halbzweig = hoch)		Spaltung: 9:3:3:1		2 selbständige Faktoren, 1 dominierend, 1 intermediär (rosa × rosa = rot)		Spaltung: 3:6:3:1:2:1		1 selbständiger und 1 unselbständiger Faktor, beide dominierend, (rosa × rosa = rot) Spaltung: 9:3:4		2 unselbständige Faktoren, 1 dominierend, (weiß × weiß = hellblau) Spaltung: 3:6:7	
	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	
P A	50,0	75,0	50,0	—	—	—	—	—	—	—	—	
P B	50,0	75,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
F 1	100,0	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
F 2	75,0	83,4	65,1	56,3	56,3	75	—	—	—	—	—	
F 3	62,3	75,0	50,8	39,1	39,1	62,5	—	—	—	—	—	
F 4	56,4	70,8	44,8	31,6	31,6	56,3	—	—	—	—	—	
F 5	53,1	68,8	40,6	28,2	28,2	53,1	—	—	—	—	—	
F 6	51,5	67,7	39,1	26,6	26,6	50,5	—	—	—	—	—	
Geringstmög- licher Wert d. Population nach Erreich- ung völiger Homozygotie	50,0	66,7	37,5	25,0	25,0	50,0	—	—	—	—	—	

Die Zusammenstellung der errechneten Zahlen ist nun im Hinblick auf das Heterosisproblem in mehr als einer Hinsicht interessant. Obwohl die aufgeführten Beispiele durchaus typische Mendelspaltungen darstellen, bilden sie eine vollkommene Parallele zu den scheinbaren Besonderheiten der Heterosis. Wie bei dieser haben wir die außerordentliche Leistungssteigerung der  $F_1$ -Bastarde gegenüber den Eltern, den deutlichen Abfall der  $F_2$ -Generation als Ganzes, dessen Grad und dessen weiterer Verlauf je nach der besonderen faktoriellen Eigentümlichkeiten verschieden ist und zuletzt ein Minimum, das weiter nicht unterschritten werden kann. Die Tabelle zeigt auch, daß dieses Inzuchtmimum unter gewissen Bedingungen sogar unter den Werten der Elterngenerationen liegen kann (Beispiel der Tabelle II). Im Prinzip zeigen unsere fingierten Beispiele also vollkommene Kongruenz mit den charakteristischen Heterosisfällen, von denen ein besonders instruktiver auf S. 359 mitgeteilt wurde. Durch Wahl einer entsprechenden Anzahl Faktoren und die Annahme einer verschiedenartigen Abhängigkeit der Faktoren voneinander hinsichtlich ihrer Leistungen, ließe sich auch sicher jeder der bisher als Heterosis gedeuteten Fälle mit dem Schema eines typischen einfachen oder komplizierteren Mendelfalles auch in den letzten Einzelheiten in Übereinstimmung bringen. Mit einer einfach additiven Wirkung der Faktoren werden wir allerdings kaum einmal rechnen dürfen, in den meisten Fällen wird bei quantitativ wirkenden Faktoren ein multiplikativer Effekt vorliegen und dieser dürfte wohl selten den Wert 2 er-

reichen. (Für Modifikationsfaktoren der Ährenlänge der Gerste fand TAKEZAKI [1927] einen multiplizierenden Effekt von 0,965 bzw. 1,430 bzw. 1,465.)

Auch der Ausgangswert Null, mit dem wir in unseren Beispielen operierten, wird natürlich praktisch in Fällen, wo es sich um Ertragssteigerungen handelt, nie vorkommen. Aber wenn auch die Annahme einer additiven Leistungssteigerung in dem angenommenen hohen Ausmaß und ein gänzlicher Leistungsausfall eines oder beider Eltern für die Fälle, die bisher übereinstimmend als Heterosiswirkung gedeutet sind, nicht zutrifft, so hat das keineswegs für die Erklärung der Phänomene eine Bedeutung. Wichtiger aber ist das Nichtzutreffen einer anderen, *stillschweigend* gemachten Voraussetzung: Unsere Berechnung des Leistungswertes der aufeinander folgenden Spaltungsgenerationen baut sich auf der S. 361 wiedergegebenen Verschiebung in den Genotypenverhältnissen auf, die die  $F_2$  bei Selbstbefruchtung erfährt, wenn alle Genotypen die gleichgroße Nachkommenschaft bringen, d. h. *wenn ihre Reproduktionskraft die gleiche ist*. Das ist aber sicher in den Maisversuchen nicht der Fall. An sich ist es ja möglich, daß eine Ertragsminderung ohne eine Verminderung der Samen- bzw. Früchtezahl erfolgt, wenn nämlich die Ertragsverminderung auf einer Abnahme des Einzelkorgewichts bei unveränderter Kornzahl beruht. In den Heterosisversuchen beim Mais werden aber in den Inzuchtlinien nicht nur leichtere, sondern auch weniger Körner produziert. Bei sich selbst überlassenen Spaltungspopulationen müßten daher die geringwertigen Genotypen allmählich verschwinden, die durchschnittliche Leistung, event. nach einer anfänglichen Depression in der  $F_2$ , wieder ansteigen. Es würden sich also durch einfache Selektion aus einer späteren Spaltungsgeneration Typen von der  $F_1$ -Leistung herauszüchten lassen. In der Tat würde diese Inkongruenz zwischen den von uns konstruierten Fällen und der von EAST-HAYES-JONES-SHULL beschriebenen Heterosis des Mais eine Erklärung auf dem bisher versuchten Wege unmöglich machen, wenn nicht die Befruchtungsbedingungen beim Mais wieder besondere Verhältnisse schafften. Männliche und weibliche Blütenstände stehen bei dieser monözischen Pflanze voneinander entfernt, die Rispen stehen an der Halmspitze, die Kolben stehen tiefer zwischen den Blättern. Eine Selbstbestäubung kann also nur künstlich bei geschützt abblühenden Pflanzen erfolgen und das zieht dem Experimentieren von vornherein sehr enge Grenzen, so daß in den exakten Versuchen eine Naturalselektion, wie sie in sich selbst über-

lassen Populationen von Selbstbefruchttern eintreten würde, hier gar nicht oder in sehr geringem Maße zur Wirkung kommt. Der Züchter wählt aufs Geratewohl zur Blütezeit für die Fortsetzung des Versuches seine Pflanzen in einer Anzahl, die durch die voraussichtlichen Raum- und Arbeitsmöglichkeiten des nächsten Jahres bestimmt wird und die unter den durch die Fortpflanzungsbiologie bedingten Schwierigkeiten keinesfalls groß, meistens *sehr* gering sein wird. Haben wir nun aber, wie das für eine von so mannigfachen Einzelcharakteren bestimmte Eigenschaft, wie die Ertragshöhe einer Pflanze, in der Regel der Fall ist, mit zahlreichen Erbanlagen zu rechnen, so bieten sich der Selektion des Züchters in der  $F_2$  einerseits sehr geringe Chancen, das Beste zu finden, andererseits aber wird durch die künstliche Selektion, die alle einmal gewählten Typen gleichmäßig weiter führt, der natürlichen Ausmerzung der leistungsschwachen Genotypen entgegengearbeitet. Bei normalerweise selbstbestäubenden Pflanzen hat die Züchtung aus den vorliegenden Schwierigkeiten, die wirklich besten Typen zu finden, die Konsequenz gezogen, in den ersten Spaltungsgenerationen auf die Auslese zu verzichten und erst nach mehrjähriger Wirkung der Naturalselektion zur Isolierung von einzelnen Linien zu schreiten (Ramschverfahren). Hätten wir beim Mais z. B. 10 Ertragsfaktoren, so wären in  $F_2$  von  $4^{10}$  Individuen  $3^{10}$  Genotypen zu erwarten, die die  $F_1$ -Leistung wieder hervorbringen würden, das wären 59049 auf  $1048\,576 = 5,63\%$ . Wie selten wird also bei einer Auswahl von vielleicht 10 oder 20 oder 30 Pflanzen solch ein günstiger Typ erhalten! Wenn aber einmal die günstigsten Genotypen der Auswahl entgangen sind, so kann keine der nachfolgenden Inzuchtgenerationen die Leistung der Ausgangsgeneration wieder erreichen. Wir können also, obwohl die Parallele zwischen dem charakteristischen Heterosis-Mais und unseren Beispielen einfacher kumulativer Faktorenwirkung hinsichtlich ihrer Voraussetzungen durchaus nicht vollkommen ist, doch nicht umhin, die Wahrscheinlichkeit zuzugeben, daß die behandelten Heterosisfälle nichts anderes sind als mehr oder weniger komplizierte Ergebnisse kumulativer Faktorenwirkung. Daraus ergibt sich aber eine für den Züchter wichtige Konsequenz: Die Leistung der  $F_1$ -Generation muß sich bei geeigneten züchterischen Maßnahmen fixieren lassen! Ja, da die Dominanz bei quantitativen Merkmalen sehr häufig keine vollkommene zu sein pflegt, so besteht die Aussicht, daß die bei der Konstanzzüchtung auftretenden Genotypen, die in allen oder vielen Ertragsfaktoren homozygotisch sind, die  $F_1$ -

Bastardpflanzen in ihrer Leistung sogar noch übertreffen. Tatsächlich hat man sich in Amerika selbst auch diese Folgerungen schon zu eigen gemacht und versucht neuerdings die Homozygotie in einer möglichst großen Faktorenzahl durch Rückkreuzung des  $F_1$ -Bastardes mit den Eltern und nachfolgender Auslese, der wieder die Kreuzung der besten Pflanzen aus den parallelen Versuchsreihen folgt, zu erreichen. Durch die wiederholte Rückkreuzung des  $F_1$ -Bastardes mit dem einen Elter  $P_A$  wird die Homozygotie in den Ertragsfaktoren dieses Elters erreicht. Die zwischengeschaltete Auslesegeneration verhindert, daß die von dem anderen Elter übernommenen dominierenden Faktoren dabei verlorengehen. In der parallelen Reihe wird der Bastard mit dem Elter  $P_B$  gekreuzt und durch Auslese Pflanzen, die zugleich  $P_A$ -Faktoren besitzen, gewonnen. Eine Kreuzung derartiger Pflanzen untereinander läßt dann schon Individuen hervorgehen, die sowohl die dominierenden Ertragsfaktoren von  $P_A$  wie auch von  $P_B$  z. T. schon homozygotisch besitzen. Man darf auf den Ausgang dieser Versuche im Hinblick auf die endgültige Lösung des Heterosisproblems beim Mais sehr gespannt sein (RICHEY 1927).

Einstweilen müssen wir nämlich noch eine zweite Möglichkeit, die Heterosisphänomene auf mendelistischer Grundlage zu deuten, in Betracht ziehen, nämlich die von EAST (1912) gegebene Erklärung, daß die gesteigerte Leistungsfähigkeit des Bastardes eine unmittelbare Folge der Heterozygotie selbst ist. Die Verschiedenartigkeit der korrespondierenden Gene als solche soll stimulierend auf die Lebensvorgänge jeder Zelle wirken und speziell die Teilungsrate der Zellen erhöhen. In gewisser Hinsicht erklären sich so die charakteristischen Merkmale der Heterosis, Leistungssteigerung in der  $F_1$ - und der spätere Leistungsabfall noch einfacher, andererseits bleibt aber auch die gleiche Schwierigkeit, die wir bei der Erklärung durch kumulierende Leistungsfaktoren haben, bestehen. Hier wie dort muß nämlich das Luxurieren der  $F_1$  von der  $F_2$  ab heraußspalten, bei der Erklärung durch dominierende, die Leistung steigernde Faktoren im Verhältnis  $\frac{3^n}{4^n}$ , bei Wirkung vollständiger Heterozygotie im Verhältnis  $\frac{1^n}{2^n}$  in  $F_2$ , wo  $n$  die Zahl der Faktoren bedeutet. Beim Vorliegen von 2 Faktoren sind in der zweiten Generation  $\frac{9}{16}$  in beiden Faktoren dominierend: homo- und heterozygotisch und in  $\frac{4}{16}$  beiden Faktoren heterozygotisch, von der Konstitution  $AaBb$ . Für jede beliebige Zahl von Faktoren und jede

Spaltungsgeneration finden wir die Zahl der in  $n, n-1, n-2$  bis  $n-n$  Faktoren heterozygotischen Pflanzen, indem wir den Ausdruck  $[1 + (2^r - 1)]^n$  entwickeln, wobei  $n$  die Zahl der beteiligten Faktoren,  $r$  die Zahl der spaltenden Generationen bedeutet. (Für  $F_2$ , die ja die erste Spaltungs-generation ist, wird also  $r = 1$ !) Die Binomialkoeffizienten geben dann die Häufigkeit der in  $n$  bis  $o$  Faktoren heterozygotischen Individuen wieder. Berechnen wir auf Grund der so ermittelten Heterozygotenverteilung und unter der Annahme, daß Homozygotie in den Faktoren  $A$  wie auch  $B$  den Leistungswert 1, Heterozygotie in jedem einzelnen Faktor den Wert 2, in beiden Faktoren den Wert 4 bedinge, so erhielten wir bei einer bifaktoriellen Kreuzung  $AAbb \times aaBB$  folgende Zahlenreihe für die durchschnittliche Leistung der  $F_1$  bis  $F_6$ -Generation:

$F_1$	$F_2$	$F_3$	$F_4$	$F_5$	$F_6$
100,0	56,3	39,1	31,6	28,2	26,6

Der Verlauf des Leistungsabfalles ist also im wesentlichen derselbe wie unter der vorher erörterten Voraussetzung, daß die Heterosiswirkung identisch mit der Wirkung kumulierender Faktoren ist. Zu einer Entscheidung zwischen diesen beiden Arbeitshypothesen können wir daher den in einem bestimmten Experiment festgestellten Leistungsabfall nicht heranziehen, solange die Zahl der beteiligten Ertragsfaktoren und ihr Wirkungsgrad nicht ermittelt sind. Eine derartige Ermittlung setzt aber voraus, daß die Spaltung dieser Faktoren erkennbar ist und dann wird man eben diesen Fall als ein außerhalb des Heterosisproblems stehendes Beispiel ansprechen. Ein Punkt scheint mir allerdings mehr für die Erklärung der Heterosis durch dominierende Leistungsfaktoren zu sprechen: Es gelingt durchaus nicht immer, durch Kreuzung beliebiger verschiedener Sippen eine wesentliche Leistungszunahme der  $F_1$  zu erreichen. Umgekehrt zeigen sich z. B. häufig Pflanzen, die in erkennbaren Merkmalen heterozygotisch sind, durchaus nicht immer leistungsfähiger als Homozygoten. Wenn aber die Heterozygotie als solche stimulierend auf die Leistungen des Organismus wirkt, so ist es nicht recht verständlich, daß nur die Heterozygotie ganz bestimmter Faktoren, wie man ja annehmen müßte, anregend auf die Entwicklung sein sollte.

Diese Schwierigkeit dürfte für JONES mit bestimmt gewesen sein, die Hypothese von der Heterozygotie als Ursache der Heterosisphänomene wesentlich abzuändern. JONES nimmt überhaupt keine aktive stimulierende Wirkung der Heterozygotie an, sondern führt die Bastard-

wuchsigkeit und Leistung auf die Aufhebung einer Entwicklungshemmung, die in den Ausgangssippen von recessiven Faktoren hervorgerufen wurde, durch das Hinzutreten der betreffenden dominanten Gene zurück. Die Zunahme der Bastardleistung kann also nur beobachtet werden, wenn jedes Elter im Besitz schädigender recessiver Faktoren und zugleich dominierender „Balancefaktoren“ ist, die die recessive Hemmungswirkung im anderen Elter aufzuheben vermögen. Individuen der Spaltungsgenerationen, die bei freier Faktorenkombination die dominierenden Ausgleichsfaktoren homozygotisch erhalten, könnten unter Umständen noch wüchsiger sein als die Heterozygoten und müßten, falls sie häufig genug auftreten, im Selektionsversuch gefunden werden. Da aber bei dem scheinbaren Ausbleiben der Spaltung der Leistungsmerkmale in typischen Heterosisfällen auf ein relativ seltenes Auftreten der ausbalancierten oder gar der dominierend hemmungsfreien Genotypen geschlossen werden muß, so verknüpft JONES seine Hypothese mit der Annahme von Koppelungen der Faktoren untereinander.<sup>1</sup> Wenn aber die Leistungsfaktoren *A* mit *b*, *C* mit *d*, *E* mit *f* bzw. *a* mit *B*, *c* mit *D*, *e* mit *F* fest gekoppelt sind, so können die vorteilhaften Kombinationen *AB*, *CD*, *EF* nicht oder nur sehr selten entstehen. Fehlt der Austausch der Faktoren gänzlich, so ist die günstigste Kombination diejenige, die sogleich in der *F*<sub>1</sub> auftritt, nämlich der Genotyp *AaBbCcDdEeFf*, in allen anderen Fällen erhalten die Genotypen homozygotische, recessive Schwächungsfaktoren, die die Lebensfähigkeit des Individuums, im weitesten Sinne also seine Leistung, herabsetzen. Die Kombinationsmöglichkeiten der 6 Faktorenpaare untereinander lassen sich übersichtlicher machen, wenn man jede Koppelungsgruppe, die ja aus zwei Faktoren besteht, nur durch einen Buchstaben bezeichnet, also *Ab* sei gleich *A'*, *cd* = *c'*, *Ef* = *E'* usw. Die Ausgangspflanzen mögen von der Konstitution *A'A'C'C'E'E'* bzw. *a'a'c'c'e'e'* gewesen sein. Der Bastard erhielt dann also die Erbformel *A'a'C'c'E'e'* und müßte in der *F*<sub>2</sub> wie bei einer gewöhnlichen trihybriden Spaltung acht verschiedene Keimzellen geben:

$$\begin{array}{cccc} A' C' E' & - & A' C' e' & - \\ \hline a' c' e' & - & a' c' E' & - \end{array}$$

Von diesen kann nur die Verschmelzung der oberhalb des Striches eingetragenen Faktorenkombinationen mit der jeweils unteren — und umgekehrt — die günstige *F*<sub>1</sub>-Konstellation

wieder ergeben. Eine Vereinigung in anderer Weise, z. B. eine Kopulation *A'C'E'* × *A'c'e'* = *A'A'C'c'E'e'* gäbe einen unvorteilhaften Genotyp, da ja in der hier homozygotischen Koppelungsgruppe *A'A'* neben den Faktoren *AA* auch die recessiven Schwächungsfaktoren *bb* homozygotisch vorhanden sind. Am schädlichsten müssen Kopulationen von Keimzellen gleicher Art sich auswirken, z. B. *A'C'e'* × *A'C'e'*, diese enthalten neben den unschädlichen eventl. auch leistungssteigernden Faktoren *AA*, *CC* und *FF* die Schwächefaktoren *bb*, *dd* und *ee*. Nun strebt aber die Kreuzungspopulation bei Inzucht dem Zustand völliger Homozygotie zu und bedingt also auch unter diesen Voraussetzungen von Generation zu Generation einen Leistungsabfall bis zu einem Minimum.

In den wesentlichen Punkten führt die Hypothese von JONES also zu den gleichen Folgerungen wie die alte Annahme von dem stimulierenden Effekt der Heterozygotie. Beide Hypothesen verlangen ein Herausspalten des Luxurierens, das beim Vorliegen zahlreicher Faktoren oder zahlreicher Koppelungsgruppen aber so selten eintritt, daß es praktisch kaum zur Beobachtung kommen kann. Während aber die Annahme von EAST und HAYES, die die Heterozygotie als Stimulans für lebenswichtige Vorgänge ansieht, die Gewinnung von konstant luxurierenden Genotypen ausschließt, läßt der mit Koppelungsgruppen arbeitende Erklärungsversuch von JONES diese Möglichkeit durchaus zu. Es können ja aus der Koppelungsgruppe *Ab* und *aB* durch einen Faktorenaustausch *AB* und *ab* Keimzellen und somit auch konstant leistungsfähige *AA BB*-Genotypen hervorgehen. Noch eine andere, nicht selten in Inzuchtgenerationen zu beobachtende Erscheinung vermag die so erweiterte Hypothese zu erklären. Es treten nämlich in den bereits geschwächten Inzuchtgenerationen mitunter plötzlich Individuen auf, die sich durch eine auffallend bessere Leistung, die in den Folgegenerationen erhalten bleibt, auszeichnen. Diese Fälle könnten unter der Annahme gekoppelter Schwächungsfaktoren als Verschmelzungsprodukte von Keimzellen, bei denen ein Faktorenaustausch erfolgte, gedeutet werden. Solange beispielsweise in der Spaltungsgeneration noch Heterozygoten etwa vom Genotyp *A'A'C'c'E'e'* auftreten, können bei der Keimzellbildung in den Koppelungsgruppen *C'* und *E'* aus den Faktorenverbindungen *Cd* + *cd* sowie *Ef* + *ef* die Verbindungen *CD* + *cd* bzw. *EF* + *ef* hervorgehen. Diese könnten dann auch zur Bildung von *AAbbCCDDEEFF*-Genotypen, d. h. also zu wieder hochwertigeren, konstanten Nachkommen führen. Wenn es also wirklich

<sup>1</sup> Vgl. GOLDSCHMIDT: Einführung in die Vererbungswissenschaft, 4. Aufl., S. 329.

gelingt, aus einer Heterosiskreuzung konstant luxurierende Stämme zu züchten, so steht dieses Ergebnis nicht mehr im Widerspruch zu der Hypothese, daß *primär* die Heterozygotie in gewissen, recessiv mehr oder weniger letal wirkenden Faktoren die Ursache der Leistungserhöhung gegenüber den Eltern gewesen ist. Die Entscheidung aber, ob wirklich die Heterozygotie und nicht die einfache Anhäufung von Leistungsfaktoren die Ursache der Heterosiserscheinungen ist, wird durch die komplizierte Verknüpfung von der leistungsfördernden Wirkung homozygotisch dominierender und der schwächenden Wirkung homozygotisch recessiver Faktoren bedeutend erschwert. Für die praktischen Konsequenzen, die die Züchtung aus den Heterosisphänomen ziehen kann, ist aber der Ausfall dieser Entscheidung auch nicht von grundsätzlicher Bedeutung, da zuletzt ja beide möglichen Ursachen die gleichen praktisch wichtigen Folgen: konstant gewordene Bastardleistung evtl. über die  $F_1$ -Leistung hinaus, nach sich ziehen können. Die Komplikation, zu der JONES mit der Annahme balancierter Letalfaktoren greift, ist an sich durchaus nicht so fernliegend, da derartige Fälle in der botanischen wie zoologischen Genetik in größerer Zahl tatsächlich nachgewiesen sind. Es sei z. B. nur auf die mannigfachen recessiv letalen Chlorophyllfaktoren hingewiesen, die bald die behafteten Genotypen als Keimlinge (BAUR 1907), unter Umständen sogar schon als Embryonen (CORRENS 1918) zum Absterben bringen und deren Heterozygoten durchaus lebensfähig, wenn auch nicht so kräftig, wie die homozygotisch dominierenden Genotypen sind. Eine ganz besondere Art solcher ausbalancierten Hemmungsfaktoren haben wir bei den morphologisch zwittrigen, physiologisch aber eingeschlechtigen Pflanzen, den selbststerilen Arten vor uns. Wir wissen von der obligaten Selbststerilität seit den Versuchen von CORRENS (1911) am Wiesenschaumkraut, daß die Hemmungsstoffe, die die Befruchtung der Eizelle durch eigenen Pollen verhindern, faktoriell bedingt sind. Aus zwei miteinander gekreuzten Individuen gehen nämlich Nachkommen hervor, die nicht nur gegen eigenen Pollen, sondern auch gegen den bestimmter Genotypen, eben jener, die faktoriell mit den zu kreuzenden übereinstimmen, steril sind. Diese Sterilität zwischen gleichen Genotypen war aber keineswegs eine absolute, sondern bei künstlicher Bestäubung wurde gelegentlich doch Ansatz erzielt, und zwar bei einer gewissen genotypischen Konstitution häufiger als bei anderen. Bei einem in dieser Beziehung günstigerem Objekt, einem selbststerilen Tabak:

*Nicotian alata* bzw. *alata × Langsdorffii* gelang es, die äußeren Bedingungen, unter denen die Befruchtung von Individuen desselben Genotyps möglich wird, experimentell einigermaßen in die Hand zu bekommen (EAST und MANGELSDORF 1926). Nun zeigte sich, daß die so erhaltenen Nachkommen, die in einem der Sterilitätsfaktoren homozygotisch sind, keine normale Wuchsgröße aufwiesen. Die Faktoren also, die normalerweise die Befruchtung verhindern, wirken nach einer erzwungenen Befruchtung homozygotisch auch als Hemmungsfaktoren auf die vegetativen Funktionen. Die größere Wuchsgröße der durch Fremdbestäubung erhaltenen Nachkommen, also der Bastarde, gegenüber den aus erzwungener Selbstbefruchtung erhaltenen Homozygoten ist in solchen Fällen also tatsächlich auf Heterozygotie in einem (oder mehreren) Schwächungsfaktor (Letalfaktoren im weiteren Sinne) zurückzuführen und kann daher als instruktives Beispiel für die Brauchbarkeit der Hypothese von JONES zur Erklärung der Heterosis dienen.

Hinfällig wird aber der zweifellos sehr bestehende Erklärungsversuch von JONES ebenso wie die Deutung der Heterosis als Effekt kumulativer Leistungsfaktoren, wenn es nicht gelingen sollte, durch Selektion die Bastardwuchsgröße oder wenigstens eine im Vergleich mit der gesamten Spaltungspopulation überdurchschnittliche Leistung durch eine ganze Reihe von Generationen beizubehalten. Die große Seltenheit völlig heterozygoter Genotypen, die bei einer größeren Faktorenzahl zu erwarten ist,  $\frac{1}{2n}$  gegenüber  $\frac{3}{4^n}$  bei Abhängigkeit des Luxurierens von kumulierenden Faktoren, kann die Selektion erschweren, aber nicht unwirksam machen. Eine einfache Massenauslese der besten  $F_2$ -Pflanzen müßte bereits zu einer Nachkommenschaft führen, deren Durchschnitt über dem der  $F_2$  liegt. (Wird die  $F_2$  sich selbst überlassen, so werden die Keimzellen in dem gleichen Zahlenverhältnis und von derselben Art gebildet, wie in der  $F_1$ . Die aus der frei abblühenden  $F_2$  hervorgehende  $F_3$  muß also auch die  $F_2$ -Leistung unverändert beibehalten.) Exakte Versuche in dieser Hinsicht fehlen meines Wissens bisher noch, doch scheint das Ergebnis einer Massenauslese, von der JONES und MANGELSDORF (1926) berichten, für einen gewissen Erfolg der Selektion zu sprechen. Bei einem Doppelbastardmais, der aus der nochmaligen Kreuzung zweier Bastarde erhalten wird, wurde die in diesem Falle nicht einheitliche, sondern aus verschiedenen Genotypen bestehende Bastardgeneration

auf gut ausgebildete, kornreiche Kolben selektioniert. Das aus diesen erwachsene Typenmenge bestand aus gut entwickelten kräftigen Pflanzen, die eine volle Ernte versprachen. Die Ernte gab aber einen Teil Pflanzen, die nur schlecht entwickelte Kolben besaßen, so daß das Gesamtergebnis gegenüber dem Durchschnitt der Ausgangsgeneration doch um etwa 23% gedrückt war. Aus der Bemerkung, daß diese Ertragsverminderung auf das Versagen nur eines Teiles der Pflanzen zurückzuführen ist, darf aber doch wohl auf eine Spaltung in bessere und schlechtere Genotypen geschlossen werden und damit wäre die Möglichkeit einer erfolgreichen Selektion gegeben.

Für die praktische Pflanzenzüchtung ist die theoretische Seite des Heterosisproblems insofern von Bedeutung, als die züchterische Verwertung der durch Bastardierung erreichbaren Leistungssteigerung auf anderem Wege vor sich gehen muß, wenn das Luxurieren eine Folge der Heterozygotie ist oder wenn es auf der besonders günstigen Kombination von spezifischen Leistungsfaktoren beruht. Haben wir die Heterozygotie gewisser Faktoren — sei es durch einen positiven stimulierenden Effekt oder durch das Ausbalancieren recessiver Letalfaktoren — als Ursache einer Heterosiserscheinung anzusehen, so besteht das Zuchtziel nur darin, diese Heterozygotie zu erhalten. Das geschieht natürlich in der vollkommensten Weise, wenn das zum Verkauf bestimmte Saatgut Jahr für Jahr neu aus den Kreuzungen bestimmter Sippen gewonnen wird. Verhältnismäßig einfach kann der Züchter dieser idealen Forderung bei solchen Pflanzen nachkommen, die völlig getrennt geschlechtig sind oder bei denen ♂ und ♀ Blüten auf verschiedenen Regionen der Pflanze verteilt sind. Am leichtesten ist unter den Kulturpflanzen der letzten Kategorie die Arbeit beim Mais. Hier hat man nur nötig, die beiden Inzuchttämme nebeneinander zu pflanzen und den Stamm 1 zu entspitzen, bevor die ♂ Rispe zu blühen beginnt. Den anderen Stamm überläßt man sich selbst und dieser liefert den Pollen sowohl für die eigenen Kolben, wie für die Kolben des anderen, dessen Körner also sämtlich  $F_1$ -Bastarde geben. Auf einem anderen Felde kastriert man in dieser einfachen Weise Stamm 2 und gewinnt Inzuchtsaatgut von Stamm 1 und  $F_1$ -Bastarde von Stamm 2. Aber auch dieses so einfache Kreuzungsverfahren bringt in der Praxis mancherlei Schwierigkeiten mit sich. Einmal sind die Inzuchtsippen an sich sehr ertragsarm, so daß schon dadurch die Erntemenge von Bastardkorn sehr gering werden muß und zweitens können kleine Verschiebungen in der

Blütreife der beiden Inzuchttämme zu einer weiteren Ernteverminderung führen. Da ein Vermehrungsanbau vor dem Verkauf nicht in Frage kommt, griff die amerikanische Pflanzenzüchtung zu verschiedenen Behelfen. Der erste Ausweg war die Methode der doppelten Kreuzung, zu der vier Inzuchttämme, die alle nach Kreuzung untereinander die Heterosisleistung geben, notwendig sind. Aus den Inzuchtlinsien A und B sowie C und D wird dann  $F_1$ -Korn in der beschriebenen Weise gewonnen. Dieses Korn gelangt nun aber nicht zum Verkauf, sondern wird nochmals angebaut in der Weise, daß der  $F_1$ -Bastard  $A \times B$  neben dem kastrierten  $C \times D$  abblüht. Von diesen Pflanzen werden die höchstmöglichen Ernten an Körnern, die als Doppelbastarde bezeichnet werden können, erzielt. Dieses Produkt kommt zum Verkauf und steht den direkten Bastardierungsnachkommen an Leistung nicht nach. Der gute Ertrag an verkaufsfähigem Bastardkorn muß aber immerhin durch einen Mehraufwand an Arbeit und gewisse Nachteile der Zuchtsorte erkauft werden. Die vier Inzuchtlinsien und ihre Bastarde müssen ja an vier verschiedenen Stellen isoliert angebaut werden und an einer fünften die Bastarde mit den Bastarden gekreuzt werden. Das Produkt der doppelten Kreuzung hat ferner an Homogenität gegenüber den Bastarden aus reinen Linien erheblich verloren und zeigt Unterschiede in der Pflanzenhöhe, der Reife, Kolbengröße und Form usw. Die Menge des Saatgutes bleibt trotz einer guten Ernte relativ beschränkt, zumal die Körner von den nicht kastrierten Bastardpflanzen nicht als Saatgut verwertet werden können, da sie ja, aus selbststeten  $F_1$ -Pflanzen hervorgegangen, eine Leistungsdepression zeigen würden. Eine Arbeitsvereinfachung bezweckt ein drittes Verfahren, bei dem die  $F_1$ -Körner aus den Kreuzungen  $A \times B$  und  $C \times D$  und  $E \times F$  usw. einfach in Mischung angebaut werden. Wir erhalten also auf dem Felde ein Gemenge von  $F_2$ -Populationen, die auch bei freiem Abblühen in der Hauptsache Doppelbastardkörner ergeben. Die Einheitlichkeit der zum Verkauf kommenden Zuchtware leidet aber bei dieser Methode noch mehr.

Bei anderen Pflanzen sind die für die wirkliche Heterozygotiezüchtung zu überwindenden Schwierigkeiten noch größer, ausgenommen bei getrennt geschlechtigen oder ganz selbststerilen Pflanzen. Bei diesen ist aber wieder die Gewinnung brauchbarer Inzuchtlinsien erschwert; außerdem kommen unter den wichtigen Kulturpflanzen nur sehr wenige Arten vor, bei denen Selbstbefruchtung wirklich ausge-

schlossen ist, der getrennt geschlechtige Hanf und der Spinat gehören zu ihnen. Bei Pflanzen, die mehr oder weniger selbstfertil sind, sind der Gewinnung von Kreuzungssaatgut meistens sehr enge Grenzen gesetzt, da hier vor dem Bestäuben ein Kastrieren, das bei allen in Frage kommenden Gewächsen sehr viel weniger einfach ist als beim Mais, oder das Isolieren einzelner Pflanzen oder Blüten notwendig ist. Relativ leicht durchführbar wäre die Heterosisausnutzung bei Treibhauskulturen von Gurken, bei denen oft ohnehin eine künstliche Bestäubung vorgenommen wird. Im großen ganzen bleibt aber die Erzeugung von Bastardsaatgut auf relativ kleine Mengen beschränkt, wodurch die Produktion wesentlich verteuerzt wird. Aus diesem Grunde kann auch die Ausnutzung einer leistungssteigernden Heterozygotie in der deutschen Pflanzenzüchtung kaum einmal eine wichtige Rolle spielen.

Ganz anders liegen aber die Verhältnisse, wenn das beobachtete Luxurieren der Bastarde auf der Kombination von den Ertrag bestimmende Ergänzungsfaktoren oder der Anhäufung von Leistungsfaktoren bedingt wird. Allerdings sollte man in solchen Fällen eigentlich nicht von Heterosis sprechen, sondern diese Bezeichnung den Fällen vorbehalten, wo die Heterozygotie eine wesentliche Rolle bei der Leistungssteigerung spielt. Die Ertragsdepressionen in den durch Inzucht erhaltenen Folgegenerationen lassen sich in den Fällen, wo das Luxurieren der ersten Bastardgeneration durch neu zusammengebrachte dominierende Ertragsfaktoren bedingt wird, wegziehen. Bei zahlreichen Faktoren und der leichten Modifizierarbeit der Ertragseigenschaften wird hier eine einfache fortgesetzte Auslese mitunter nicht zu dem Erfolg führen, daß homozygotische Stämme von der vollen  $F_1$ -Leistung erreicht werden. Hier könnte aber eine wiederholte Rückkreuzung im Wechsel mit wiederholter Selektion dazu helfen, daß die  $F_1$ -Leistung nicht nur erreicht, sondern vielleicht noch übertroffen wird. Bei typischen Selbstbestäubern (Tomate) halte ich die Schaffung von homozygotisch luxurierenden Stämmen stets für aussichtsvoll. Bei Bohnen beschreibt MALINOWSKI eine auffallende „Heterosiserscheinung“, bei der die Spaltung bereits in der  $F_2$  nachgewiesen werden konnte und bei der schon in  $F_3$  bestimmte Genotypen von über  $F_1$ -Leistung isoliert werden konnten. Bei Pflanzen, die unter normalen Verhältnissen Fremdbestäuber sind, ist die Möglichkeit gegeben, daß Sterilitätsfaktoren im Spiele sind, die homozygotisch eine Herabsetzung aller Lebensfunktionen evtl. bis zur

Lebensunfähigkeit bedingen. Hier ist dann ein Versuch zur Schaffung konstant leistungsfähiger Zuchtsorten aussichtslos. Aus diesem Grunde wird bei normal fremdbestäubenden Arten auch der Erfolg wohl viel seltener zu erreichen sein, als bei den typischen Selbstbefruchttern, wenn es auch durchaus nicht ausgeschlossen ist, daß auch bei Fremdbestäubern das Luxurieren auf einer besonders günstigen Faktorenkombination beruht, die dann natürlich auch homozygotisch zu erhalten ist. Wissen wir von vornherein in einem gegebenen Falle, welches die Ursache der „Heterosis“ ist, so können wir auch beurteilen, ob eine Züchtung auf Konstanz in der Leistung Erfolg verspricht und evtl. viel unnötige Mühe sparen. Insofern haben also auch die theoretischen Studien über das Heterosisproblem für die Praxis ihre volle Bedeutung.

#### Literaturhinweise.

BAUR: Untersuchungen über die Erblichkeitsverhältnisse einer nur in Bastardform lebensfähigen Sippe von *Antirrhinum majus*. Ber. dtsch. bot. Ges. 25 (1907).

CORRENS: Selbststerilität und Individualstoffe. Festschr. zur 84. Vers. dtsch. Naturf. u. Ärzte in Münster i. W., 1911.

Ders.: Zur Kenntnis einfacher mendelnder Bastarde (*Urtica urens peraurea*). Sitzungsber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wissenschafts., Bd 11, 1918.

EAST u. HAYES: Heterozygosis in evolution and in plant breeding (dort weitere, besonders ältere Literatur). U. S. D. of Agriculture and Plant Industry. Bull. 243 (1912).

EAST u. JONES: Inbreeding and outbreeding. Philadelphia 1919.

EAST: The physiologie of self sterility in plants. J. gen. Physiol. 8 (1926).

JONES-MANGELSDORF: The improvement of naturally cross pollinated plants by selektion in self fertilized lines. Conn. Agr. Exp. St. Bull. 266 (1925).

Ders.: Crossed corn. Conn. Agr. Exp. Stat. Bull. 273 (1926).

KAPPERT: Erblichkeitsuntersuchungen an weißblühenden Leinsuppen. Ber. dtsch. bot. Ges. 42 (1924).

MALINOWSKI: A peculiar case of heterosis in *Phaseolus vulgaris*. Verh. des V. intern. Kongr. f. Vererbungsw. Berlin (1927).

RICHEY: The convergent improvement of selfed lines of corn. Amer. Naturalist 61 (1927).

SHULL: Über die Heterozygotie mit Rücksicht auf den praktischen Züchtungserfolg. Beiträge zur Pflanzenzucht. H. V.

TAKEZAKI: Inheritance of ear length and awn length in barley. Verh. des V. intern. Kongr. für Vererbungswiss. Berlin (1927).