

schiedener Anbaustellen sind nur nach genauer Registrierung und Gegenüberstellung der Temperaturgestaltung während der Anzucht und Kultur möglich.

Da die erblich bedingte Morphologie der Kohlrabipflanze, insbesondere der Knolle, durch die Temperaturgestaltung einer gewissen Variabilität unterliegt, so erscheint die Prüfung von Treibsorten im Warmblock bei einer Mindesttemperatur von 16—18° C unerlässlich. Die Prüfung von Freilandsorten auf ihre morphologischen Eigenschaften wird dagegen zweckmäßig in die Sommermonate verlegt, um der Beeinflussung durch Kältebehandlung zu entgehen.

L iteratur.

1. BECKER-DILLINGEN, J.: Handbuch des gesamten Gemüsebaues, 4. Aufl. 1943. — 2. BOSHART, K.: Prakt.

- Blätter f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz 1926/27, S. 120. — 3. CLAUS, G.: Zentralbl. f. Zuckerindustrie 42, 1934. Ref. Deutsche landw. Rundschau 11, 1934. — 4. FISCHER, K.: Blumen- u. Pflanzenbau 46, 18—19, S. 106. — 5. GASSNER, G.: Zeitschr. f. Botanik 10, 1918. — 6. KOPETZ, J. M.: Der Züchter 14, H. 6, 136. — 7. KRÜGER, W., WIMMER, G. u. LÜDECKE, H.: Die Ernährung der Pflanze 34, 1938, H. 1, S. 11. — 8. MILLER, J. C.: Cornell Univ. Agr. Exp. Stat. Ithaca, New York, Bull. 488, 1—46, 1929. Ref. Deutsche landw. Rundschau 5, 1930, S. 409. — 9. BÖTTNER, J.: Neuzeitlicher Gemüsebau unter Glas, S. 181. — 10. ROBERTS, R. H. and STRUCKMEYER, B. G.: (Wisconsin Agricult. Exp. Stat. Madison) J. agricult. Res. 59, 1939. Ref. Die Gartenbauwissenschaft 15, H. 3, 1940. — 11. RÖSSGER, W.: Die Gartenbauwissenschaft 18, H. 1, 1943. — 12. SCHWARZ-RISSTISSEN, A.: Der Blumen- u. Pflanzenbau 47, 1, 1943. — 13. THOMPSON, H. C.: Cornell Univ., Agr. Exp. Stat., Ithaca, New York, Bull. 480, 1929. — 14. VOSS, J.: Angew. Botanik 18, 4—5, 1936.

(Aus dem Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung der Universität Berlin.)

Die Wirkung einer Bestäubungsbeschränkung beim Roggen und ihre Erklärung.

Von URСULA KRÜGER.

Während die Wirkung erzwungener Selbstbefruchtung bei allogamen Pflanzen schon früh die Aufmerksamkeit sowohl der Züchtung wie der Genetik auf sich zog, wurde die Frage zunächst außer acht gelassen, wie weit auch schon die Aufhebung der Panmixie, wie sie mit den meisten züchterischen Methoden verknüpft ist, nachteilige Wirkungen zur Folge hat. Die Mitteilung der Ergebnisse von Versuchen einer Roggenzüchtung mit Hilfe der Kreuzung von Inzuchtlinien, von Paarkreuzungen und der Isolation von Elitelinien, die sämtlich zu Depressionen geführt hatten, bedeutete daher eine gewisse Überraschung. Die von den bisher bekannt gewordenen Inzuchtwirkungen anscheinend völlig verschiedenen Ertragsdepressionen, die auf jede dieser Methoden folgten, versuchte HERIBERT NILSSON mit Hilfe einer plasmatischen Inzuchtheorie zu erklären. Mit dieser Erklärung wurden die Inzuchtwirkungen beim Roggen völlig aus dem Rahmen der bisherigen Theorien der Inzucht, wie sie namentlich auf Grund der Versuche mit Mais aufgestellt worden waren, herausgelöst. Es müßte daher der Mühe verlohnend, durch besondere Untersuchungen nochmals die Frage zu studieren, ob die von HERIBERT NILSSON beobachteten Depressionen bei Anwendung von Methoden, die eine Einschränkung der Panmixie bedingen, tatsächlich außerhalb der bisher bekannten Inzuchterscheinungen stehen. Über die Ergebnisse dieser Versuche, die in den Jahren 1943—1945 am Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung durchgeführt wurden, sei im folgenden berichtet:

Die Versuche HERIBERT NILSSONS hatten ihren Ausgang von ähnlichen Überlegungen genommen, wie sie den Heterosiszüchtungen beim Mais zugrunde liegen. Bei einem durch Inzucht erhaltenen Material wurde versucht, Heterosiserscheinungen durch Kreuzungen zu erhalten. Dabei wurde wohl in vielen Fällen in der I. Bastardgeneration eine gesteigerte Leistung erhalten, aber in den Folgegenerationen, die als Einzelpopulationen vermehrt waren, sank die Leistung stark ab, so daß im Durchschnitt aller sogenannten *I n z u c h t k r e u z u n g e n* (im folgenden IK. bezeichnet) ein

gegenüber der Ausgangspopulation um 23,8% schlechterer Wert erhalten wurde.

Um den Inzuchtgrad herabzusetzen, nahm H. NILSSON nun Kreuzungen zwischen zwei Pflanzen eines Bestandes vor, die er als *P a a r k r e u z u n g e n* bezeichnete (im folgenden PK. bezeichnet). Die Nachkommenschaften wurden wieder als Populationen für sich vermehrt. Bei der Prüfung in der zweiten oder einer späteren Generation lagen alle Nachkommenschaften wiederum unter dem Wert der Ausgangspopulation, im Mittel um etwa 15% niedriger.

Er ging dann dazu über, aus dem freien Bestande *E l i t e p f l a n z e n* auszuwählen, die frei unter der Pollenwolke der Ausgangspopulation abgeblüht waren. Wurden die Nachkommenschaften ebenfalls als getrennte Populationen vermehrt (im folgenden EL. bezeichnet), zeigte sich erstaunlicherweise auch hier wieder eine Depression des Ertrages von der zweiten Generation an. Die erste Generation wurde nicht geprüft. Im Mittel wurde bei den Elitelinien eine Leistungsdepression von 10,3% erhalten, und wieder lagen die Leistungszahlen aller Varianten unter dem Wert der Ausgangspopulation.

Erst bei den Kreuzungen zwischen verschiedenen Elitelinien wurde der Wert der normalen Population wieder restituiert, und zwar verteilten sich dann die Leistungen der einzelnen Kreuzungen zu beiden Seiten um den Mittelwert der Population.

Die eigenen experimentellen Untersuchungen erstreckten sich auf die Methoden der Paarkreuzungen und der Elitelinien beim Roggen. Als Ausgangsmaterial diente eine zufällige Auswahl von 250 Pflanzen Petkuser Winterroggen. Bei der starken Bestockung, die durch weiten Stand und einmaliges Verpflanzen erreicht wurde, konnte jede Pflanze gleichzeitig als frei abblühende Elite und als P. K. Elter verwendet werden. Die Untersuchung erfolgte in zwei Parallelversuchen. Als Standard wurde Restsaatgut vom Ausgangsmaterial benutzt. Schon die erste Generation (G_1) wurde in bezug auf die Leistung der einzelnen Nachkommenschaften eingehend untersucht, und zwar

wurde die Wuchsgröße (Masse) und Färbungsintensität (Chlorophyllgehalt) bonitiert, Halmzahl, Halm-länge, Kornzahl der größten Ähre, Korngewicht und Keimfähigkeit quantitativ bestimmt.

Die erste Generation der Paarkreuzungen ergab dann folgendes Bild:

	Masse 1-5	Chloroph. 1-3	Kornzahl	Korn gewicht	Länge	Halmzahl
Standard . . .	2,69	1,79	62,8	2,723	151,7	6,1
PK.-G ₁	1. P. ¹	2,44	1,69	64,3	2,737	152,3
				64,7	2,873	150,8
	2. P.					7,2

Die durchschnittliche Leistung der PK-Nachkommenschaften entspricht also innerhalb der Zufallsschwankungen derjenigen des Standards, d. h. der Ausgangspopulation.

Auch die Anordnung der Einzelvarianten um dieses Mittel ergab bei Standard wie bei der PK-G₁ eine annähernd normale Verteilung.

Die Vermutung, daß bei dem ausschließlichen Auftreten von ungünstigen Kombinationen in der zweiten Generation bei H. NILSSONS Versuchen auch schon in der G₁ eine größere Anzahl von unter dem Populationsmittel liegenden Varianten gefunden würde, erwies sich als unzutreffend. Hinsichtlich der Halmzahl zeigte sich sogar die größere Zahl der Nachkommenschaften — ca. 60% — als überdurchschnittlich.

In ihrer Beziehung zu den Werten der einzelnen PK-Nachkommenschaften der jeweils benutzten Elternpflanzen zeigen ebenfalls die Leistungen eine Gruppierung, die einer Normalverteilung nahe kommt. Günstiges und ungünstiges Ergebnis gegenüber dem Elternmittel ist etwa gleich häufig.

G ₁ -Ergebnisse: der PK.	schlechter als beide Eltern	unter- durch- schnitt- lich	gleich- wertig	über- durch- schnitt- lich	besser als beide Eltern
Kornzahl	42	18	2	23	27
	35	15	0	22	38
Halmzahl	77	33	2	45	65
	110			110	
1. P.	30	19	0	33	37
	24	22	2	28	45
	54	41	2	61	82
	95		2	143	

Die zweite Generation, die G₂², verhält sich in mancher Beziehung anders. Alle untersuchten Merkmale ergaben im Durchschnitt einen Leistungswert, der unter dem der Ausgangspopulation lag. Leider haben die Leistungsversuche der G₂ durch Kriegsein-

¹ P = Parallelversuch.

² Da ein isoliertes Abblühen so zahlreicher Nachkommenschaften sich nicht hätte ermöglichen lassen, wurden die Individuen jeder G₁-Familie zu möglichst vielen Paaren zusammengefaßt. Die Ergebnisse solcher Einzelpaarungen müssen im Mittel den Ergebnissen der Vermehrung als Population entsprechen.

wirkungen gelitten, sodaß die Variabilität der einzelnen Nachkommenschaften sehr hoch lag. Es war daher nicht ohne weiteres zu entscheiden, ob vereinzelt angetroffene Nachkommenschaften, deren Wert den der Ausgangspopulation überschreitet, tatsächlich eine höhere genotypische Leistung als die Ausgangspopulation haben, oder ob diese nur durch die starke Zufallsschwankung vorgetäuscht wird. Nicht von den Störungen des Versuchs in Mitleidenschaft gezogen wurde die Auswertung der Keimfähigkeit, die als brauchbarer quantitativer Maßstab der „Vitalität“ angesehen werden kann. Hier wurde nun kein einziger Wert gefunden, der den Ausgangswert der Population erreichte, wie es auch H. NILSSON für die Ertragsleistungen in seinen Versuchen angibt.

Keimprozent:

Standard	PK. - G ₂
100	95,7
100	91,7
100	92,3
100	71,4
100	91,8
100	96,3
96	95,4
100	96,4
—	81,8 usw.
M = 99,5%	M = 91,6%

Als Resultat der Paarkreuzungen ergibt sich also eine der Ausgangspopulation entsprechende Durchschnittsleistung der G₁ bei einer Normalverteilung der Einzelwerte. In der G₂ erfolgte nach isoliertem Abblühen der einzelnen PK-Nachkommenschaften ein starkes Absinken des Durchschnittswertes gegenüber der Ausgangspopulation oder der G₁, wobei keine Einzelleistung den Wert der Ausgangspopulation wieder erreichte.

In gleicher Weise wie für Paarkreuzungen wurde auch die Untersuchung der Elitelinien durchgeführt. Das Verhalten der ersten Generation der Elitelinien in bezug auf die Leistungsverteilung ist genau das gleiche wie das der ersten Generation der Paarkreuzungen: die durchschnittliche Leistung der Nachkommenschaften entspricht in allen untersuchten Eigenschaften der der Ausgangspopulation. Nur in bezug auf die Halmzahl ist ein signifikanter, auf eine ungewollte Selektion zurückzuführender Unterschied vorhanden.

G ₁ -Ergebnisse der EL.	Masse 1-5	Chloroph. 1-3	Kornzahl	Korn gewicht	Länge	Halmzahl
Standard . . .	2,69	1,79	62,8	2,723	151,7	6,1
EL.-G ₁	1. P.	2,64	1,7	63,94	2,713	153,3
				63,55	2,799	151,1

Auch die Verteilung um das Populationsmittel zeigt in bezug auf Korn- und Halmzahl dasselbe annähernd normale Verhalten, wie in den PK.-Nachkommenschaften:

G_1 -Nachkommenschaften gegenüber dem Popul.-Mittel	unterwertig	überwertig
Kornzahl 1. P.	44	61
2. P.	45	59
Halmzahl 1. P.	47	62
2. P.	48	62
Summe	184	244

Die zweite Generation der Elitelinien zeigte wieder die durch Kriegseinwirkungen hervorgerufene starke Variabilität. Wie bei den Paarkreuzungen lag die Durchschnittsleistung unter der der Ausgangspopulation; nach den Erwartungen H. NILSSONS sollte die Depression der Leistung aber geringer sein als die der Paarkreuzungen. In bezug auf die durch die Keimfähigkeit gemessene Vitalität ist diese Differenz in der Tat vorhanden (Population 99,5%, EL. 94,0%, PK. 91,6%), sie war aber für die übrigen Merkmale nicht festzustellen. Auch bei den Elitelinien wurden übrigens, wie bei den Paarkreuzungen, einzelne Nachkommenschaften gefunden, deren Leistungen in dem einen oder anderen Merkmal den Populationswert erreichten. In bezug auf die Keimfähigkeit sind die Ergebnisse bei den EL. alle niedriger als der durchschnittliche Populationswert, wie die nachstehende Übersicht zeigt:

Keimprozente

nach uneingeschränkter Panmixie (= Standard) und Mixis innerhalb einer Elitenachkommenschaft (G_2).

Standard	EL.- G_2
100	89,5
100	94,8
100	94,6
100	95,8
100	92,6
100	92,9
96	94,0
100	97,0
<hr/>	
M = 99,5 %	M = 94,0 %

Während sich also in der ersten Generation für den Roggen bei verschiedenen Graden der Einschränkung der Panmixie, für Paarkreuzungen und Elitelinien, in keiner Weise irgendwelche Unterschiede ergaben, ist in der zweiten Generation das Verhalten, soweit es nach der Messung der Keimfähigkeit beurteilt werden kann, gegenüber der Normalpopulation stark verschieden. Beide Wege der Einengung führen zu einem Absinken der Leistung. Dabei zeigt die Methode der Paarkreuzungen eine stärker deprimierende Wirkung als die der Elitelinien.

Die Ergebnisse der zweiten Generation gehen also mit denen H. NILSSONS durchaus konform, es fragt sich aber, ob die hier bestätigten Folgen der Bestäubungsbeschränkung wie sie die Züchtung durch PK. und EL. beobachtet, wirklich eine völlig neue Erklärung für die schädigende Wirkung der Bestäubungsbeschränkung beim Roggen notwendig machen. Dazu muß zunächst geprüft werden, ob die Erklärung der Ergebnisse nicht auch auf wohlbekannten Wegen durchaus möglich ist. Diese Untersuchungen lassen sich nun gut mit Hilfe von Modellversuchen durchführen.

Modellversuche für IK., PK. und EL.

Die Hypothesen, die bisher zur Erklärung der Heterosis und Inzuchtwirkungen aufgestellt sind, gehen entweder von der Annahme einer Heterozygotiewirkung aus oder sie erklären die Inzuchtwirkungen faktoriell.

SHULL stellte beim Mais Beziehungen zwischen dem erreichten Homozygotiegrad einer Pflanze und der Leistungsverminderung fest. Er kam daher zu der Auffassung, daß der heterozygote Zustand eines Allelpaars eine größere Reaktionsfähigkeit jedes Zellindividuums und damit eine Stimulierung des gesamten Lebensprozesses hervorruft. Diese Erklärung erscheint aber durch das bisher vorliegende Tatsachenmaterial zu wenig begründet, sodaß sie bei den Modellversuchen, von denen hier berichtet werden soll, unberücksichtigt blieb. Dem für Inzuchtdepressionen charakteristischen Verlauf des Abfalles der durchschnittlichen Leistung von Generation zu Generation läßt sich außer durch die Heterozygotieabnahme bei Inzucht auch durch die Annahme unabhängig mendelnder dominanter Faktoren oder auf der Grundlage einer Koppelungshypothese von dominanten Leistungs- mit rezessiven Hemmungsgenen erklären (Jones). Der von KEEBLE und PELEW beschriebene Fall bei Pisum bildet ein Beispiel für das Verhalten der Leistungsabnahme bei einem Selbstbefruchter, das ganz zweifellos die Folge der Aufspaltung dominanter unabhängiger Leistungsgene ist. Auch durch komplimentär wirkende Gene und ihre Spaltung wäre eine Bastardwüchsigkeit und eine Abnahme der durchschnittlichen Leistungen in den Folgegenerationen zu erklären. Schon die ersten Berechnungen des entsprechenden Modells ergaben aber eine so starke Divergenz zu den Roggenergebnissen, daß von einer weiteren Durchführung des Vergleiches der Konsequenzen aus der Annahme von Komplementärgenen mit den Versuchsresultaten abgesehen wurde. Die Modellversuche wurden also durchgeführt einmal unter der Annahme unabhängiger dominanter Gene und sodann auf der Grundlage der Koppelungshypothese von JONES.

Als Modell für die Ausgangspopulation wurde eine F_2 -Spaltungsgeneration angenommen. Die Modellversuche wurden für eine steigende Anzahl von unabhängigen Faktoren resp. Koppelungsgruppen (1—3) durchgeführt, um aus dem Verlauf der Ergebnisse auf das Verhalten bei einer größeren Zahl von Faktoren schließen zu können. Die für den Roggen in Frage kommende höchste Zahl unabhängiger mendelnder Faktoren wäre 7, entsprechend der haploiden Chromosomenanzahl.

Bei den Modellversuchen unter Annahme unabhängiger dominanter Leistungsfaktoren wurde von einer monohybriden Spaltungspopulation in bezug auf das Leistungsgen A bzw. a ausgegangen. Wird die Leistung jedes dominanten Typs gleich 1, jedes rezessiven Typs gleich 0 gesetzt, so ergibt sich als Durchschnittswert der aus den Genotypen $1\text{AA} + 2\text{Aa} + 1\text{aa}$ bestehenden Ausgangspopulation die durchschnittliche Leistungszahl $1 \times 1 + 2 \times 1 + 1 \times 0 = 3 : 4 = 0,75$. Für den Fall einer polyfaktoriell bedingten Leistung wird eine gleichartige additive Wirkung der Gene angenommen, z. B. $\text{AABb} = 2$, $\text{aabb} = 0$ gesetzt. Die Berechnung des durchschnitt-

lichen Wertes der dihybriden Population hätte dann das folgende Ergebnis:

$$\begin{aligned}
 9 \text{ A.B. je } 2\text{-wertig} &= 18 \\
 3 \text{ aaB. je } 1\text{-wertig} &= 3 \\
 3 \text{ A.bb je } 1\text{-wertig} &= 3 \\
 1 \text{ aabb je } 0\text{-wertig} &= 0 \\
 M = 24 : 16 & \\
 &= 1,5
 \end{aligned}$$

Die Annahme einer einfachen Addition der Faktorenwirkung entspricht nun zwar nicht ganz den experimentellen Erfahrungen bei der Vererbung quantitativer Merkmale, es handelt sich in den meisten untersuchten Fällen um eine multiplikative Erhöhung der Leistung beim Zusammenwirken mehrerer Faktoren. Das Modell entspricht aber auch mit dieser Vereinfachung der wichtigsten Voraussetzung für die zu prüfende Hypothese, nämlich der Forderung, daß nur beim Vorhandensein aller beteiligten Faktoren im dominanten Zustand der höchstmögliche Wert erreicht wird, während er bei Fehlen eines einzigen bereits absinkt.

Das Studium der Wirkung von Kreuzungen vorher durch Inzucht gewonnener Linien führt im Modellversuch zu dem Schluß, daß in der ersten Generation im Mittel aller möglichen IK. die gleiche Leistung wie bei der Ausgangspopulation zu erwarten ist. Die Zahl der beteiligten Faktoren ist dabei ohne Bedeutung. Der Gang einer solchen Untersuchung sei für den Fall einer monofaktoriell bedingten Leistung näher erläutert. Ein durch Inzucht, etwa durch Geschwisterbestäubung aus der normalen Spaltungspopulation erhaltenes Material wird nach einer gewissen Zeit praktisch nur aus Homozygoten bestehen. Wird dabei in Erwartung eines von der Leistung der Inzuchtstämme unabhängigen Heterosiseffektes auf eine Selektion zwischen den Homozygoten verzichtet, so wird es bei den Kreuzungen ebenso häufig zu einer Paarung zwischen zwei AA wie einem AA und einem aa-Individuum kommen. Die erste Kombination gibt eine AA, die zweite eine Aa-Pflanze. Aus aa mit AA wird ebenso eine Aa, aus aa × aa wieder ein aa Genotyp erhalten, entsprechend dem folgenden Schema:

Eltern	G_1	G_2
AA × AA	AA	AA
Leistung	1	1
AA × aa	Aa	$\overbrace{1 \text{ AA} + 2 \text{ Aa} + 1 \text{ aa}}$
Leistung	1	0,75
aa × AA	Aa	$\overbrace{1 \text{ AA} + 2 \text{ Aa} + 1 \text{ aa}}$
Leistung	1	0,75
aa × aa	aa	aa
Leistung	0	0
$G_1 \varnothing = 0,75$		
$G_2 \varnothing = 0,625$		
$= 83,3\% G_1$		

In drei Fällen wird also die Leistung der G_1 -Individuen den Wert 1 erreichen, einmal den Wert 0, der Durchschnittswert der G_1 wird 0,75 sein. Läßt man die aus jeder einzelnen Kombination erhaltenen Nachkommenschaften von den anderen isoliert unter sich abblühen, so entsteht eine konstante AA zwei aus 1 AA : 2 Aa : 1 aa Genotypen zusammengesetzte und eine aa Nachkommenschaft, die einen Gesamtdurchschnittswert von 0,625 ergeben.

In ganz entsprechender Weise wurden die Verhältnisse bei einer bi- und trifaktoriell bedingten Leistung abgeleitet und folgende Resultate erhalten:

Der Durchschnittswert aller G_1 -Familien bei bifaktoriellem Erbgang beträgt 1,5, der bei isoliertem Abblühen der einzelnen G_1 -Familien in der G_2 auf einen Durchschnitt von 1,25 = 83,3% der F_1 -Leistung absinkt. Die Verteilung der Einzelwerte um das Mittel ist dabei nicht symmetrisch-binomial und mit weiter steigender Faktorenzahl sinkt die relative Häufigkeit der das Populationsmittel überragenden Ergebnisse.

Zahl der beteiligten Faktoren	% - Zahl der gegenüber dem Pop.-Mittel unter- gleich- über- wertigen Nachkommenschaften		
	unter-	gleich-	über-
1	25,0	—	75,0
2	43,75	—	56,25
3	57,8	—	42,2

Zahl der beteiligten Faktoren	Nachkommenschaftsleistung	
	zwischen beiden Eltern	besser als beide Eltern
1	100,—	—
2	87,5	12,5
3	71,85	28,15

Unter unifaktoriellen Bedingungen der Leistung wird das Populationsmittel 0,75 in 3 von 4 Fällen, unter bifaktoriellen das Mittel 1,5 in 9 von 16 Fällen in der F_1 übertroffen, unter trifaktoriellen aber nur in 27 von 64. Ein Leistungsabfall unter den Durchschnittswert der Eltern tritt nie ein, die Häufigkeit einer Steigerung der F_1 -Leistung über den Wert der Eltern hinaus wird mit zunehmender Faktorenzahl größer, und zwar sowohl über den elterlichen Durchschnitt, wie über die Leistung beider (Heterosis).

Unter der Voraussetzung unabhängiger dominanter Faktoren ergibt sich also aus den Modellversuchen für die Kreuzung von Inzuchlinien:

1. ein dem Populationsmittel entsprechender Durchschnittswert der G_1 ,
2. ein Absinken der G_2 -Leistung auf 83,3% der G_1 , und zwar unabhängig von der Faktorenzahl,
3. eine Zunahme der Zahl der Kombinationen mit unterdurchschnittlichen Ergebnissen mit steigender Faktorenzahl und eine Abnahme der überdurchschnittlichen,
4. eine Zunahme der Heterosisfälle mit Zunahme der Leistungsfaktoren.

Die den Parkkreuzungen oder der „Pärchenzüchtung“ entsprechende paarweise Kombination aller Genotypen einer Spaltungspopulation führt im Modellversuch zu Ergebnissen, die von denen der IK. im einzelnen abweichen.

Aus den Genotypen der Ausgangspopulation sind 6 verschiedene Kombinationen möglich, die nach Art und Zahl dem nachstehenden Schema zu entnehmen sind:

Ausgangspopulation: 1 AA : 2 Aa : 1 aa
Kombinationsmöglichkeiten:

δ	1 AA	2 Aa	1 aa
♀ 1 AA	1	2^*	1
2 Aa	2^*	4	$2!$
1 aa	1	$2!$	1

Die Ableitung der genotypischen Zusammensetzung und die Berechnung der durchschnittlichen Leistung zeigt zunächst eine Übereinstimmung zwischen der G_1 der PK. und der IK. Das Mittel aus den G_1 -Leistungen ist gleich dem der Ausgangspopulation, unabhängig von der Zahl der beteiligten Faktoren.

Eltern	G_1	G_2	Häufigkeit
AA × AA Leistung	AA 1	AA 1	1 mal
AA × Aa Leistung	1 AA : 1 Aa 1	9 AA : 6 Aa : 1 aa 0,9375	4 mal
AA × aa Leistung	Aa 1	1 AA : 2 Aa : 1 aa 0,75	2 mal
Aa × Aa Leistung	1 AA : 2 Aa : 1 aa 0,75	1 AA : 2 Aa : 1 aa 0,75	4 mal
Aa × aa Leistung	1 Aa + 1 aa 0,5	1 AA : 6 Aa : 9 aa 0,4375	2 mal
aa × aa Leistung	aa 0	aa 0	1 mal

Die Zahl der Einzelergebnisse, die unter dem Mittel der Population bleiben, nimmt mit der Zahl der Faktoren zu, doch ist die Häufigkeit der ungünstigen Typen niedriger als bei der Methode der IK. Das Verhältnis der Leistungen der einzelnen PK.-Nachkommenschaften zu den Leistungen der jeweiligen Eltern ist ebenfalls nicht unabhängig von der Faktorenzahl. Der Häufigkeitsunterschied der über- und unterwertigen Kombinationen nimmt mit steigender Faktorenzahl ab, so daß bei 7 unabhängigen Genen, wie sie beim Roggen noch vorkommen können, ein Gleichgewicht wohl annähernd erreicht sein dürfte.

Zahl der beteiligten Faktoren	%-Zahl der gegenüber beiden Eltern unter- gleich- über- wertigen Kombinationen	Differenz
1	25	75
2	18,75	77,35
3	21,45	70,35

Leistungssteigerung über beide elterlichen Leistungen hinaus tritt bei plurifaktoriellen Verhältnissen nach PK. nur etwa $\frac{1}{3}$ so häufig auf wie nach IK. Die Zahl der Depressionsfälle ist dafür höher. In der G_2 der PK. ergab sich, wie für IK., unabhängig von der Zahl der beteiligten Faktoren, im Mittel ein Absinken der Leistung unter diejenige der Population, und zwar auf etwa 90,0%, jedoch schwankt die Stärke der G_2 -Depression bei verschiedener Zahl der Faktoren.

Zahl der beteiligten Faktoren	Wert der Population	Wert der G_2	G_2 in % des Popul.-Wertes
1	0,75	0,688	91,7
2	1,5	1,328	88,5
3	2,25	2,046	91,0

Zahl der beteiligten Faktoren	gegenüber dem Populationsmittel unter- gleich- über- wertige PK.-Nachkommenschaften
1	31,25
2	68,4
3	60,2

Die Zahl der in G_2 unter dem Populationsmittel liegenden PK.-Nachkommenschaften nimmt mit steigender Faktorenzahl zu, jedoch dürfte für Roggen der Prozentsatz der ungünstigen Typen nicht höher als 70% liegen. Züchterisch günstige Typen könnten also durchaus gefunden werden. Gegenüber der G_1 müßte aber beim Roggen nahezu jede PK.-Nachkommenschaft in der G_2 ein Absinken der Leistung bringen.

Im Modellversuch geben also die paarweisen Kombinationen sämtlicher Genotypen folgende Resultate:

1. Wie bei IK. entspricht die durchschnittliche Leistung der G_1 der der Ausgangspopulation;
2. das Absinken der Leistung in der G_2 ist geringer als bei IK. und nicht unabhängig von der Faktorenzahl;
3. die Häufigkeit der Kombinationen mit Heterosiswirkung in G_1 ist seltener als bei IK., dafür kommt es aber ziemlich oft zu Depressionen, die bei IK. fehlen.

Geht man, wie H. NILSSON bei seinen Zuchtversuchen mit „Elitelinie“ (EL.), auch im Modell von der Geschwisterinzucht zur Populationsvermehrung von Halbgeschwistern über, so ergibt sich als Durchschnitt aller EL. (der Nachkommenschaften aller frei abgeblühten Pflanzen der Population), wieder der Wert der Population. Jede Einzelpflanze der Ausgangspopulation 1 AA : 2 Aa : 1 aa ist der Bestäubung durch ein Pollengemisch ausgesetzt, das A und a-Keimzellen im Verhältnis 1 : 1 enthält. Es ergibt sich dann die Berechnung:

Ausgangspopulation: 1 AA + 2 Aa + 1 aa

Pollen: 1 A : 1 a

Eltern	G_1	G_2	Häufigkeit
AA Leistung	AA 1	AA 1	1 mal
Aa Leistung	1 AA : 2 Aa : 1 aa 0,75	1 AA : 2 Aa : 1 aa 0,75	2 mal
aa Leistung	aa 0	aa 0	1 mal

Ausg. Pop. $\emptyset = 0,75$

$G_1 \emptyset = 0,75$

$G_2 \emptyset = 0,719$

= 95,8% der G_1

Bei der Verteilung der Einzelwerte liegt eine ausgesprochene Normal-Verteilung vor:

Zahl der beteiligten Faktoren	gegenüber dem Populationsmittel unter- gleich- über- wertige Nachkommenschaften
1	25,0
2	31,25
3	34,375

Die G_2 bringt auch hier im Durchschnitt wieder ein Absinken der Leistung der EL. unter den Wert der Population und zwar, wieder unabhängig von der Zahl der beteiligten Faktoren, auf 95,8%.

Zahl der beteiligten Faktoren	G_1 in % vom Populationswert
1	95,8
2	95,8
3	95,8

Die Verteilung der Einzelkomponenten um das Mittel zeigt, wie bei IK. und PK. in der G_2 ein Ansteigen des Prozentsatzes der unterwertigen Kombinationen mit steigender Zahl der beteiligten Faktoren auf Kosten der gleichwertigen. Auch die überwertigen nehmen, wenn auch langsamer als die unterwertigen, zu.

Zahl der beteiligten Faktoren	gegenüber dem Populationsmittel			Differenz
	unter- wertige	gleich- wertige	über- wertige Nachkommenschaften	
1	25,0	50,0	25,0	—
2	43,75	25,0	31,25	12,5
3	53,2	12,5	34,3	18,9

Nach den Ableitungen am Modell ergibt die Auswahl von frei im Bestande abgeblühten Eliten und das isolierte Abblühen der aus Halbgeschwistern bestehenden Nachkommenschaften:

1. in der G_1 eine mit dem Populationsmittel übereinstimmende Durchschnittsleistung, die in der G_2 gegenüber IK. und PK. die geringste, von der Faktorenzahl unabhängige Depression zeigt,

2. eine gleiche Häufigkeit von unter und über dem Populationsmittel liegenden Leistungen in der G_1 ,

3. eine erhebliche Anzahl von Heterosisfällen in der G_1 .

Vergleicht man nun die aus dem Modell abgeleiteten Ergebnisse mit den Resultaten des Feldversuchs an Hand der folgenden Übersichtstabelle, so zeigt die mangelnde Übereinstimmung zwischen Beobachtung und Erwartung, daß die im Gefolge der angewandten Methoden beobachteten Leistungsdepressionen nicht auf die Wirkung selbständiger, dominanter Faktoren zurückgeführt werden können. Die Versuche am Modell waren daher auch noch unter der Voraussetzung zu prüfen, daß die Leistung durch ein System von dominanten Faktoren bedingt wird, die mit rezessiven, die Leistung drückenden Genen gekoppelt sind.

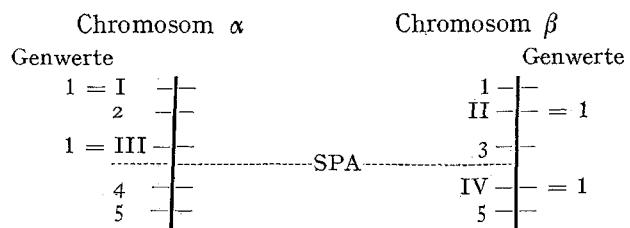
Übersicht über die zu erwartenden und gefundenen Ergebnisse unter der Voraussetzung selbständiger dominanter Leistungsfaktoren.

	\emptyset Leistung %	gegenüber dem Populationsmittel			
		unter- wertige Fälle %	über- wertige Fälle %	Hetero- sis- Fälle %	Depres- sions- Fälle %
I. PK. Ausgangspop.	100	—	—	—	—
G_1 erwartet gefunden	100 100	36,7 40,4	? 59,6	8,2 26,7	21,5 22,1
G_2 erwartet gefunden	ca. 90 92	60,2 100	34,5 —	— —	— —
II. EL.					
G_1 erwartet gefunden	100 100	34,4 —	34,4 —	57,8 —	40,6 —
G_2 erwartet gefunden	95,8 94,5	53,2 100	34,3 —	— —	— —

Gerade beim Roggen hat die Ausdehnung der Untersuchungen auf die Verhältnisse bei einer Abhängigkeit des Ertrages von der Gegenwart gekoppelter positiver und negativer Faktoren ihre besondere Bedeutung. Die Vererbung quantitativer Merkmale, wie sie

doch die Ertragsleistung, Bestockungsfähigkeit usw. darstellen, konnte zwar bisher nur in wenigen Fällen befriedigend aufgeklärt werden, doch hat RASMUSSEN auf Grund mathematischer Erwägungen wahrscheinlich gemacht, daß an der Ausbildung quantitativer Eigenschaften eine größere Anzahl von Genen beteiligt ist. Er gibt Zahlen an von 20 bis zu 200 in den Extremfällen. Bei der haploiden Chromosomenzahl $n = 7$ würde damit die Abhängigkeit so komplexer Merkmale wie der untersuchten von gekoppelten Faktoren sehr wahrscheinlich. Von der Möglichkeit eines Genaustausches wurde bei den folgenden Berechnungen vorerst abgesehen.

Die von EAST und JONES entwickelte Hypothese sei hier noch einmal kurz dargestellt. Nimmt man den einfachsten Fall an, daß die die Leistung bedingenden Gene in einer einzigen Koppelungsgruppe liegen, so kann auf einem Chromosom ein Teil sich im dominanten, ein Teil im rezessiven Zustand befinden.



Römische Zahlen bezeichnen im Schema die dominanten, arabische die rezessiven Gene.

Jedes dominante Gen soll die Leistung 1 bewirken. Die Werte zweier Gene addieren sich einfach, so daß also jedes der dargestellten Chromosomen für sich den Wert 2 hat, das homozygote Individuum mit dem Chromosomenpaar $\alpha\alpha$ hätte also die gleiche Leistung wie das mit dem Chromosomenpaar $\beta\beta$, nämlich 2. Der Bastard mit $\alpha\beta$ dagegen bringt es zu einer Leistung von 4. Damit wird im Modell der Effekt, daß das heterozygote Individuum eine höhere Leistung bringt als jedes der homozygoten erreicht. Die Untersuchung wurde durchgeführt für 1, 2 und 3 in dieser Weise an der Ausbildung des Merkmals beteiligte Chromosomenpaare.

Für die Kreuzung von Inzuchtlinien ergibt sich auch unter diesen Voraussetzungen in der ersten Generation ein Durchschnittswert, der dem Mittel der Ausgangspopulation entspricht, wobei es gleichgültig ist, wieviel Chromosomen an der Ausbildung des Merkmals beteiligt sind.

Die Berechnungsweise ist ganz die gleiche, wie bei der Annahme unabhängig spaltender Faktoren, dem Genotyp AA würde das Chromosomenpaar $\alpha\alpha$, dem Typ aa das $\beta\beta$ Paar zuzuschreiben sein, mit je einer Leistung von 2. Die Heterozygote mit $\alpha\beta$ würde aber stets eine erhöhte Leistung = 4 aufweisen, da jedes Chromosom andere dominierende Leistungsfaktoren enthält.

Zahl der beteiligten Kopp.-Gruppen	Wert der Population	Wert der G_1
1	3	3
2	6	6
3	9	9

Die Verteilung der einzelnen Nachkommenschaftswerte ergibt eine ausgesprochene Normalkurve. Das Verhältnis der Nachkommenschaftswerte zu ihren jeweiligen Elternwerten ist sehr günstig, mit steigender Zahl der beteiligten Koppelungsgruppen steigt die Zahl der Nachkommenschaften, deren Leistung eine

Steigerung gegenüber der Elternleistung zeigt. Bei 7 Koppelungsgruppen dürfte die Zahl nahezu 100% erreichen.

Zahl der Kopp.-Gruppen	gegenüber dem Populations-Wert		
	unter- wertige Nachkommenschaften %	gleich- wertige Nachkommenschaften %	über- wertige Nachkommenschaften %
1	50	—	50
2	25	50	25
3	50	—	50

Zahl der Kopp.-Gruppen	gegenüber dem Wert der Eltern		
	unter- wertige Nachkommenschaften %	gleich- wertige Nachkommenschaften %	über- wertige Nachkommenschaften %
1	—	50	50
2	—	25	75
3	—	12,5	87,5

In der G_2 zeigt der Durchschnitt der IK. ein Absinken der Leistung auf 83,3% unabhängig von der Zahl der beteiligten Koppelungsgruppen. Es findet sich aber kein einziger Wert, der über dem der Ausgangspopulation liegt. Die Zahl der gleichwertigen Nachkommenschaften sinkt rasch ab, so daß bei 7 Chromosomen in der G_2 kaum noch eine die Populationsleistung erreichende Nachkommenschaft gefunden werden dürfte.

Zahl der Kopp.-Gruppen	gegenüber dem Populations-Wert		
	unter- wertige Nachkommenschaften %	gleich- wertige Nachkommenschaften %	über- wertige Nachkommenschaften %
1	50	50	—
2	75	25	—
3	87,5	12,5	—

Gegenüber den Verhältnissen bei freier Spaltung der Ertragsfaktoren würden gekoppelte Leistungsgene nach IK:

1. wesentlich häufiger zu Heterosiseffekten in der G_1 führen, und
2. in G_2 keine überdurchschnittlichen Nachkommenschaften bringen.

Bei der Durchführung der Paarkreuzung wird als Durchschnittswert der G_1 -Nachkommenschaften wieder der Wert der Population erhalten. Der Prozentsatz der unter und über diesem Wert liegenden Varianten steigt mit der Zahl der Koppelungsgruppen und dementsprechend nimmt die Zahl der gleichwertigen ab.

Zahl der Kopp.-Gruppen	gegenüber dem Populations-Wert		
	unter- wertige G_1 -Nachkommenschaften %	gleich- wertige G_1 -Nachkommenschaften %	über- wertige G_1 -Nachkommenschaften %
1	12,5	75,0	12,5
2	20,3	59,4	20,3
3	25,35	49,3	25,35

Die Häufigkeit einer beide Eltern überragenden Leistung — Heterosis — nähert sich der Zahl der Fälle eines Leistungsabfalls mit steigender Zahl der beteiligten Chromosomen.

Zahl der Kopp.-Gruppen	gegenüber beiden Elternwerten		Differenz
	unter- wertige Kombinationen %	über- wertige Kombinationen %	
1	25	12,5	12,5
2	12,5	23,4	10,5
3	23,8	16,6	7,2

Beim Übergang zur zweiten Generation tritt wie bei den IK. ein Absinken der Leistung gegenüber dem Populationswert ein. Der G_2 -Wert ist aber abhängig von der Zahl der beteiligten Koppelungsgruppen. Keine einzige Nachkommenschaft erreicht dabei einen über dem Populationsmittel liegenden Wert, auch die Zahl der gleichwertigen Nachkommenschaften wird bei mehreren mitwirkenden Chromosomen praktisch gleich Null.

Zahl der Kopp.-Gruppen	G_2 in % des Populations-Wertes
1	95,8
2	92,0
3	92,8

Zahl der Kopp.-Gruppen	gegenüber dem Populations-Wert		
	unter- wertige G_2 -Nachkommenschaften %	gleich- wertige G_2 -Nachkommenschaften %	über- wertige G_2 -Nachkommenschaften %
1	12,5	87,5	—
2	85,95	14,05	—
3	97,0	3,0	—

Die Hauptunterschiede, die beim Vorliegen dominanter gekoppelter Leistungsgene bei der Methode der PK. gegenüber PK. bei unabhängig spaltenden Faktoren erhalten werden, sind also:

1. eine wesentlich häufigere Heterosis in der G_1 ,
2. das Fehlen von Nachkommenschaften mit überdurchschnittlichen Leistungen in G_2 .

Für die Methode geringster Inzuchtintensität: der Arbeit mit Elitelinien, ergibt sich unter der Voraussetzung der Kopplung auch wieder in der ersten Generation ein Wert, der völlig dem der Ausgangspopulation entspricht. Als bemerkenswertes Ergebnis des Modellversuches ist festzustellen, daß jede der frei abgeblühten Eliten wieder den Populationsdurchschnitt ergibt. (Eine zweiwertige $\alpha\alpha$ -Pflanze gibt ja bei Bestäubung mit dem Pollen der Population = 1 $\alpha + 1\beta = 50\% \alpha\alpha + 50\% \alpha\beta$ Nachkommen mit einem Durchschnittswert von $(2 + 4) : 2 = 3$. Aus $\alpha\beta$ würde man eine Population von 1 $\alpha\alpha + 2 \alpha\beta + 1 \beta\beta$ erhalten, ihr Durchschnitt wäre $12 : 4 = 3^1$. In der zweiten Generation sinkt die Leistung unabhängig von der Zahl der beteiligten Chromosomen auf 95,8%. Nachkommenschaften, die eine Leistungssteigerung gegenüber der Population zeigen, werden auch hier nicht gefunden. Die Zahl der den Populationswert erreichenden Linien nimmt mit der Zahl der Koppelungsgruppen schnell ab.

¹ Auch eine teilweise Übereinstimmung der Partnerchromosomen in den Leistungsgenen, z. B. $\alpha = A + B =$ zweiwertig, $\beta = B + C =$ zweiwertig würde etwas andere Ergebnisse bringen.

Zahl der Kopp.-Gruppen	gegenüber dem Populations-Wert		
	unter- wertige %	gleich- wertige %	über- wertige %
1	50	50	—
2	75	25	—
3	87,5	12,5	—

Das charakteristische Verhalten der EL. bei Gegenwart gekoppelter Leistungsfaktoren besteht darin, daß

1. jede EL. in der G_1 eine dem Populationswert entsprechende Leistung aufweist, und

2. in G_2 keine Nachkommenschaften mit überdurchschnittlichen Leistungen erhalten werden.

Ein Vergleich der Konsequenzen aus dem Modellversuch mit den Ergebnissen des Experiments läßt eine prinzipielle Übereinstimmung erkennen, wie die nachstehende Übersicht zeigt. Die Unterschiede in den Häufigkeitswerten beruhen sicherlich in den allzu

starken Vereinfachungen, die dem Modell gegenüber den wirklichen Verhältnissen anhaften, z. B. in bezug auf die völlige Dominanz der quantitativ wirkenden Faktoren, die Gleichheit der Leistungsfaktoren untereinander, ihre additive Wirkung, die Vernachlässigung des Austausches usw. Es genügt aber die prinzipielle Übereinstimmung vollkommen, um zu zeigen, daß die Depressionserscheinungen bei Einschränkung der freien Bestäubung beim Roggen sich ganz zwangsläufig der von JONES aufgestellten Hypothese der Inzuchtdepression einfügen.

Das Verhalten des Roggens folgt danach denselben Gesetzen wie dasjenige des Mais, das wohl als allgemein bekannt vorausgesetzt werden darf. Die Theorie H. NILSSONS, daß das Plasma eine entscheidende Rolle bei der Inzuchtwirkung spielt, wäre damit nicht mehr notwendig. Die gegenüber dem Mais andersartige züchterische Behandlung des Roggens hat ihren Grund in der fast völligen Selbststerilität desselben.

Literatur.

1. DEMEREK, M.: Crossover in Maize. Z. f. ind. Abst. u. Vererbungsl. 50 (1929). — 2. EAST, E. M.: Heterosis. Genetics 21 (1936). — 3. JONES, D. F.: The effect of inbreeding and crossbreeding upon development. Proceed. of the Nat. Acad. of Science 4 (1918). — 4. KEEBLE, E. und PELLEW, C.: The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas (*Pisum sativum*). Journ. of Genetics 1 (1910). — 5 KEPPLER, E.: Inzucht-Leistung und Bastardierungseffekt beim Radies (*Rapb. sativus*). Z. f. Pflanzenzücht. 23 (1941). — 6. MÜNTZING, A.: Chromosomenaberrationen bei Pflanzen und ihre genetische Wirkung. Z. f. ind. Abst. u. Vererbungsl. 76 (1939). — 7. HERIBERT NILSSON: Eine Prüfung der Wege und Theorien der Inzucht. Hereditas 23 (1937). — 8. RASMUSSEN, J.: Some inbreeding problems. Besche internation. Botan. Congress, Proceedings 1 (1935). — 9. v. SENGEBUSCH, R.: Pärchenzüchtung unter Ausschaltung von Inzuchtschäden. Forschungsdienst 10 (1940). — 10. SHULL, G. H.: Über die Heterozygotie mit Rücksicht auf den praktischen Züchtungserfolg. Beitr. z. Pflanzenzucht (1922).

	Ø Leistung %	gegenüber d. Pop. Ø unterwertig %	überwertig %	Häufigkeit einer Heterosis %	Depression %
<i>I. PK.</i>					
G_1 erwartet	100	25,4	25,4	ca. 20	ca. 20
gefunden	100	40,4	59,6	26,7	22,1
G_2 erwartet	ca. 93	97	—	—	—
gefunden	92	100	—	—	—
<i>II. EL.</i>					
G_1 erwartet	100	—	—	—	—
gefunden	100	—	—	—	—
G_2 erwartet	95,8	87,5	—	—	—
gefunden	94,5	100	—	—	—

Über eine erbliche Umbildung der Blütenstände bei *Vicia villosa*.

Von M. von SCHELHORN.

Mit 3 Textabbildungen.

1. Beschreibung der aberranten Sippe.

Im Jahre 1940 wurde eine Zottelwickenpflanze aufgefunden, deren sämtliche Blütentrauben durchwachsen waren. Die fragliche Pflanze entstammte einem Zottelwickenzuchstamm des Instituts für Acker- und Pflanzenbau der Technischen Hochschule München, der seit dem Jahre 1936 durch Auslese auf Massenwüchsigkeit in züchterischer Bearbeitung stand. Ausgangsmaterial für den Zuchstamm war ein Triearausputz aus Rumänien.

Die fragliche auffallende Pflanze war in ihrem sonstigen Habitus normal, gesund und kräftig. Sie brachte eine große Zahl von Blütentrauben hervor, und war auch, im Verhältnis zur reduzierten Zahl der Einzelblüten, nicht weniger fruchtbar im Samensatz wie der Durchschnitt der anderen Zottelwickenpflanzen desselben Jahres. Die Einzelblüten waren alle vollkommen normal gebaut. Abweichend war lediglich die Ausbildung der Blütentrauben. An Stelle der bekannten blattachselständigen Blüten-

trauben mit etwa 20—30 Einzelblüten je Traube brachte diese Zottelwickenpflanze Blütentrauben hervor, die wesentlich weniger, durchschnittlich etwa nur 10, Einzelblüten enthielten. Stattdessen trugen alle Blütentrauben dieser Pflanze an ihrer Spitze beblätterte Sprosse bzw. deren Anlagen. Die Größe und Entwicklung dieser Sprosse schwankte bei den einzelnen Blütentrauben der Pflanze etwas. Manche Blütentrauben wiesen zur Zeit der Vollblüte nur kleine Knospen an ihrem apikalen Ende auf. Bei anderen Blütentrauben konnte man zur selben Entwicklungszeit als Abschluß der Traube zwei gut ausgebildete paarig gefiederte Blätter mit mehr oder weniger langen terminalen Ranken beobachten. Diese Blätter und Ranken wuchsen weiter während die Blüten verblühten und die Früchte heranreiften. Abb. 1 zeigt einen solchen durchwachsenen Blütentraubstand der Pflanze von 1940, daneben zum Vergleich einen normalen Zottelwickenblütentraubstand. In Abb. 2 ist ein durchwachsener Fruchtstand derselben Pflanze wiedergegeben. Abb. 1 und 2 entspre-