

HARA hat nachgewiesen, daß das *caudata*-Genom nicht das dritte Genom von *aestivum* ist; nach seinen Untersuchungen (1940) ist das zweite *cylindrica*-Genom karyogramatisch weder das *bicornis*-Genom, das er mit S_b , noch das *squarrosa*-Genom, das er mit F bezeichnet. Nach der oben zitierten Arbeit von 1944 hat er diesen Standpunkt aufgegeben und sieht das *squarrosa*-Genom als das dritte Dinkelgenom D an. Die Herausgeber des J. of Heredity, die über diese Arbeit kurz in dem auf die große Speltaarbeit folgenden Heft referierten, geben nicht an, auf Grund welcher Untersuchungen KIHARA seine Ansicht revidiert hat. Man wird also die karyologische Analyse auf die genetischen Resultate hin nochmals überprüfen müssen, soweit das nicht vielleicht inzwischen von KIHARA bereits geschehen ist.

PATHAK verwendet bei der oben erwähnten Aufstellung seiner in gleicher Richtung laufenden Hypothese unter Berücksichtigung der Karyogramme von SENJANINOVA speziell die Zahl der Satellitenchromosomen, der Chromosomen mit sekundären Einschnürungen und der Nucleolen, in vergleichenden Untersuchungen an *Triticum*, *Aegilops* und *Secale*.

Dabei ist die Zahl der mitotischen Anaphase-Nucleolen als die Summe der Satelliten- und sekundären Einschnürungschromosomen festgestellt. Das Ergebnis spricht für die Ableitung der hexaploiden Weizen mit 4 Satellitenchromosomen, 2 Chromosomen mit sekundären Einschnürungen und 6 Nucleoli aus diploidem *Aegilops* × Emmer.

Ae. squarrosa n = 7 Emmer n = 14
2 Sat. 2 Sat., 2 sek. E.
T. aestivum = 4 Sat., 2 sek. E., 6 Nucleoli.

Nachdem hier auf die Arbeit von KIHARA in dieser Zeitschrift 1940 12 hingewiesen ist, die eine Tabelle für die Genomverteilung in der Gattung *Aegilops*, nach dem Stande der damaligen Untersuchungen enthält, sei eine mir freundlichst von Professor SEARS zur Verfügung gestellte Tabelle von KIHARA aus dem Jahre 1945 über diese Genome wiedergegeben, die gegenüber 1940 eine Reihe wesentlicher Veränderungen bzw. Erweiterungen bringt (Sektionsbezeichnung nach ZHUKOVSKY, bis auf *caudata*, die ZHUKOVSKY zu *Comopyrum* stellt):

<i>Polyeides</i>	<i>Amblyopyrum</i>
<i>Ae. umbellulata</i> L. . . Cu	<i>Ae. mutica</i> Mt
<i>ovata</i> L. Cu Mo	
<i>triavistata</i> Willd. 4x Cu Mt	
<i>triavistata</i> Willd. 6x Cu Mt(?)	<i>Sitopsis</i>
<i>columnaris</i> ZHUK. Cu Mo	<i>Ae. speltoides</i> Tausch S
<i>biuncialis</i> Vis. . . Cu Mb	<i>Aucherii</i> Boiss. . . S
	<i>longissima</i> Schweinf.
<i>variabilis</i> Eig . . . Cu Sv	et Muschl. Sl
<i>Kotschy</i> Boiss. . . Cu Sv	<i>bicornis</i> (Forsk)
<i>triuncialis</i> L. . . Cu C	JAUB. et SPACH . . Sb
<i>Cylindropyrum</i>	<i>Vertebrata</i>
<i>Ae. cylindrica</i> Host . C D	<i>Ae. squarrosa</i> D
<i>caudata</i> L. . . . C	<i>crassa</i> Boiss. 4x . . DJ
	<i>crassa</i> Boiss. 6x . . DJ(?)
<i>Comopyrum</i>	<i>ventricosa</i> Tausch DM ^v
<i>Ae. comosa</i> Sibth. et Sm. M	KIHARA 1945.
<i>Heldreichii</i> Holz. M	
<i>uniavistata</i> Vis. . . Mu	

Literatur.

- 57 Nummern bei SEARS; davon hier nur die für unsere Besprechung wichtigsten (*) angeführt; ferner: 1. AASE, H. C.: The cytology of Cereals. Bot. Review 12 (1946). — 2. AVDULOV, N. P.: Karyo-systematische Untersuchungen an Gramineen. Bull. Appl. Botany Suppl. 44, 259 bis 265 (1931). — 3. EIG, A.: Monographisch-kritische Übersicht der Gattung *Aegilops*. Fedde Repert. Beihefte 59, 228 S. (1929). — 4. KIHARA, H.: Morphologie, Fertilität und Chromosomen in Rückkreuzungsbastarden *Aegilops* (*caudata* × *cylindrica*) × *caudata* ♂. Jap. J. Genetics 13, 61—62 (1937) (nur japanisch). — *5. KIHARA, H.: Genomanalyse von *Triticum* und *Aegilops* VII. Mem. Coll. Agr. Kyoto 41, 61 S. (1937). — 6. KIHARA, H.: Verwandtschaftsverhältnisse der *Aegilops*-Arten im Lichte der Genomanalyse. Züchter 12, 49—62 (1940). — 7. KIHARA, H. u. MATSUMARA, S.: Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops* VIII. Cytologia 11, 493—506 (1941). — 8. KIHARA, H.: Agriculture and Horticulture. Tokyo 19, 889 bis 890 (1944); ref. in J. Heredity 37, Nr. 4 (1946). — 9. NEVSKI, A.: *Agropyrum-Eremopyrum* in: Herbarium Florae Asiae Mediae Fasc. XXII. (1934) u. Acta Inst. Bot. Ac. Sc. URSS ser. I fasc. 2 (1936). — *10. PATHAK, G. N.: Studies in the cytology of cereals. Genetics 39, 437—467 (1940). — 11. PILGER, R.: *Additamenta agrostologica*. Bot. Jahrb. 74, 1—27 (1943). — *12. SEARS, E. R.: Amphidiploids in the Seven-Chromosome *Triticinae*. Missouri Agr. Exp. Sta. Bull. No. 336, 46 S. (1941). — *13. SEARS, E. R.: Chromosome pairing and fertility in hybrids and amphidiploids in the *Triticinae* ibid. No. 337, 19 S. (1941). — 14. SENJANINOVA-KORCZAGINA, M.: Karyo-systematische Untersuchungen an der Gattung *Aegilops*. Bull. Appl. Bot. Ser. 2. No. 1, 1—90 (1932). — 15. ZHUKOVSKY, P. M.: A critical-systematical survey of the species of the genus *Aegilops* L. Bull. Appl. Bot. 18, No. 1, 417—609 1927/28).

(Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung der Universität Halle-Wittenberg.)

Inzucht als genetisches Problem und Methode der Züchtung¹.

Von HERMANN KUCKUCK, Münchenberg.

Mit 2 Textabbildungen.

Die Frage der Methodik in der Züchtung fremdbefruchtender Arten hat in den letzten Jahren eine steigende Beachtung erfahren. Wir müssen uns bei ihrer Züchtung darüber im Klaren sein, daß bei der Anwendung der Individualauslese mit Prüfung der Nachkommenschaft im wesentlichen nur der Erbwert der Mutter durch die Selektion erfaßt wird, während der Erbwert des Vaters eine mehr oder weniger unbekannte Größe ist. Er wird dargestellt durch ein Pollengemisch verschiedener genetischer Konstitution,

¹ Nach einem Vortrag im genetisch-züchterischen Colloquium des Institutes bearbeitet.

so daß nie mit Sicherheit angegeben werden kann, mit welchem Pollen eine zur Weiterzucht bestimmte Einzelpflanze oder bestimmter Stamm bestäubt worden ist. Es sind daher von der züchterischen Praxis in den letzten Jahren in steigendem Maße Methoden entwickelt worden, die eine Regulierung der Fremdbefruchtung zum Ziel haben, derart, daß die Herkunft des Pollens bekannt ist oder daß der Pollen unerwünschter Genotypen von der Befruchtung ausgeschaltet wird. Als wirksames Mittel hierzu dienen einmal die verschiedenen Formen der Isolierung und zwar der räumlichen Isolierung, indem Zuchtstämme

in weiter Entfernung voneinander angebaut werden oder der Trennung durch mechanische Mittel wie Isolierungskästen, Glaskabinen in Gewächshäusern u. a., wodurch Individuen einzelner Stämme nur untereinander befruchtet werden können.

In der Roggenzüchtung hat sich die Methode des überlagerten Saatguts bewährt. Diese besteht darin, daß bei einer Prüfungsserie von Stämmen, die nebeneinander im Zuchtgarten angebaut werden, nur die eine Hälfte des Saatguts zur Aussaat verwendet wird, während die andere Hälfte überlagert wird. Auf Grund des Prüfungsergebnisses wird nun im folgenden Jahr das Reservesaatgut der überdurchschnittlichen Stämme noch einmal ausgesät in weiter Entfernung von anderen Roggenbeständen und hierdurch erreicht, daß sich jetzt nur überdurchschnittliche Stämme untereinander befruchten können, während im Jahr davor mit der Tatsache gerechnet werden mußte, daß überdurchschnittliche Stämme auch von Pollen minderwertiger Stämme befruchtet wurden und daher in ihren Nachkommenschaften wieder mit dem Auftreten unerwünschter Formen gerechnet werden muß.

Das radikalste Mittel zur Regulierung der Fremdbefruchtung ist aber eine künstlich durch die Hand des Züchters erzwungene Selbstbestäubung. — Mit allen diesen genannten Methoden erstreben wir nicht nur eine Ausschaltung genetisch unerwünschten Pollens, sondern auch eine Konstanzzüchtung aller wirtschaftlich wichtigen Eigenschaften einer Kulturart, eine wichtige Voraussetzung für die erfolgreiche Ausbreitung einer Sorte. Konstanz der Eigenschaften bedeutet aber Homozygotie der Gene, und diese erreichen wir am schnellsten über dem Wege der Selbstbefruchtung. Wir können ja bei einem Bastard die Zahl der Generationen berechnen, die bei einer gegebenen Zahl von Genen im heterozygoten Zustand notwendig sind, bis seine Nachkommenschaft praktisch nur noch aus homozygoten Typen besteht.

Bei der Anwendung der erzwungenen Selbstbestäubung, dem stärksten Grad der Inzucht, treten nun häufig bei gewissen Arten sog. Inzuchtschäden auf. Zunächst spalten nach der Selbstung nichtlebensfähige Formen oder solche mit verringerter Lebensfähigkeit ab, wie Zwergformen, chlorophylldefekte oder sterile Typen. Sie beruhen auf dem Homozygotwerden von rezessiven Erbanlagen, die sich bisher als Heterozygote, verdeckt durch ihre dominanten Allele, in der Population befunden haben. Neben diesem Herausspalten defekter Gene findet aber mit der Fortsetzung der Inzucht von Generation zu Generation ein Nachlassen der Wüchsigkeit statt, bis die Stämme ein Inzuchtminimum erreicht haben (5.—8. Generation), auf dem sie stehenbleiben, oder schließlich an mangelnder Lebenskraft ganz eingehen. Kreuzt man nun nicht verwandte Inzuchtstämme, so treten häufig sogenannte luxurierende Bastarde auf, die an Wüchsigkeit und Ertragsleistung die Ausgangspopulationen weit übertreffen können. Die Bastardwüchsigkeit betrifft die Pflanze als Ganzes, keine besonderen Organe, sie ist in ihrer Wirkung ähnlich einer erhöhten Düngergabe. Die Heterosis kann durch Frühreife oder Spätreife gekennzeichnet sein. Die Pflanzen erhalten durch sie vornehmlich einen Impuls in ihrer vegetativen Entwicklung, der seine Stoßkraft später zur Blütezeit wieder verliert. Die reproduktive Phase profitiert nur indirekt, da die vegetative Phase eine Vorbereitung

auf die reproduktive ist, so daß schließlich doch ein Überfluß an Blüten und Früchten entsteht. In den folgenden Generationen verschwindet aber diese als Heterosis bezeichnete Wüchsigkeit allmählich wieder. Nicht jede Wuchssteigerung nach einer Bastardierung bezeichnet man als Heterosis, sondern zum Wesen der Heterosis im engeren Sinne gehört die Erscheinung des Nachlassens der Wüchsigkeit in den späteren Generationen, die scheinbar fehlende Möglichkeit ihrer Fixierung. Ich betone absichtlich „die scheinbar fehlende Möglichkeit“, weil uns diese Frage als offenes Problem in unseren Ausführungen ganz besonders beschäftigen wird.

Auf alle Fälle sind Inzucht und Heterosis ein einziges zusammenhängendes Problem. — Wie sind nun diese Inzucht-Heterosiserscheinungen zu erklären? Eine genaue Kenntnis ihrer ursächlichen Bedingtheit ist die Voraussetzung für die Entwicklung geeigneter Zuchtmethoden bei fremdbefruchtenden Arten.

Ich wies bereits auf das Herausspalten homozygot rezessiver Formen mit völlig fehlender oder verringerter Lebensfähigkeit hin. Diese Art der Inzuchtschäden ist also rein genetisch-mendelistisch bedingt. Es erhebt sich nun weiterhin die Frage, ob auch das allmähliche Nachlassen der Wüchsigkeit eine rein mendelistische Erscheinung, bedingt durch das Zusammenwirken bestimmter Gene, ist oder ob hier andere ursächliche Bedingungen vorliegen. Die Beantwortung dieser Frage ist im Laufe der Entwicklung der Genetik verschieden ausgefallen, sie ist aber wesentlich für die weitere Frage einer Fixierung der Heterosis.

Im Jahre 1912 wurde zuerst von EAST-HAYES-SHULL die sog. Heterozygotie-Hypothese aufgestellt. Diese besagt, daß die Heterozygotie aller Gene als Stimulans wirkt; während mit einer Zunahme der Homozygotie die Wüchsigkeit wieder verloren geht. Da in einem Bastard aus der Kreuzung zweier homozygoter Linien der höchste Grad der Heterozygotie erreicht wird, bei einsetzender Inzucht aber in den Folgegenerationen wieder eine Zunahme der homozygoten Kombinationen auf Kosten der heterozygoten erfolgt, schien diese Hypothese in einfacher, bestechender Weise die Erscheinungen der Inzucht und Heterosis zu erklären. Eine Konstanzzüchtung ist also nach dieser Hypothese nicht möglich. Sie befriedigte aber insofern nicht, als sie die durch praktische Erfahrungen erwiesenen Tatsachen nicht erklären konnte, daß der Grad der erzielten Heterosis nach den bei der Kreuzung verwandten Ausgangsrassen sehr verschieden sein kann. Es muß also nicht nur der Grad der Heterozygotie, sondern auch das Zusammenwirken bestimmter Gene, die auf die Ausgangsrassen verteilt sind, für die Heterosis verantwortlich sein. Diesen Erscheinungen trug die von JONES im Jahre 1917 aufgestellte Hypothese weit mehr Rechnung. JONES macht eine große Zahl von Genen für die Leistungssteigerung verantwortlich, von denen die dominanten Allele eine fördernde, die rezessiven dagegen eine hemmende Wirkung ausüben. In einem Einzelwesen können nun fördernde und hemmende Allele verschiedener Gene vorhanden sein. Da bei der Annahme einer größeren Zahl solcher Gene auch Lagerung im selben Chromosom angenommen werden muß, haben wir mit Koppelungen von fördernden und hemmenden Allelen dieser Gene zu rechnen, wie es am besten aus Abb. 1

hervorgeht. Bei einer Bastardierung verschiedener Rassen kann nun im Bastard die Wirkung der hemmenden Gene durch das Hinzukommen ihrer entsprechend dominanten Allele aufgehoben werden, wie in dem Schema der Abb. 1 dargestellt ist.

Im Bastard trifft nun also eine Vielzahl von dominanten, fördernden Allelen verschiedener Wuchsgene zusammen, die die Heterosis bedingen. Bei einsetzen der Inzucht werden wieder homozygote Kombinationen gebildet, die infolge der bestehenden Koppelung stets wieder eine geringere Anzahl von dominanten Allelen aufweisen müssen und damit zum Nachlassen der Wüchsigkeit führen.

Die JONESSche Hypothese geht also von speziellen Leistungsgenen aus, die untereinander gekoppelt sind. Sie ist weniger eine Dominanzhypothese, wie sie im allgemeinen genannt wird, sondern eine Koppelungs-Hypothese. Der primäre Effekt der Heterosis wird auch hier durch die Heterozygotie hervorgerufen. Eine Fixierung der Heterosis durch Bildung homozygoter Kombinationen dominanter Gene ist nach dieser Hypothese durchaus möglich, nämlich durch Koppelungsbruch. Die Erscheinung des Auftretens einzelner wüchsiger Individuen in Inzucht-Stämmen kann ohne weiteres mit der Annahme von Koppelungsbrüchen und der hieraus hervorgehenden Kombination verschiedenen homozygoten Gene erklärt werden. Ein direkter Beweis für die Koppelungshypothese ist aber nie erbracht worden. Ich komme auf diese Frage des Beweises der Hypothese noch einmal zurück.

In einer Studie aus dem Jahre 1930 hat KAPPERT die Frage einer genaueren Untersuchung unterzogen, wie weit die Inzucht-Heterosis-Erscheinungen nicht auch durch das einfache Zusammenwirken von Ergänzungsgenen oder von unselbständigen Genen oder von Genen, deren Wirkung von der Anwesenheit eines anderen Gens abhängig ist, erklärt werden können. — Aus einer größeren Zahl fingierter Kreuzungs-Beispiele, die von KAPPERT zur Erklärung der Inzucht-Heterosis-Erscheinungen entwickelt werden, möchte ich nur eines zur Darlegung der theoretischen Grundvorstellungen anführen. Bei der Kreuzung von zwei mittelhohen Erbsenrassen, von denen die eine lange und wenige Stengelglieder, die andere aber kurze und zahlreiche Stengelglieder besitzt, entsteht ein doppelt so hoher Bastard, da die Eigenschaften „lange Stengelglieder über kurze“ dominieren und ebenso „zahlreiche Stengelglieder über wenige“. Der Bastard hat also *z a h l r e i c h e l a n g e* Stengelglieder und damit die doppelte Wuchsleistung wie die Eltern. Die genetische Formel für die Eltern wäre demnach AAbb bzw. aaBB, und die für den Bastard AaBb. Bewertet man nun die Leistung der Eltern mit der Zahl 1, so würde der Bastard mit der doppelten Leistung die Wertzahl 2 erhalten. Welche Leistungen weisen nun die verschiedenen F₂-Genotypen auf und wie ist die Gesamtleistung der F₂ zu bewerten? In der F₂ treten 9/16 Pflanzen mit A und B auf (Wertzahl 2), 3/16 mit A (Wertzahl 1), 3/16 mit B (Wertzahl 1) und 1/16 ohne A und B (Wertzahl 0). Der durchschnittliche Leistungswert der F₂ errechnet sich wie folgt:

$$9 \times 2 = 18$$

$$3 \times 1 = 3$$

$$3 \times 1 = 3$$

$$1 \times 0 = 0$$

$$\text{Sa.} = 24$$

$$\emptyset 24 : 16 = 1,5.$$

Es tritt also gegenüber der F₁ ein Leistungsabfall um 25% ein. In genau derselben Weise können wir auch den durchschnittlichen Leistungswert der folgen-

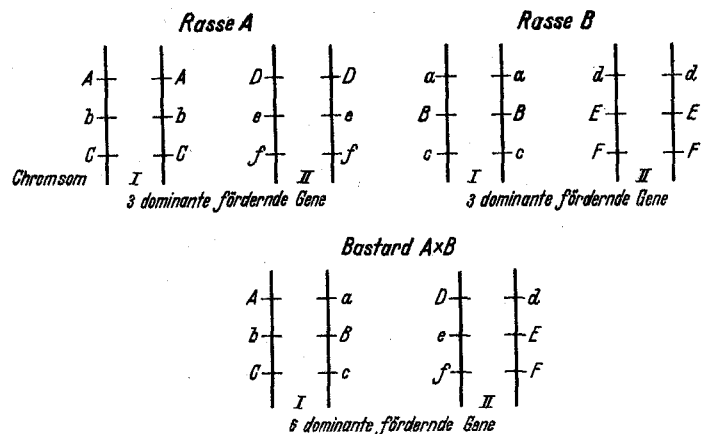


Abb. 1. Schema der Koppelungshypothese von JONES.

den Generationen berechnen. Setzen wir den Leistungswert der F₁ gleich 100, so erhalten wir folgenden Leistungsverlauf:

Eltern: PA und PB = 50%, F₂ = 75%, F₃ = 62,3%, F₄ = 56,4%, F₅ = 53,1%, F₆ = 51,5%.

Der Verlauf dieser Leistungshöhe steht also im besten Einklang mit den bekannten Erscheinungen der Heterosis und Inzucht. Hierbei wird allerdings die Voraussetzung gemacht, daß sich alle Genotypen gleichmäßig stark vermehren.

Nach diesen von KAPPERT entwickelten theoretischen Vorstellungen müßte also die Heterosis zu fixieren sein, denn die F₁-Kombination muß auch in den späteren Generationen auftreten, sogar als homozygoter Typ. Das bisherige Mißlingen ihrer Fixierung kann folgende Gründe haben: für die Leistungssteigerung sind im allgemeinen mehr als zwei dominante Gene im Spiel, so daß die Zahl der Genotypen, die in der F₂ alle dominanten Leistungsgene enthalten, relativ selten sind. Bei zwei Genen sind in der F₁ nur 9/16 aller Pflanzen im Besitz aller Leistungsgene, bei vier Genen 81/256 und bei 10 Genen nur 1/18. Die Chance, die erwünschten Genotypen durch die Selektion zu erfassen, ist also nicht sehr groß. Hinzu kommt die leichte Modifizierbarkeit quantitativer Merkmale durch Außenbedingungen, die den Züchter durch die Wüchsigkeit auch von Genotypen mit weniger Leistungsgenen täuschen können. Sind aber erst einmal die besten Genotypen mit allen Leistungsgenen der F₁ der Selektion des Züchters entgangen, so muß jede weitere Selektion in den späteren Generationen zur Fixierung der F₁-Heterosis erfolglos bleiben.

Die rein mendelistische Deutung der Heterosis hat durch die Inzuchtversuche KEPPERS mit Radies eine starke Stütze erfahren. KEPPER prüfte 72 Inzuchtfamilien, die auf eine Stammpflanze zurückgingen, auf ihre Knollenleistungen. Auf Grund dieser Prüfungen wurden die Familien in leistungsstarke und

leistungsschwache eingeteilt. Kreuzungen ergaben nun das interessante Resultat, daß die Heterosis nach Kreuzung leistungsstarker Inzuchtfamilien im Durchschnitt stärker ist als nach Kreuzung leistungsschwacher Familien. Die Bastardwüchsigkeit kann hier also nicht durch die stimulierende Wirkung der Heterozygotie an sich hervorgerufen werden, sie muß vielmehr faktoriell durch die kumulative Wirkung von Leistungsgenen erklärt werden. Daß auch zuweilen aus der Kreuzung zweier leistungsschwacher I-Familien eine starke Heterosis eintritt, kann durch das Zusammenwirken von Ergänzungsgenen erklärt werden, die von beiden Eltern im Bastard zur gemeinsamen Wirkung zusammenkommen, ähnlich der Kreuzung zweier weißblühender Leinsippen, aus der blaublühende Bastarde hervorgehen.

Eine weitere Stütze für die KAPPERTSche Deutung der Inzucht-Heterosiserscheinungen auf rein mendelistischer Grundlage haben die Roggenversuche seiner Schülerin Ursula KRÜGER gebracht, die im Anschluß an ihre Versuchsergebnisse einige recht interessante Modellversuche erörtert. KRÜGER ging von 250 Pflanzen Petkuser Winterroggen aus, unter denen eine größere Zahl von Paarkreuzungen durchgeführt wurden. Von den Paarkreuzungen (PK) wurden die Nachkommenschaften in zwei aufeinanderfolgenden Generationen (G_1 und G_2) auf Leistungsmerkmale im Vergleich zur Ausgangspopulation untersucht, ebenso wurden die Nachkommenschaften von Einzelpflanzen als Elitelinien (EL) durch zwei Generationen (G_1 und G_2) geprüft. Vorkehrungen, daß in der G_1 der PK und EL eine Bestäubung nur innerhalb jeder Nachkommenschaft stattfand, waren getroffen worden.

In der G_1 war nun die durchschnittliche Leistung aller PK- und EL-Nachkommenschaften gleich der Leistung der Population. In der G_2 trat ein Leistungsabfall ein, der aber bei den EL nicht so stark war wie bei den PK. Keine Einzelleistung erreichte den Wert der Ausgangspopulation. Die Versuchsergebnisse stehen im Einklang mit den umfangreichen Roggenversuchen HERIBERT-NILSSONS, der außer den PK- und EL-Nachkommenschaften auch solche aus Kreuzungen von Inzuchtstämmen (IK) mit einbezog, bei denen der Leistungsabfall in der G_2 am stärksten war: IK = 23,8%, PK = 15%, EL = 10,3%. — Auf die völlig andersartige Deutung der Versuchsergebnisse durch HERIBERT-NILSSON komme ich weiter unten noch einmal zurück.

KRÜGER erörtert nun in ihrer Arbeit die bei IK-, PK- und EL-Nachkommenschaften zu erwartende Leistungen, und zwar sowohl auf der Grundlage unabhängig wirkender dominanter Leistungsgene, als auch auf der Grundlage der Koppelungshypothese von JONES. Zur Veranschaulichung der recht instruktiven Modellversuche, die auch von weitgehenden praktischen Folgerungen sind, sei in Anlehnung an die Ausführungen KRÜGERS ein Beispiel näher erörtert. In einer Roggenpopulation seien zwei dominante Leistungsgene A und B vorhanden, deren jedes die Leistung 1 bewirkt, während die zugehörigen rezessiven Allele a und b keine Leistungssteigerung bringen und daher den Wert 0 erhalten. Individuen, die sowohl A als auch B besitzen, erhalten somit den Leistungswert 2. Bei uneingeschränkter Bestäubung (Panmixie) setzt sich eine Population mit den Genen A—a

und B—b aus folgenden Genotypen in folgender Häufigkeit und mit folgenden Leistungswerten zusammen (Tab. 1).

Tabelle 1.

Genotyp	Häufigkeit	Einzelwert	Gesamtwert
AABB	1	2	2
AABb	2	2	4
AaBB	2	2	4
AaBb	4	2	8
Aabb	1	1	1
Aabb	2	1	2
aaBB	1	1	1
aaBb	2	1	2
aabb	1	0	0
Sa.	16		24

Der Populationsdurchschnitt beträgt $24 : 16 = 1,5$.

Führt man durch erzwungene Selbstbestäubung eine Inzucht durch, so erhält man eine Population von folgenden homozygoten Inzuchtlinien AABB, AAbb, aaBB, aabb. Kreuzt man diese in allen möglichen Kombinationen und zieht ihre Nachkommenschaften, so erhält man eine G_2 mit folgenden Leistungswerten (Tab. 2):

Tabelle 2.

Kreuzung	Wert der G_1	G_2 Genotypenverhältnis	G_2 durchschnittl. Wert
AABB × AABB	2	AABB	2
AABB × AAbb	2	1 AABB : 2 AABb : 1 AAbb	1,75
AABB × aaBB	2	1 AABB : 2 AaBb : 1 aaBB	1,75
AABB × aabb	2	1 AABB : 2 AABb : 2 AaBb : 4 AaBb : 1 AAbb : 2 Aabb : 1 aaBB : 2 aaBb : 1 aabb	1,5
AAbb × AABB	2	1 AABB : 2 AABb : 1 AAbb	1,75
AAbb × AAbb	1	AAbb	1
AAbb × aaBB	2	1 AABB : 2 AABb : 2 AaBB : 4 AaBb : 1 AAbb : 2 Aabb : 1 aaBB : 2 aaBb : 1 aabb	1,5
AAbb × aabb	1	1 AAbb : 2 Aabb : 1 aabb	0,75
aaBB × AABB	2	1 AABB : 2 AaBB : 1 aaBB	1,75
aaBB × AAbb	2	1 AABB : 2 AABb : 2 AaBB : 4 AaBb : 1 AAbb : 2 Aabb : 1 aaBB : 2 aaBb : 1 aabb	1,5
aaBB × aaBB	1	aaBB	1
aaBB × aabb	1	1 aaBB : 2 aaBb : 1 aabb	0,75
aabb × AABB	2	1 AABB : 2 AABb : 2 AaBB : 4 AaBb : 1 AAbb : 2 Aabb : 1 aaBB : 2 aaBb : 1 aabb	1,5
aabb × AAbb	1	1 AAbb : 2 Aabb : 1 aabb	0,75
aabb × aaBB	1	1 aaBB : 2 aaBb : 1 aabb	0,75
aabb × aabb	0	aabb	0,00
Sa.	24		20,00

$\bar{\phi}$ der G_1 $24 : 16 = 1,5$

$\bar{\phi}$ 20 : 16 = 1,25
 $G_2 = 83,3\%$ von G_1 .

Im Durchschnitt aller G_1 -Nachkommenschaften aus Kreuzungen der Inzuchtstämme wird dieselbe Leistung wie in der Population bei Panmixie erhalten. Es entstehen aber auch Nachkommenschaften (9 von 16 = 56,25%) mit einer erhöhten Leistung, vom Wert = 2; es tritt also teilweise eine Heterosis ein. Der Durchschnittswert aller G_2 -Nachkommenschaften (Tabelle 2) sinkt auf 1,25, d. h. er beträgt nur 83,3% der G_1 . Aber auch Nachkommenschaften mit überdurch-

schnittlicher Leistung treten auf, wie die nachfolgende Verteilung der Leistungswerte zeigt:

Leistungswert der Nachkommenschaft	2	1,75	1,5	1	0,75	0	Sa.
Zahl der G_2 -Nachkommenschaften	1	4	4	2	4	1	16

Operiert man statt mit 2 Genen wie in dem vorliegenden Beispiel mit einer größeren Zahl von unabhängig wirkenden Leistungsgenen, so wird man feststellen, daß mit Zunahme der Leistungsgene eine Zunahme der Heterosisfälle in G_1 eintritt, daß aber die Zahl der G_2 -Nachkommenschaften mit überdurchschnittlicher Leistung bei steigender Genzahl fällt. Der Durchschnittswert der G_1 ist aber immer gleich dem Populationsmittel und in der G_2 tritt immer ein Absinken der Leistung auf 83,3% der G_1 -Leistung ein, unabhängig von der Zahl der beteiligten Gene.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn statt unabhängiger Wirkung der Leistungsgene Koppelungen vorhanden sind. Wir nehmen eine Koppelungsgruppe an, wo in dem einen Chromosom (α) die dominanten Gene A und C mit den rezessiven Genen b und d, und wo in dem anderen homologen Chromosom (β) die Gene B und D mit den Genen a und c gekoppelt sind. Schreiben wir nun wieder den dominanten Allelen (A, B, C, D) den Leistungswert je 1 und den rezessiven Allelen (a, b, c, d) den Leistungswert 0 zu, so haben die homozygoten Typen $\alpha\alpha$ und $\beta\beta$ den Wert je 2 und die heterozygoten $\alpha\beta$ den Wert 4. Der Durchschnittswert 3 der Population bei Panmixie berechnet sich wie folgt (Tabelle 3):

Tabelle 3.

Koppelungen	Häufigkeit	Einzelwert	Gesamtwert
$\alpha\alpha$	1	2	2
$\alpha\beta$	2	4	8
$\beta\beta$	1	2	2

Sa. 12

$$\bar{\sigma} \ 12 : 4 = 3.$$

In der Tabelle 4 sind nun die Ergebnisse in der G_1 und G_2 nach der Kreuzung von Inzuchtlinien abgeleitet.

Tabelle 4.

Kombination	Wert der G_1	G_2 Genotypenverhältnis	G_2 Durchschnittswert
$\alpha\alpha \times \alpha\alpha$	2	$\alpha\alpha \dots \dots$	2
$\alpha\alpha \times \beta\beta$	4	$1 \alpha\alpha : 2 \alpha\beta : 1 \beta\beta$	3
$\beta\beta \times \alpha\alpha$	4	$1 \alpha\alpha : 2 \alpha\beta : 1 \beta\beta$	3
$\beta\beta \times \beta\beta$	2	$\beta\beta \dots \dots$	2
Sa. 12			Sa. 10

$$\bar{\sigma} \ 12 : 4 = 3.$$

$$\bar{\sigma} \ 10 : 4 = 2,5$$

$$= 83,3\% \text{ der } G_1\text{-Leistung.}$$

Der durchschnittliche Wert der G_1 entspricht bei der Koppelung dem Populationsdurchschnitt ebenso wie bei freier Spaltung; dagegen ist die Zahl der Heterosisfälle größer als bei freier Spaltung. In der G_2 tritt derselbe Leistungsabfall auf 83,3% der G_1 wie bei freier Spaltung ein; doch treten keine überdurchschnittlichen Nachkommenschaften auf. Je größer die Zahl der Koppelungsgruppen ist, um so höher ist die Zahl der unterdurchschnittlichen Nachkommenschaften.

In ganz analoger Weise können die Leistungen der G_1 und G_2 auch bei PK und EL verfolgt werden, wobei sich u. a. zeigt, daß die Depression in G_2 bei PK-Nachkommenschaften durchschnittlich geringer ist als bei IK, und bei EL wiederum niedriger als PK. Während aber bei den EL die Depression der G_2 von der Zahl der beteiligten Gene unabhängig ist, wird sie bei den PK von der Zahl der Gene beeinflusst. Heterosis in der G_1 tritt häufig bei EL auf, ist dagegen selten bei PK.

KRÜGER fand nun, daß die in ihren Roggenversuchen durch Einschränkung der freien Bestäubung erhaltenen Ergebnisse am besten mit den Modellversuchen bei Annahme gekoppelter Leistungsgene im Einklang stehen und sich somit der JONESSCHEN Inzuchthypothese einfügen.

Eine Nachprüfung der Frage, wie weit durch die Kombination dominanter Förderungsgene die Heterosis verursacht wird, kann auch durch die Konvergenzzüchtung erfolgen, eine Methode, die bereits im Jahre 1927 von RICHEY zur Klärung dieser Frage erdacht und empfohlen wurde. Diese Methode scheint mir nun nicht nur für die theoretische Seite unseres Problems, sondern auch für die Entwicklung neuer Zuchtmethoden von Fremdbefruchtern so wichtig zu sein, daß ich mit einigen Worten auf diese Konvergenzzüchtung und auf die ersten mit ihr erzielten Ergebnisse eingehen möchte.

RICHEY geht in seiner Methode von ingezüchteten Maislinien aus, die nach Kreuzung einen starken Heterosiseffekt ergeben. Das Ziel besteht darin, durch ein System der der F_1 nun folgenden Rückkreuzungen, Auslesen und Selbstungen, möglichst viele Leistungsgene des einen Elter auf den anderen reziprok zu übertragen und im Endeffekt die Heterosis zu fixieren. Hierzu wird der Bastard $A \times B$ in einer Versuchsserie mit dem Elter A und in einer anderen Versuchsserie mit dem Elter B mehrere Generationen hintereinander rückgekreuzt. In der Versuchsserie $(A \times B) \times A$ tritt nun durch die mehrfachen Rückkreuzungen eine Anhäufung der Gene der Linie A ein; die Gene der Linie B dagegen würden im Laufe der Generationen durch die Rückkreuzung völlig verschwinden, wenn nicht bewußt in jeder Rückkreuzungsgeneration eine Auslese auf Gene der Linie B durch Auswahl der wüchsigsten Pflanzen erfolgte. Hierdurch ist es möglich, trotz der wiederholten Rückkreuzungen mit A auch Leistungsgene der Linie B zurückzubehalten. Dadurch, daß mit der Linie A die rezessiven Allele der Leistungsgene von B mit hereinkommen, befinden sich in den Rückkreuzungsgenerationen die Gene von B nur im heterozygoten Zustand. Nach erfolgten Rückkreuzungen müssen also Selbstungen einsetzen, um die Gene der Linie B in den homozygoten Zustand zu bringen. Die Gene von A sind ja im Bastard durch die wiederholten Rückkreuzungen mit der homozygoten Linie A homozygot geworden. Schwierig ist es natürlich, in den Selbstungsgenerationen Typen zu finden, die möglichst viele dominante Gene homozygot enthalten. Bei Annahme von 5 Genen würde auf 1024 Typen nur eine Pflanze kommen, die in allen Genen homozygot dominant ist. Die Auslese auf homozygot dominante Typen muß daher in mehreren aufeinanderfolgenden Selbstungsgenerationen erfolgen. — Es ist dann schließlich möglich, aus der Rückkreuzung des Bastards $(A \times B) \times A$ verbesserte A-Linien zu erhalten, Linien, die auch noch einige dominante Förderungsgene von B

enthalten. RICHEY bezeichnet derartige Linien als „recovered lines“, man kann sie mit den Symbolen $A(B')$ bezeichnen. Die verbesserte Linie $A(B')$ ist von dem anderen Kreuzungselter B bereits nicht mehr so verschieden wie die Ausgangslinie A , infolge des gemeinsamen Besitzes von einzelnen dominanten B -Genen. Auf die hieraus sich ergebenden wichtigen Konsequenzen komme ich gleich zurück.

In ganz analoger Weise kann durch wiederholte Rückkreuzungen des Bastards ($A \times B$) mit B und durch gleichzeitige Selektion auf A -Gene und anschließende Selbstungen eine verbesserte Linie $B(A')$ hergestellt werden, die neben allen dominanten Genen von B auch einige der Linie A besitzt.

Im Jahre 1931 haben RICHEY und SPRAGUE die ersten experimentellen Ergebnisse mit der Konvergenzmethode veröffentlicht. In diesen zeigte sich, daß die verbesserten Linien $A(B')$ und $B(A')$ höhere Erträge als die Ausgangslinien A und B bringen, das Hinzufügen einzelner dominanter Gene hat also die Erträge gesteigert. — Wurde nun die verbesserte Linie $A(B')$ mit der Ursprungslinie B gekreuzt, so muß ein Bastard $A(B') \times B$ entstehen, der weniger heterozygot ist als der Bastard $A \times B$, denn der Elter $A(B')$ enthält teilweise dieselben dominanten Gene wie der andere Elter B . Nach der Heterozygotie-Hypothese müßten demnach die Bastarde $A(B') \times B$ weniger wüchsig sein als $A \times B$. Tatsächlich sind sie aber genau so wüchsig, teilweise sogar noch wüchsiger als die Bastarde der Ursprungslinien mit dem höheren Heterozygotiegrad. Mit diesen Versuchen dürfte der Beweis erbracht sein, daß die Heterosis in erster Linie durch das Zusammenwirken dominanter Leistungsgene zustande kommt. Das schließt natürlich nicht aus, daß auch die Heterozygotie einzelner Gene eine stimulierende Wirkung ausübt und bis zu einem gewissen Grade einen Heterosiseffekt bewirken kann.

Wie weit das Endziel der Versuchsplanung von RICHEY erreicht worden ist, nämlich die Schaffung von homozygot dominanten Rassen ohne Inzuchtschwächung, darüber sind mir keine publizierten Ergebnisse bekannt. Der Weg zu diesem Ziel ist folgender, und damit knüpfe ich noch einmal an die ersten Resultate der Rückkreuzungen und Selbstungen an, nämlich an die verbesserten Linien $A(B')$ und $B(A')$. Diese verbesserten Linien werden jetzt gekreuzt und ergeben Bastarde, die dieselben dominanten Gene wie der Bastard $A \times B$ besitzen, aber die zum Teil schon homozygot sind. Nun werden wiederum zwei Rückkreuzungs-Serien mit den Eltern $A(B')$ und $B(A')$ durchgeführt, und mit Hilfe von Auslesen nach Genen des nicht zur Rückkreuzung verwandten Elters und von Selbstungen weiter verbesserte Linien hergestellt: $A(B'')$ und $B(A'')$. Diese sind dadurch ausgezeichnet, daß der gemeinsame Besitz dominanter Gene gegenüber den Ausgangsrassen $A(B')$ und $B(A')$ erhöht ist. Wiederholt man diese Prozedur einige Male, so müssen schließlich Linien entstehen, die von beiden Eltern alle dominanten Förderungsgene in sich vereinigen. Koppelungen, mit denen man natürlicherweise bei einer größeren Zahl von Genen rechnen muß, dürften kein unüberwindliches Hindernis zur Erreichung dieses Zieles sein, zumal wir ja bei Rückkreuzungen mit einem häufigeren Auftreten von Austauschkombinationen rechnen müssen als bei Selbstungen.

Stehen sich nach den bisherigen Darlegungen zur Erklärung der Heterosis nur die Heterozygotie-Hypothese und die Koppelungshypothese mit der Wirkung dominanter Leistungsgene gegenüber, so hat die im Jahre 1936 von EAST entwickelte Theorie den Vorzug, daß sie die JONESsche Koppelungshypothese und die frühere Vorstellung von der Wirkung der Heterozygotie an sich und schließlich noch die Hypothese von RASMUSSEN über das Verhalten von Genen, die quantitative Merkmale beeinflussen, in sich vereinigt.

In dem Verhalten amphidiploider Bastarde (der sog. allopolyploiden Arten) sieht EAST zunächst einen starken Anhaltspunkt, wenn auch keinen direkten Beweis, für die Koppelungshypothese von JONES. Bastarde verschiedener Art zeigen durchweg ein starkes Luxurieren, dadurch, daß von beiden Eltern dominante, die Leistung fördernde, Gene zusammenkommen, die ihrerseits mit Leistung hemmenden Genen gekoppelt sein können, wie das bereits vorhin schon ausgeführt wurde. Werden nun durch eine Verdoppelung der elterlichen Chromosomen die Bastarde in den sogenannten amphidiploiden Zustand überführt, so wird die Heterosis fixiert, da nunmehr von jedem Elter die leistungsfördernden Gene im homozygoten Zustand vorhanden sind. Die Heterozygotie kann hier also nicht als einzige ausschlaggebende Ursache für die Heterosis verantwortlich sein.

Die Stärke der Heterosis wächst nach EAST mit dem Grade der genetischen Verschiedenheit der Eltern. Sie findet ihre Grenze da, wo die Gene nicht mehr harmonisch zusammenwirken und wo daher physiologische Störungen resultieren: wie Zwergwuchs statt Heterosis. — EAST weist darauf hin, daß autopolyploide Arten nicht immer größer und wüchsiger als diploide sind, vielfach sind sie von ihnen gar nicht zu unterscheiden. Sie zeigen wohl zuweilen dickere Stengel, größere Blätter und Blüten, aber keinen Gigascharakter, keine allgemeine größere Wüchsigkeit. Bei autopolyploiden Arten tritt ja nur eine Vermehrung der selben Allele von Förderungsgenen ein, während bei allopolyploiden Arten eine Anhäufung verschiedener Förderungsgene stattfindet.

Die Heterosis ist nach EAST als Ganzheit gekennzeichnet durch eine Veränderung des Stoffwechsels, der von vielen Genen in einer Population kontrolliert wird. Ihrer Wirkungsweise nach kann man diese den Stoffwechsel regulierenden Gene in zwei Gruppen einteilen: in solche, die die physiologischen Prozesse stören, sie rufen die defekten Formen hervor (Chlorophyllstörungen, Zwergwuchs u. a.) und solche, die den Stoffwechsel aktiv fördern. Reinigt man eine Population durch Inzucht von den defekten Genen, so tritt nach Kreuzung so gereinigter I-Stämme keine höhere Heterosiswirkung ein als ohne Bereinigung. Diese Gene sind also für die Entstehung der Heterosis ohne Bedeutung. Die Heterosis wird dagegen verursacht von den aktiven, den physiologischen Stoffwechsel fördernden Genen, die quantitative Merkmale betreffen. Nach RASMUSSEN findet keine einfache additive Wirkung von gleichsinnig wirkenden Genen statt, sondern die Wirkung jedes Gens ist abhängig von allen anderen anwesenden Genen. Die sichtbare Wirkung eines Gen ist um so geringer, je mehr Gene in derselben Richtung wirken. Wenn A und B die Wirkung von je 1 haben, so ist die Wirkung von A und B nicht der Summe

$1 + 1 = 2$, sondern kleiner als 2. Die Gene wirken also nicht in einfacher Weise additiv. Je mehr Gene in derselben Richtung wirken, um so geringer wird die Wirkung eines einzelnen Gens. EAST überträgt nun diese Vorstellungen von RASMUSSEN in modifizierter Form auf die Wirkungsweise multipler Allele ein und desselben Gens und gelangt dabei zu sehr fruchtbaren Vorstellungen über die ursächliche Bedingtheit der Heterosis.

Zwei identische Allele AA haben in der Regel dieselbe Wirkung wie ein einziges A in der Heterozygote Aa, wenn die aa-homozygoten Genotypen Formen mit verringerter Lebensfähigkeit bedeuten. Die AA-Typen sind von den Aa-Typen nicht zu unterscheiden. Dagegen können zwei nicht-defektive Allele A_1 und A_2 desselben Gens A eine kumulative Wirkung zeigen, denn die Glieder von allelen Serien entfalten oft eine unabhängige Wirkung voneinander. Sie haben sich im Laufe der Evolution des Gens durch Mutationsschritte in stark divergierender Richtung entwickelt. Nach EAST ist die kombinierte Wirkung der Allele eines Gens um so stärker, je mehr sie sich einer additiven Wirkung, je mehr sie sich voneinander in ihrer Funktion unterscheiden. Die Wirkung von A_1A_1 ist also daher größer als die von A_1A_2 oder A_1A_3 . Weiterhin müssen also die homozygoten Kombinationen A_1A_1 , A_2A_2 , A_3A_3 usw. stets eine geringere Wirkung haben als irgendeine heterozygote, da zwei gleiche Allele nicht stärker wirken als eins. Diese Vorstellungen von EAST verbinden also in sehr schöner Weise die Wirkung von quantitativen Genen bzw. Allelen mit der durch Heterozygotie hervorgerufenen Heterosis, und zwar einer echten Heterosis, die nicht konstant gezüchtet werden kann. Denn im Wesen der multiplen Allele liegt es ja, daß die kombinierte Wirkung zweier Allele nicht zur Konstanz gebracht werden kann.

Die Vorstellungen von EAST finden auch in einigen experimentellen Befunden eine starke Stütze. So hat HIORTH 1940, also 4 Jahre später, eine Serie multipler Allele bei der Zierblume *Godetia* beschrieben, bei der es in bezug auf die Färbung der Blumenblätter drei verschiedene Typen gibt:

1. Blätter mit Fleck an der Basis,
2. Blätter mit Fleck in der Mitte des Blattes,
3. Blätter ohne Fleck.

Bei den Heterozygoten vom Typ 1×2 tritt eine kombinierte Wirkung ein, sie haben einen Basal- und einen Zentralfleck, also eine Leistungssteigerung in bezug auf die Fleckenbildung. Bemerkenswert ist, daß der Zentralfleck in den heterozygoten Kombinationen sogar größer ist als in der homozygoten. Es tritt hier in bezug auf ein Merkmal eine echte Heterosis ein, die nicht konstant bleibt und ihre Erklärung in der Funktion und der quantitativen Wirkung multipler Allele findet.

Ganz ähnliche Verhältnisse liegen meiner Meinung nach auch bei den Serien multipler Allele vor, die die Parasterilität bei verschiedenen selbststerilen Arten wie *Nicotiana*, *Antirrhinum*, *Cardamine* u. a. bedingen. Zur Kennzeichnung der hier herrschenden Verhältnisse darf vielleicht in Erinnerung gebracht werden, daß bei einer Pflanze mit den Allelen S_1 und S_2 in ihrem Griffelgewebe jeglicher Pollen von der Konstitution S_1 oder S_2 in seiner Keimung durch Ausscheiden von Hemmungsstoffen gehindert wird, Pollen anderer

Konstitution, also von S_3 , S_4 , S_5 usw. dagegen wachsen kann. Es können also stets nur heterozygote Kombinationen bei der Befruchtung zustande kommen: S_1S_3 , S_2S_3 , S_1S_4 , S_2S_4 usw. Bemerkenswert ist, daß durch jedes Allel eine spezifische unabhängige Wirkung zustande kommt: S_1 hemmt nur S_1 -Pollen und S_2 nur S_2 -Pollen. Wird eine S_1S_2 -Pflanze bestäubt, so kann nur der S_3 -Pollen auskeimen, es entstehen die heterozygoten Kombinationen S_1S_3 und S_2S_3 .

Durch Selbstbestäubungen im Knospenstadium, in dem die Hemmungsstoffe oft noch nicht wirksam sind, lassen sich auch homozygote Kombinationen erzielen. Von diesen wird aber nur eine Sorte von Pollen gehemmt. Die Leistung in der Hemmung genetisch verschiedener Pollen ist also bei den Homozygoten geringer als bei den Heterozygoten. Also auch hier findet sich eine Leistungssteigerung bei den Heterozygoten, die aber normalerweise ständig wieder hergestellt wird und somit konstant erscheint, da durch selektive Prozesse bei der Befruchtung eine Realisierung der homozygotischen Kombinationen verhindert wird. Es liegt eine scheinbare Fixierung der Heterosis infolge selektiver Prozesse bei der Befruchtung vor. — Die hier vorliegenden Beziehungen zum Inzucht-Heterosis-Problem werden aber noch deutlicher, wenn wir uns daran erinnern, daß bei *Nicotiana glauca* × *Langsdorffii* die in einem S-Allel homozygoten Pflanzen eine Wuchshemmung zeigen, gleichsam eine Inzuchtschwächung. Wenn auch hier noch nicht feststeht, ob diese Depressionswirkung durch das S-Allel selbst oder durch ein anderes eng mit S gekoppeltes Gen hervorgerufen wird, so erscheint mir doch die Annahme einer gleichzeitigen Wirkung des S-Allels auf den Wuchs als die mehr wahrscheinliche. Auch hier dürften enge Kausalbeziehungen zwischen den Inzucht-Heterosis-Erscheinungen und der heterozygotischen Wirkung multipler Allele vorliegen.

Die neuerliche Hinwendung auf die Heterozygotie an sich als genetische Ursache für die Heterosis hat in den letzten Jahren durch eine Arbeit von STUBBE und PIRSCHLE einen weiteren Impuls erfahren. Sie konnten bei *Antirrhinum* einen Fall von Heterosis analysieren, der monogen bedingt ist, und zwar bei einer chlorophyll-defekten Form, bei der die homozygot rezessiven Pflanzen eine leichte Aufhellung der Laubblätter zeigen. Messungen einiger morphologischer Merkmale und Chlorophyllanalysen ergaben nun eine Leistungssteigerung der Heterozygoten gegenüber beiden homozygoten Formen. Es liegt hier also für einen Fall der exakte Nachweis der Leistungssteigerung eines Gens im heterozygoten Zustand vor. LANG und v. WETTSTEIN weisen darauf hin, daß dieser Fall auch rein formal durch die Annahme von gekoppelten Genen erklärt werden kann; ähnlich wie RASMUSSEN die Ergebnisse seiner Erbsenarbeit interpretiert, wo das Gen A—a (A rote Blütenfarbe, a weiße Blütenfarbe) eine bessere Keimfähigkeit als die homozygoten Formen AA und aa bewirkt. Hier wird angenommen, daß mit A ein vitalitätssteigerndes Gen V_1 und mit a ein anderes vitalitätssteigerndes Gen V_2 verbunden ist, so daß im Bastard zwei dominante, die Vitalität steigernde Gene, zusammenkommen. Es lassen sich also auch diese Fälle mit der Additions- und Kombinationshypothese erklären.

Wir wollen uns jetzt einer weiteren Ursache für die Inzuchterscheinungen zuwenden. —

Durch eine erzwungene Selbstbefruchtung werden nun nicht nur Gene, die sich im heterozygoten Zustand in einer Population befinden, als Homozygote zum Herausspalten gebracht, sondern es müssen auch heterozygote Strukturverschiedenheiten der Chromosomen, d. h. die verschiedenen Arten der Chromosomenaberrationen im homozygoten Zustand Herausspalten. Sofern diese im homozygoten Zustand überhaupt lebensfähige Individuen entstehen lassen, dürften sie sich vorwiegend in dem Erscheinen neuer Phänotypen mit mehr oder weniger stark herabgesetzter Vitalität auswirken. Von Strukturveränderungen, die in dieser Richtung wirken, wären vor allem zu nennen: Deletions und Deficiencies. Inversionen und reziproke Translokationen führen dagegen im allgemeinen keine morphologischen Veränderungen herbei, sondern äußern sich in erster Linie nach Kreuzungen mit der normalen Ausgangsform in einer partiellen Sterilität der Bastarde. Über den durch Inversion und Translokation herbeigeführten Positionseffekt der Gene in seiner phänotypischen Auswirkung bei Pflanzen wissen wir ja noch wenig.

Es ist das große Verdienst von MÜNTZING gewesen, auf die Zusammenhänge zwischen Chromosomenaberrationen und Inzuchtdegeneration hingewiesen zu haben. MÜNTZING fand gerade in Populationen von Fremdbefruchtern eine starke Verbreitung von Strukturveränderungen der Chromosomen und eine partielle Sterilität des Pollens. Von 610 untersuchten Roggenpflanzen erwiesen sich über die Hälfte als partiell pollensteril, auch im weiblichen Geschlecht war die Sterilität in der Form der Schartigkeit stark verbreitet und zeigte eine schwache, aber doch sichere Korrelation zur Pollensterilität. An der ursächlichen Bedingtheit zwischen Chromosomenaberrationen und Pollensterilität kann wohl heute kein Zweifel mehr bestehen. Es sei nur an die Translokationen bei *Pisum* erinnert, die von HÅKANSSON, RICHARDSSEN, HAMMERLUND, PELLEW und SANSOME analysiert wurden. Hier entstanden nach Kreuzung von Linien, die sich in ihrer Chromosomenstruktur unterschieden, Bastarde mit einer 50%igen Pollensterilität. Bei *Crepis tectorum* waren nach NAVASHIN Pflanzen, denen ein Satellit fehlte, zu 50% pollensteril. GEITLER fand bei Untersuchung von 40 Populationspflanzen von *Paris quadrifolia* 21 verschiedene Inversionen, bei denen auch gleichzeitig eine mehr oder weniger starke Pollensterilität vorhanden war.

Aus der Tatsache, daß Chromosomenaberrationen in Form von Deficiencies und Deletionen im homozygoten Zustand häufig letal wirken oder die Vitalität der betreffenden Individuen herabsetzen, erklärt es sich, daß bei Selbstbefruchtern heterozygote Chromosomenaberrationen seltener gefunden werden, da sie sich selber ausmerzen, sobald sie homozygot werden. Bei Fremdbefruchtern können aber die verschiedenen Arten der Aberrationen beliebig lang sich als Heterozygote in einer Population halten, solange eine Befruchtung mit normalen Pollen anderer Pflanzen erfolgt. Wir haben auch Grund zu der Annahme, daß vielfach eine selektive Befruchtung eintritt, d. h. bestimmte Pollensorten keimen auf den Narben gewisser Pflanzen besser und schneller als andere Pollensorten. Die Aussichten zur Befruchtung zu gelangen, sind also für die verschiedenen Pollensorten unterschiedlich. Es werden daher vornehmlich solche Gameten zur Be-

fruchtung gelangen, die in ihrer Chromosomenstruktur nicht gleich sind, sondern sich weitgehend ergänzen und somit Individuen mit höherer Vitalität entstehen lassen. Die selektive Befruchtung ist also ein Mechanismus, der in Populationen von Fremdbefruchtern eine Anhäufung von Chromosomenaberrationen im heterozygoten Zustand ermöglicht, indem er das Herausspalten und die damit verbundene Eliminierung von homozygoten letalen und subletalen Kombinationen verhindert. — DARLINGTON vertritt die Ansicht, daß alle Organismen, die nicht streng ingezüchtet sind, strukturelle Hybriden verschiedener Art sind.

Auch in der Oenotheren-Genetik haben wir schöne Beispiele dafür, wie durch die strukturbedingte Chromosomenverketzung und auch z. T. durch selektive Prozesse eine Kombination von strukturell möglichst verschiedenen Geschlechtszellen ermöglicht wird. In der Zygote findet eine bestmögliche Ergänzung von Chromosomen beider Gameten statt, die zu einer guten Vitalität der Individuen führt. Auf diese Weise wird eine ständige Bastardheterosis erhalten.

Die komplex-heterozygoten Oenotheren-Formen haben die weiteste Verbreitung. Sie sind wahrscheinlich den homozygoten Formen deswegen überlegen, weil durch eine konstante Heterozygotie ein heterotischer Effekt erzielt wird, der ihnen eine erhöhte Lebensauglichkeit permanent verleiht.

Wir haben also auch in quantitativen Veränderungen der Chromosomen, die nach erzwungener Selbstbestäubung in homozygoter Form Herausspalten können, eine weitere Ursache für die Erscheinung der Inzuchtdepression. Diese werden sich vor allem bei diploiden Fremdbefruchtern bemerkbar machen, während bei polyploiden Fremdbefruchtern Stückausfälle von Chromosomen eines Genoms durch entsprechende intakte Chromosomen mehrerer anderer Genome ausgeglichen werden können. Die Spaltungsverhältnisse bei polyploiden Rassen sind ja viel komplizierter als bei diploiden, die Zahl der homozygoten Kombinationen ist weit geringer als die der heterozygoten. Vielleicht ist es hierauf zurückzuführen, daß diploide Arten inzuchttempfindlicher sind als polyploide. So zeigt z. B. der polyploide Raps praktisch keine Inzuchtschäden, während der diploide Rüben inzuchttempfindlich ist. Wahrscheinlich ist das Ausmaß der quantitativen Strukturveränderungen der Chromosomen weit größer, als es durch zytologische Untersuchungen festgestellt werden kann, da alle feineren Abweichungen im mikroskopischen Bild nicht miterfaßt werden. Es ist daher auch schon die Frage diskutiert worden, ob nicht alle Mutationen, die zur Entstehung von letalen und subletalen Formen führen, Chromosomenaberrationen darstellen und nicht qualitative Veränderungen eines einzelnen Gens, d. h. eines bestimmten Locus in einem Chromosom. Ich glaube, daß eine derartige Verallgemeinerung und Hervorhebung der Chromosomenmutationen gegenüber den Genmutationen auch für die Erklärung der Inzuchterscheinungen zu weitgehend ist. —

Einen ganz neuen Gesichtspunkt in das Inzucht-Heterosis-Problem hat HERIBERT-NILSSON durch die Aufstellung seiner Homoplasmiehypothese eingeführt. In seinen sehr umfangreichen Versuchen mit Roggen glaubt er die Inzuchterscheinungen nur teilweise durch die Wirkung von Genen erklären zu können. Er nimmt daher an, daß die Gleichartigkeit des Plasmas, die bei

einer Inzucht eintreten muß, für die Inzuchtdepressionen mitverantwortlich ist. Vor allem bestärkte ihn hierin die Tatsache, daß er in den Nachkommenschaften von gekreuzten Inzuchtlinien, von Paarkreuzungen und Elitelinien nicht mehr die volle Leistungsfähigkeit der Ausgangspopulationen erzielen konnte, wie ich bereits bei der Besprechung der Roggenversuche von KRÜGER erwähnte. Nur nach einer Bestandeskreuzung zweier Linien konnte der Leistungswert der Population wieder erreicht werden. Wie aber KRÜGER sehr schön an ihren Modellversuchen nachweisen konnte, lassen sich auch die Ergebnisse HERIBERT-NILSSONS in seinen Roggenversuchen durch die Wirkung dominanter Leistungsgene erklären.

Es ist aber das Verdienst HERIBERT-NILSSONS, auf eine etwaige Mitwirkung des Plasmas bei der Heterosis erstmalig hingewiesen zu haben. — So hat BEUTTEL in seinen *Streptocarpus*-Versuchen einen Heterosiseffekt in bezug auf das Restitutionsvermögen festgestellt, der reziprok verschieden ausfiel, bei dem also das Plasma maßgeblich beteiligt ist. Auch bei Bastarden von *Oenothera Hookeri* \times *franciscana* gibt es eine reziprok verschiedene Restitutionsheterosis.

Ehe ich nun noch einmal die verschiedenen genetischen Theorien über das Inzucht-Heterosisproblem zusammenfasse, möchte ich noch mit einigen Worten auf die ganz anderen Vorstellungen über die Ursachen der Heterosis des amerikanischen Forschers ASHBYS eingehen. Dieser faßt das Problem von der rein physiologischen Seite an. In seinen Versuchsobjekten Mais und Tomaten haben die Bastardkörner ein höheres Gewicht und größere Embryonen. Hierdurch erhalten sie gegenüber den reinen Arten bei der Keimung einen Vorsprung, den sie während der ganzen Entwicklung beibehalten und der schließlich die gesamte Größenzunahme der Bastarde erklärt. Diese Versuche konnten aber von anderen Forschern und bei anderen Objekten nicht bestätigt werden. EAST weist darauf hin, daß die Größenzunahme der Bastardsamen auch bereits ein heterotischer Effekt sein kann, der durch eine günstige Genkombination zustande kommt.

Es ist aber das Verdienst ASHBYS, auch einmal die entwicklungsphysiologische Seite des Heterosisproblems hervorgekehrt zu haben, eine Forschungsrichtung, die vornehmlich von der Schule OEHLKERS betrieben wird. Sein Schüler BEUTTEL hat sich in den Versuchen mit *Streptocarpus*-Kreuzungen die Aufgabe gestellt, die bei der Heterosis wirkenden verschiedenen physiologischen Teilprozesse zu entwirren. Danach ist die Heterosis im Endeffekt eine Kombinationswirkung von Zellteilungsrate, Größe der Blattmeristeme und der Vegetationsdauer. —

Überblicken wir nun noch einmal das, was bisher an genetischen Erklärungsversuchen über das Inzucht-Heterosisproblem vorgebracht worden ist, so können wir im wesentlichen vier verschiedene Hypothesen unterscheiden.

1. Die Heterozygotie-Hypothese, die in der Heterozygotie einzelner Gene an sich die Ursache der Heterosis sieht. Sie hat in jüngster Zeit durch die Einbeziehung der quantitativen Wirkung multipler Allele eine fruchtbare Vertiefung und Erweiterung erfahren.

2. Die Kombinationshypothese, die die Heterosis auf das Zusammenwirken verschiedener Gene zurückführt und die die fehlende Möglichkeit der Fixierung

der Heterosis durch Koppelungen von wachstumsfördernden mit wachstumshemmenden Genen erklärt.

3. Die Hypothese der Strukturheterozygotie, die das Herausspalten von homozygoten Chromosomenaberrationen bei erzwungener Selbstbefruchtung für Inzuchtdepressionen verantwortlich macht. Selektive Prozesse bei der Befruchtung wirken für eine ständige Erhaltung solcher heterozygoter Chromosomenaberrationen, bei denen eine bestmögliche Ergänzung der Chromosomenelemente gewährleistet wird.

4. Die Plasmahypothese, insbesondere die Homoplasmie-Vorstellung HERIBERT-NILSSONS als Ursache von Inzuchtschwächung und schließlich die Mitwirkung des Plasmas bei reziprok verschiedenen Heterosiseffekten.

Sehen wir von der Plasmahypothese ab, so liegt für die anderen Hypothesen eine Reihe von genetischen Befunden vor, die ihre Richtigkeit weitgehend zu erhärten scheinen. So sehr sich auch die Heterozygotie und die Kombinationshypothese in ihren Grundvorstellungen unterscheiden, so glaube ich doch nicht, daß wir einmal dahin kommen werden, auf Grund experimenteller Ergebnisse und Überlegungen die eine Hypothese für unbrauchbar und die andere für richtig zu befinden. Ich glaube nicht, daß wir einmal zu einer allgemein gültigen Erklärung der Inzucht-Heterosis gelangen werden, die für alle Objekte Gültigkeit hat. Ihre genetische Bedingtheit kann einerseits bei den einzelnen Objekten durchaus verschieden sein, andererseits können bei einem und demselben Objekt verschiedene genetische Ursachen gleichzeitig wirksam sein. Ich wies ja bereits darauf hin, daß Strukturheterozygotie als Ursache von Inzuchterscheinungen vornehmlich bei diploiden, aber selten oder gar nicht bei polyploiden Arten in Betracht kommt, als Beispiel hierfür erwähnte ich den Rübsen und Raps. Beim Roggen sind dagegen mit Sicherheit verschiedene Ursachen wirksam: einmal Strukturheterozygotie und zum anderen die Wirkung von Genen.

Auf alle Fälle sind aber die theoretischen Vorstellungen über Inzucht und Heterosis von größter Bedeutung als Arbeitshypothese in der praktischen Züchtung, insbesondere bei der Entwicklung von Methoden in der Züchtung fremdbefruchtender Arten. Dies gilt auch dann, wenn die theoretische Grundlage einer Arbeitshypothese durch neuere Forschungsergebnisse überholt wird und in ihrem vollen Inhalt und in ihrer Allgemeingültigkeit nicht mehr aufrechterhalten werden kann, wie z. B. die Heterozygotie-Hypothese. Und doch ist auf Grundlage gerade dieser Hypothese eine praktisch sehr brauchbare Methode zur Erzeugung von Heterosis-Saatgut erarbeitet worden. Das Prinzip dieser Methode besteht darin, daß zwei Inzuchtlinien, von denen nach Kreuzung ein starker Heterosiseffekt bekannt ist, in zwei räumlich isolierten Zuchtgärten reihenweise, abwechselnd, nebeneinander gebaut werden. In dem einen Zuchtgarten wird nun die Linie A und im anderen die Linie B kastriert. Auf diese Weise erntet man einerseits in beiden Zuchtgärten Bastardsaatgut $A \times B$ bzw. $B \times A$, andererseits aber gleichzeitig Saatgut der reinen Linie A und B, das zur Fortsetzung der Erzeugung von Heterosissaatgut in den folgenden Jahren benötigt wird.

Der Nachteil dieser Methode besteht darin, daß die erzeugte Menge von Heterosissaatgut relativ gering ist

und damit sehr kostspielig wird, da seine Erzeugung auf ingezüchteten, also leistungsschwachen Linien stattfindet. Man ist daher von den einfachen Kreuzungen zu den „Doppelkreuzungen“ übergegangen. Hierzu sind aber vier Inzuchtlinien mit vier Zuchtgärten notwendig; dann ist ein weiterer Zuchtgarten notwendig, um die entstandenen Bastarde $(A \times B) \times (C \times D)$ zu kreuzen. Erst das aus der Kreuzung dieser Bastarde entstehende Saatgut gelangt in den Handel. Seine Erzeugung ist viel ergiebiger, da es ja auf sehr wüchsigen F_1 -Pflanzen gewachsen ist.

Einfacher gestaltet sich die Erzeugung synthetischer Sorten. Hierbei geht man von mehreren Inzucht-

Bastardleistung nach Kombinierung mit anderen Linien. Zur Ermittlung dieses Kombinationswertes wird das bekannte System der diallelen oder zyklischen Kreuzungen angewandt.

Nun ist es ja in der züchterischen Praxis möglich und auch üblich, durch mildere Grade der Inzucht ausgeglichene Zuchtstämme mit Konstanz der Wert-eigenschaften zu erhalten, nämlich durch den isolierten Anbau von Zuchtstämmen, so daß sich hier Geschwister bzw. Halbgeschwister paaren. Auch Kreuzungen derartiger Inzuchtstämme ergeben einen Heterosis-effekt. Derartige Zuchtverfahren werden heute vielfach mit Erfolg in der Zuckerrübenzüchtung, beson-

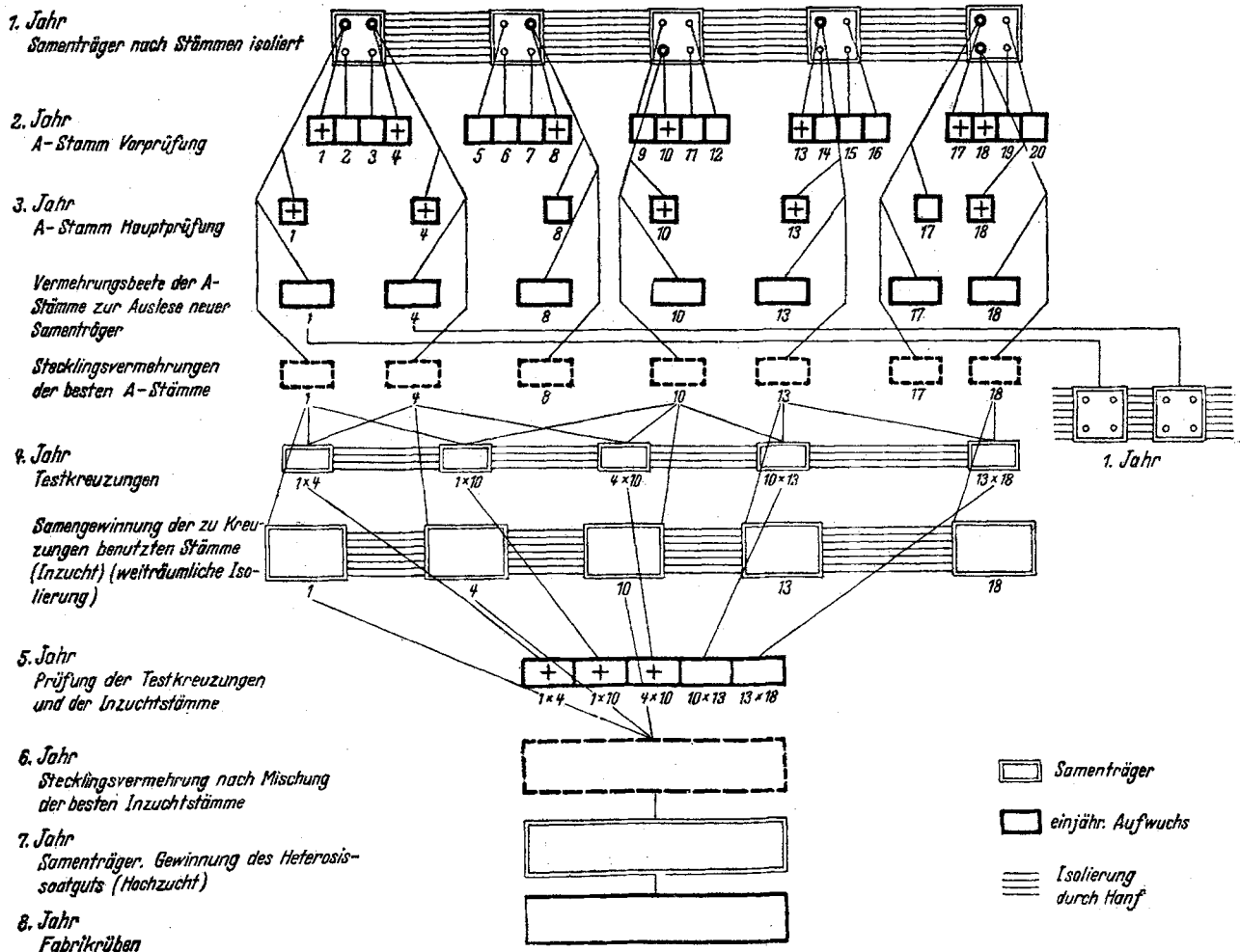


Abb. 2. Zyklus einer Zuckerrübenzüchtung mit Inzucht und Erzeugung von Heterosissaatgut

linien, etwa 10 aus, mischt dieselben und erzielt dadurch im folgenden Jahre eine natürliche Bestandeskreuzung, die das Heterosissaatgut für den Handel hervorbringt. Dieses Saatgut kann mit Erfolg mehrere Jahre nachgebaut werden, besonders dann, wenn alljährlich Massenauslesen vorgenommen werden. Die Ertragssteigerungen betragen etwa 16%; während durch einfache- und Doppelkreuzungen Ertragssteigerungen bis 30% erzielt werden können. — Selbstverständlich müssen die zu einer synthetischen Sorte vereinigten Linien sorgfältig ausgesucht werden auf Grund vorhergehender Testkreuzungen. Wenn auch leistungsstarke I-Linien nach Kreuzung eine stärkere Heterosis zeigen als leistungsschwache, so kann der genetische Wert einer I-Linie nicht allein auf Grund seiner Leistung ermittelt, sondern nur auf Grund der

ders in der Züchtung der Kleinwanzlebener Zuckerrübe, angewandt. Da mir dieses Zuchtverfahren für die weitere Entwicklung der Zuchtmethoden von Fremdbefruchtern von ausschlaggebender Bedeutung zu sein scheint, soll hier ganz kurz auf seine wesentlichen Grundzüge eingegangen werden (s. Abb. 2).

Hochwertige Rüben, die aus Einzelpflanzen-Nachkommenschaften (A-Stämmen) als Samenträger ausgelesen worden sind, werden abstammungsweise, getrennt durch breite Hanfstreifen, angebaut, so daß sich stets nur Geschwister- bzw. Halbgeschwisterpflanzen miteinander paaren können (s. Abb. 2; 1. Jahr). Es findet also eine schwache Inzucht statt. — Vor dem Auspflanzen werden die Rüben geteilt (verklont), um von der Einzelpflanze möglichst viel Saatgut zu gewinnen (3 kg und mehr). Im folgenden 2. Jahr wird

nun die Nachkommenschaft jedes Klons einer Leistungsprüfung in mehrfacher Wiederholung unterzogen. Auf Grund der Ergebnisse dieser sog. A-Stammvorprüfung wird im darauffolgenden 3. Jahr unseres Schemas die A-Stammhauptprüfung mit den bewährten Stämmen des Vorjahrs durchgeführt, indem auf das Reservesaatgut der verklonten Mutterrüben zurückgegriffen wird. Gleichzeitig wird von ihrem restlichen Saatgut eine Stecklingsvermehrung vorgenommen und eine Vermehrungspartelle mit normalen Rüben angelegt. Nach Verarbeitung der A-Stamm-Hauptprüfung werden von den besten Stämmen aus den zugehörigen Vermehrungspartellen Einzelrüben herausgenommen und untersucht. Die besten Mutterrüben werden verklont und abstammungsweise isoliert angebaut, womit der Züchtungszyklus wieder von vorn beginnt.

Von den Stecklingsvermehrungen werden ebenfalls nur die besten Stämme zur Samengewinnung im vierten Jahr angebaut, und zwar jeder Stamm räumlich isoliert, so daß wiederum infolge Geschwisterbefruchtung eine schwache Inzucht getrieben wird. — Im 4. Jahr werden nun außerdem Testkreuzungen zwischen den Stämmen durchgeprüft, von denen auf Grund ihrer überdurchschnittlichen Leistung Stecklingsvermehrungen laufen. Die Nachkommenschaften der Testkreuzungen werden im 5. Jahr in eine Leistungsprüfung gestellt, um festzustellen, welche Kreuzungen die stärkste Heterosis ergeben. Auf Grund dieser Testkreuzungen wird dann das Saatgut von den durch Stecklingssaat vermehrten und räumlich isolierten Stämmen gemischt. Diese Mischung wird im 6. Jahr als Stecklingssaat geräut und aus dieser im 7. Jahr das Hochzucht-Saatgut gewonnen, das für die Erzeugung der Fabrikrüben im 8. Jahr bestimmt ist. — Im 7. Jahr findet also eine Bestandeskreuzung statt. Es ist darauf zu achten, daß eine größere Zahl von Stämmen gemischt wird, nicht unter 10, da nur dann die Gewähr gegeben ist, daß fast ausschließlich Bestäubung zwischen Individuen verschiedener Stämme und nicht derselben stattfindet.

Während eines Züchtungszyklus wird also an zwei Stellen im 1. und 4. Jahr eine Inzucht durchgeführt, während im 7. Jahr Bestandeskreuzungen zur Erzeugung von Heterosissaatgut erfolgen. Dieses Saatgut darf nur für die Erzeugung von Fabrikrüben verwandt werden und nicht für weitere Saatgutvermehrungen, da sonst wieder Ertragsrückgänge zu erwarten sind. — Voraussetzung für eine erfolgreiche Durchführung dieses Zuchtprogramms ist die Gewinnung ausreichender Saatsmengen von den verklonten Mutterrüben, um die Stecklingsvermehrungen im notwendigen großen Umfang durchführen zu können.

Ich glaube, daß von der sinngemäßen Anwendung dieses Zuchtverfahrens besonders bei Gräsern, mehrjährigen Leguminosen, Möhren und anderen Gemüsearten noch erhebliche Fortschritte zu erzielen sind. —

Auf einen Punkt möchte ich bei der alleinigen Anwendung der Inzucht zur Erzielung homozygoter Stämme noch mit Nachdruck hinweisen. Es ist vielfach in der Praxis, besonders in der Kohlzüchtung, die Erfahrung gemacht worden, daß die Nachkommen aus Massenauslesen ertragreicher sind als die aus Individualauslesen mit Prüfung der Nachkommenschaft. Dies ist auch gar nicht verwunderlich, da bei jeder Individualauslese eine Inzucht getrieben wird, die beson-

ders bei einem räumlich isolierten Anbau der Stämme wirksam sein wird. Wir haben hieraus die Lehre zu ziehen, daß die Inzucht zur Erzielung homozygoter Stämme nur der erste Schritt bei der Anwendung unserer modernen Zuchtverfahren sein darf. Diesem ersten Schritt hat unmittelbar der zweite zu folgen, nämlich die ständige Kreuzung zur Erzielung von Heterosissaatgut oder der Versuch, mit Hilfe der Konvergenzzüchtung die Heterosis zu fixieren. —

In den letzten Jahren ist in der züchterischen Literatur viel über Pärchenzüchtung geschrieben worden; dabei sind aber wenige oder gar keine experimentellen Daten publiziert worden, besonders im Vergleich zu anderen Zuchtmethoden. Auch durch die Pärchenkreuzung können homozygote Stämme erzielt werden, wenn auch die Zahl der hierzu notwendigen Generationen länger ist als bei Selbstungen. Der Vorteil der Pärchenkreuzung gegenüber der Selbstung liegt in einer leichteren Samengewinnung durch den Fortfall von Störungen durch die Parasterilität. R. v. SENGBUSCH hat 1940 ein System von Pärchenkreuzungen vorgeschlagen unter Vermeidung von Inzuchtschäden. Aber auch in dieser so interessanten Studie werden keine experimentellen Daten zur Erhärtung der vorgeschlagenen Zuchtmethoden mitgeteilt.

Die alleinige Anwendung der Inzucht in der züchterischen Praxis ist nur dann statthaft, wenn die Inzucht als genetischer Analysator einer Population dient. Durch die Inzucht werden Gene, die sich als heterozygot verdeckt durch die dominanten Allele in einer Population befinden, als homozygot rezessive zur Herausspaltung gebracht und damit treten neue Eigenschaften in Erscheinung. Durch diese genetische Differenzierung sind schon viele wertvolle Formen bei den verschiedensten Kulturpflanzen gewonnen worden. Diese Formen werden meistens als Bausteine in der Kombinationszüchtung verwandt, so daß allein hierdurch etwaige Inzuchtschwächen, die bei ihrem Herausspalten auftreten, wieder zum Verschwinden gebracht werden. Auf Einzelheiten der Erfolge in der genetischen Differenzierung von Populationen möchte ich nicht eingehen. Eine schöne Zusammenstellung hierüber befindet sich bei PISSAREV, in dem Abschnitt über Inzucht des russischen Handbuches der Pflanzenzüchtung.

Der Erfolg dieser Differenzierungsmethode wird von der genetischen Zusammensetzung der Ausgangspopulation abhängen. Der Züchter gehe daher in seinen Inzuchtversuchen nicht von einer Population aus, sondern von einer Vielzahl. Die Widersprüche, die sich in den Ergebnissen der Inzucht bei derselben Kulturart finden, sind meistens auf ein genetisch verschiedenes Versuchsmaterial zurückzuführen. —

Trotz vieler offener Fragen sind die theoretischen Grundlagen der Inzucht- und Heterosiserscheinungen schon so weit geklärt und ihre Nutzenanwendung in der praktischen Züchtung schon so weit gediehen, daß die Anwendung der Inzucht-Heterosis bereits heute als selbständige Zuchtmethode in der praktischen Pflanzenzüchtung anzusprechen ist, die gleichberechtigt neben den Methoden der Auslesezüchtung, der Kombinationszüchtung und der experimentellen Mutationsauslösung (Mutationszüchtung) zu stellen ist. — Dieselbe Bedeutung, die der Übergang von der Auslesezüchtung zur Kombinationszüchtung für die Selbst-

befruchter gehabt hat, wird bei den Fremdbefruchtern die Einführung der Inzucht-Heterosis-Methode erlangen; und es ist zu erwarten, daß wir hierbei zu ähnlichen Ertragssteigerungen gelangen werden, wie bei den Selbstbefruchtern durch die Anwendung der Kombinationszüchtung. Voraussetzung hierfür ist, daß weiterhin an der theoretischen Grundlagenforschung dieses Problems gearbeitet wird und daß es möglich ist, in den praktischen Züchtbetrieben große vergleichende Versuchsserien in exakter Weise über die verschiedenen Verfahren bei der Einschränkung der Panmixie und der Erzeugung von Heterosissaatgut durchzuführen.

Literatur.

1. ASHBY, E.: Heterosis and the inheritance of quantitative characters. Proc. Roy. Soc. London S. B. Nr. 833, 123 (1937). — 2. BEUTTEL: Bastardierungsversuche in der Gattung *Streptocarpus* Lindl. II. Die Heterosis bei *Streptocarpus*hybriden. Z. f. Botanik 35, 49 (1939). — 3. EAST, E.: Heterosis. Genetics 21, 375 (1936). — 4. HORTH, G.: Eine Serie multipler Allele für Blütenzeichnung bei *Godetia*

amoena. Hereditas 26, 441 (1940). — 5. KAPPERT, H.: Heterosis und Inzuchtfragen. Züchter 2, 358 (1930). — 6. KEPPLER, E.: Inzuchtleistung und Bastardierungseffekt beim Radies (*Rapum sativum*). Z. f. Züchtung 23, 661 (1940). — 7. KRÜGER, U.: Die Wirkung einer Bestäubungsbeschränkung beim Roggen und ihre Erklärung. Züchter 17/18, 146 (1947). — 8. LANG, A., u. F. V. WETTSTEIN: Entwicklungsphysiologie. Fortschritte d. Bot. 10, 279 (1941). — 9. MÜNTZING, A.: Chromosomenaberrationen bei Pflanzen und ihre genetische Wirkung. Z. f. ind. Abst. u. Vererbungsl. 76, 323 (1939). — 10. NILSSON, H.: Eine Prüfung der Wege und Theorien der Inzucht. Hereditas 23, (1937). — 11. RICHEV, F. D.: The convergent improvement of selfed lines in corn. Amer. Naturalist 61, 430 (1927). — 12. RICHEV, F. D. and G. F. SPRAGUE: Experiment of hybrid vigor and convergent improvement in corn. Un. States Dep. of Agric. Techn. Bull. 267, 22 S. — 13. SCHNEIDER: Züchtung der Betarüben. Handbuch der Pflanzenzüchtung (Herausgegeben von ROEMER und RUDOLF) 4, 1 (1944). — 14. V. SENGBUSCH, R.: Pärchenzüchtung unter Ausschaltung von Inzuchtschäden. Forschungsdienst 10, 545 (194). — 10. STUBBE, H. u. K. PIRSCHLE: Über einen monogen bedingten Fall von Heterosis bei *Antirrhinum majus*. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 58, 546 (1940).

Vegetativ vermehrbare Birnenunterlagen¹.

Von P. G. DE HAAS.

Mit 5 Textabbildungen.

I. Stand der Frage.

Bei Birnen fehlt bisher in Deutschland jede art-eigene, vegetativ vermehrbare Birnenunterlage. Das ist ein Mangel von zweifellos wirtschaftlicher Bedeutung. Dieser Mangel ist nicht nur für die obstbauliche Praxis von großem Nachteil, sondern er wirkt sich auch sehr hemmend auf die wissenschaftliche Bearbeitung grundlegender Fragen aus. Es fehlt bisher jede Vergleichsgrundlage sowohl auf der Seite des Sämlings wie auch der Klonunterlagen.

Die Ursachen für das Fehlen von Birnen-Klon-Unterlagen sind auf die besonderen Schwierigkeiten, die bisher allen Versuchen zur vegetativen Vermehrung von *Pirus*-Arten entgegenstanden, zurückzuführen. Infolge der unbefriedigenden Ergebnisse ist die Zahl der in der Literatur vorhandenen Originalberichte über dieses Teilgebiet der Unterlagenfrage sehr gering. Auf eine gesonderte Besprechung der Literatur kann deshalb verzichtet werden.

Bisher werden folgende Unterlagen für Birnen verwendet:

a) S ä m l i n g e von Most- und Edelsorten, selten von Wildformen (meist werden sie unter der Bezeichnung *Pirus communis* geführt).

b) K l o n e von Quitten (*Cydonia oblonga*), vorwiegend von der *Angersquitte* ausgehend.

Diese Unterlagen haben folgende Nachteile:

1. Sie sind alle nicht frosthart genug. Besonders frostempfindlich ist die Quitte in allen bekannten Formen (auch Quitte A und die mit ihr identischen Pillnitzer Klone R 3 und R 5). Nur MITSCHURIN (14) berichtet von einer frostharten Quitte *Sewernaja*, die er aus der Kreuzung *Cydonia oblonga* (kaukasische Wildform) × *Cydonia vulgaris* (Sorte Sarepta) gewonnen hat.

Auch die handelsüblichen Sämlinge sind zu wenig frosthart. Da der ganze Formenkreis von *Pirus com-*

munis, dem alle bei uns vorkommenden Birnensorten entstammen (FISCHER-SCHMIDT, 17), nur beschränkt frostverträglich ist, kann aus ihm allein keine hohe Frostwiderstandsfähigkeit erwartet werden. Da der Birnenanbau allgemein an wärmere Standorte gebunden ist, kann er auch innerhalb unseres Klimas nicht so weit ausgebreitet werden wie der Apfelanbau. Man wird deshalb einerseits infolge einer erblich bedingten, stärker ausgeprägten Frostempfindlichkeit nicht so hohe Frostwiderstandsfähigkeit wie beim Apfel erreichen können, andererseits diese auch nicht in gleichem Maße zu verlangen brauchen. Die Frostempfindlichkeit der Quitten ist jedoch so groß, daß ihre Verwendung als Unterlagen auch an günstigeren Standorten nicht mehr verantwortet werden kann.

2. Sie sind weitgehend un verträglich.

Die Unverträglichkeitsstörungen treten wiederum bei Quitten am häufigsten auf. Ein großer Teil wirtschaftlich wichtiger Sorten ist bekanntlich nicht auf Quitten zu veredeln, während andere zwar zur Annahme des Edelauges führen, aber nachträglich große Ausfälle in der Baumschule aufweisen und wieder andere sicher anwachsen und gute Wuchsleistung vollbringen. Die Einschaltung solcher gut verträglicher Birnensorten als Zwischenveredlung zu unverträglichen Sorten ist für die Baumschulen ein zeitraubender und kostspieliger Notbehelf. Für den späteren Anbau ist diese Maßnahme weniger nachteilig, obwohl immer wieder grundsätzliche Bedenken gegen die zweifache Veredlung erhoben werden.

Bei Birnensämlingen kommt Unverträglichkeit nicht so allgemein vor wie bei Quitte. Sie tritt aber auch hier sowohl als echte physiologische Unverträglichkeit (vorzeitiges Absterben) wie auch als Remanenz (Kümmerswuchs) (KEMMER-SCHULZ, 9) auf und ist, wie HILKENBÄUMER (4) feststellte, besonders bei Sämlingen der Holzbirne (*P. com. piraster*), weniger bei Sortensämlingen verbreitet. Bemerkenswert ist,

¹ Abgeschlossen im September 1944.