

# QUANTITATIVE GENETIK

VON

GUNNAR E. HIORTH

# QUANTITATIVE GENETIK

VON

GUNNAR EILERT HIORTH

DOCTOR AGRICULTURAE, MAGISTER SCIENTIARUM

MIT 52 ABBILDUNGEN



SPRINGER-VERLAG  
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

1963

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

Ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages ist es auch nicht gestattet, dieses Buch oder Teile daraus auf photomechanischem Wege (Photokopie, Mikrokopie) oder auf andere Art zu vervielfältigen

© by Springer-Verlag OHG / Berlin · Göttingen · Heidelberg 1963

Library of Congress Catalog Card Number 63-21955

Printed in Germany

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften

Druck: Konrad Tritsch, Graphischer Großbetrieb, Würzburg

## Vorwort

Das vorliegende Buch entstand durch Umbearbeitung eines Manuskriptes vom halben Umfang, das im Jahre 1958 in Buenos Aires geschrieben wurde, damals aber wegen ungünstiger ökonomischer Verhältnisse zu einem vorzeitigen Abschluß gebracht werden mußte. Die Neubearbeitung erfolgte in den Jahren 1961—1962 an den Bibliotheken der niederländischen Landwirtschaftlichen Universität Wageningen mit ökonomischer Hilfe von Norwegens allgemeinwissenschaftlichem Forschungsrat, dem ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank aussprechen möchte. Zahlreichen Bibliotheken in Buenos Aires und in Wageningen bin ich für eine effektive Unterstützung meiner Studien zu großem Dank verpflichtet.

Die Mehrzahl der Gesichtspunkte, die der Ausformung dieses Buches zugrunde liegen, waren schon im ursprünglichen Manuskript des Jahres 1958 enthalten. Aber erst im Jahre 1962 gelang es bei der Reinschrift der einzelnen Kapitel eine Reihe von anscheinenden Widersprüchen zwischen diesen Gesichtspunkten zu beseitigen oder zu reduzieren und auf diese Weise zu einer einheitlicheren Interpretation der fundamentalen Probleme zu gelangen. Die Konklusionen, die sich hierbei ergaben, sind in verschiedenen Abschnitten des Buches schon eingehend behandelt. Andererseits war es bei dem heutigen Stand der Dinge noch nicht möglich, solche Gesichtspunkte und Konklusionen auf alle Probleme der Quantitativen Genetik zu erstrecken. In Teilen des Manuskriptes wurden daher ältere Auffassungen noch nicht eliminiert. Vielfach wurde auch auf eine Interpretation der Phänomene verzichtet, um größeres Gewicht auf ihre Beschreibung zu legen. Die Diskussionen der Dominanzverhältnisse der Gene der Quantitativen Genetik wurden stark reduziert, da sie nach neueren Erkenntnissen weniger Bedeutung haben als man dies früher annahm.

Die Literatur des Jahres 1960 wurde noch relativ vollständig berücksichtigt, die des Jahres 1961 nur zum geringen Teil. — Leider gelang es nicht, die Literatur aus den ersten beiden Jahrzehnten dieses Jahrhunderts so gründlich zu studieren wie erwünscht. Der allgemeine Eindruck ist, daß der Forscher viel von dieser älteren Literatur lernen kann. In jenen Zeiten experimentierte man zwar schlechter als heute, aber andererseits diskutierte man die Probleme auf allseitigere Weise, indem die Richtung der Beobachtung, des Forschens und Denkens nicht so einseitig in bestimmte Kanäle geleitet war. Erst bei einem vorurteilslosen Studium dieser älteren Literatur versteht man, wieviele Erscheinungen und Probleme sich noch studieren lassen.

Die Quantitative Genetik hat noch kein solides Fundament. In krasser Ausdrucksweise könnten wir sie in einigen Hinsichten mit einem „bodenlosen Sumpf“ vergleichen. Das beste was man tun kann, um einen solchen Sumpf zu erforschen, ist zunächst um ihn herum zu gehen. Dies heißt in diesem Zusammenhang, von allen möglichen besser fundierten Erfahrungen und Gesichtspunkten ausgehend versuchen, konzentrisch in das Unbekannte vorzudringen, ähnlich wie dies die Geographen vergangener Jahrhunderte mit den damaligen großen „weißen“ Arealen der Weltkarte machten.

Die unbekanntem Fundamente der Quantitativen Genetik lassen sich allem Anschein nach mit gewöhnlichen genetisch/physiologischen Methoden untersuchen, vorausgesetzt, daß der Forscher eine genügende Ausdauer zeigt. Man sollte sich nämlich von Anfang an an den Gedanken gewöhnen, daß sich wesentliche Fortschritte auf diesem Gebiete nur durch langwierige, geduldige Experimente erzielen lassen, und daß in der Quantitativen Genetik noch mehr als in der Qualitativen BATESONs bekannter Ausspruch gilt: "Treat your exceptions".

G. HJORTH

## Inhalt

	Seite
Einführung . . . . .	1
Kapitel 1 Selektion in Gemischen und in reinen Linien . . . . .	4
I. Historische Einleitung . . . . .	4
II. JOHANNSENs Untersuchungen an Bohnen . . . . .	6
III. Künstliche Herstellung reiner Linien . . . . .	10
IV. Asexuelle Linien . . . . .	14
V. Moderne Betrachtungen . . . . .	15
Kapitel 2 Statistik und Versuchstechnik . . . . .	16
I. Variationskurven . . . . .	16
II. Die Standardabweichung . . . . .	20
III. Prüfung einer Kurve auf Normalität . . . . .	25
IV. Versuchstechnik . . . . .	27
Kapitel 3 Elemente der quantitativen Genetik . . . . .	34
I. Charakteristika quantitativer Vererbung . . . . .	34
II. Analyse der genetischen Effekte . . . . .	50
III. Der Ertrag . . . . .	54
Kapitel 4 Beispiele . . . . .	59
Kapitel 5 Genetische Komplikationen; Effekte der Umwelt . . . . .	73
I. Genkonversion . . . . .	73
II. „Perigene“ Vererbung . . . . .	74
III. Effekte der Umwelt . . . . .	86
IV. Erfahrungen an Inzuchten . . . . .	89
Kapitel 6 Genaktion und Geninteraktion . . . . .	94
I. Analyse des Gens . . . . .	94
II. Heterozygotieeffekte . . . . .	101
III. Geninteraktion . . . . .	109
IV. Die Theorie der pseudopolymeren Gene . . . . .	113
Kapitel 7 Genetisch-physiologische Kontrollen . . . . .	119
I. Theorie der residuellen Effektivität . . . . .	119
II. Nachweis residueller Effektivität . . . . .	126
III. Analyse der Kontrollen . . . . .	130
Kapitel 8 Theoretische Populationsgenetik . . . . .	141
I. Genhäufigkeit in panmiktischen Populationen . . . . .	141
II. Selektion . . . . .	145
III. Mutationen . . . . .	152
IV. Die Größe der Populationen . . . . .	156
Kapitel 9 Mutationen . . . . .	159
I. Allgemeines . . . . .	159
II. Die selektiven Werte der Mutationen . . . . .	164
III. Analyse von Populationen . . . . .	169
Kapitel 10 Konkurrenz und Kooperation . . . . .	177
I. Populationsdichte . . . . .	177
II. Interaktionen zwischen Genotypen . . . . .	180
III. Selektive Effekte bei Autogamen . . . . .	185
IV. Allogame Organismen . . . . .	194

Kapitel 11	Assoziation . . . . .	199
	I. Probleme der Korrelation . . . . .	199
	II. Beispiele für Assoziation von Charakteren . . . . .	202
	III. Chromosomale Methoden . . . . .	209
	IV. Theorie der Segmentgröße . . . . .	210
Kapitel 12	Inzucht . . . . .	220
	I. Manifestation der Inzucht . . . . .	220
	II. Theorien der Inzuchtdepression . . . . .	230
	III. Inzucht in Populationen . . . . .	236
	IV. Systeme und Methoden der Inzucht . . . . .	242
Kapitel 13	Selektion bei Autogamen . . . . .	251
	I. Methoden und Prinzipien . . . . .	251
	II. Erblichkeitsanteil (heritability) . . . . .	268
Kapitel 14	Selektion bei Allogamen . . . . .	274
	I. Methoden der Züchtung . . . . .	274
	II. Prinzipien der Selektion . . . . .	287
	III. Nebeneffekte der Selektion . . . . .	290
	IV. Formen und Aspekte der Selektion . . . . .	295
Kapitel 15	Selektionsresistenz . . . . .	300
	I. Die Struktur der Populationen . . . . .	300
	II. Theorie der Selektionsresistenz . . . . .	306
	III. Erfahrungen an selektierten Stämmen . . . . .	311
Kapitel 16	Heterosis I. Manifestation und biologische Bedeutung . . . . .	320
	I. Geschichte und Wesen der Heterosiszüchtung . . . . .	320
	II. Manifestation der Heterosis . . . . .	324
	III. Biologische Betrachtungen . . . . .	334
Kapitel 17	Heterosis II. Genetische Aspekte . . . . .	340
	I. Komplikationen . . . . .	340
	II. Effekte der Dominanz . . . . .	342
	III. Effekte der Heterozygotie . . . . .	347
	IV. Interaktionen . . . . .	353
	V. Genomale Effekte . . . . .	355
	VI. Heterosis bei autogamen Objekten . . . . .	357
	VII. Hybride Populationen . . . . .	359
Kapitel 18	Heterosis III. Kombinationseignung . . . . .	365
	I. Allgemeines . . . . .	365
	II. Selektion in spaltenden Inzuchtlinien . . . . .	379
	III. Recurrente Selektion auf Kombinationseignung . . . . .	388
Kapitel 19	Weitere Methoden und Probleme der Züchtung . . . . .	396
	I. Methoden der Selektion . . . . .	396
	II. Folgegenerationen von Kreuzungen . . . . .	401
	III. Probleme der Züchtungsgenetik . . . . .	407
	IV. Technische Probleme . . . . .	413
Kapitel 20	Das System der Variabilität . . . . .	419
	I. Die Variabilität der Kulturpflanzen . . . . .	419
	II. Bausteine der Evolution . . . . .	421
	III. Aufrechterhaltung der Variabilität . . . . .	422
	IV. Speicherung und Maskierung der Variabilität . . . . .	423
	V. Monomorphe und polymorphe Populationen . . . . .	425
	VI. Die erbliche Belastung der Populationen . . . . .	425
Kapitel 21	Diskussionen und Konklusionen . . . . .	427
	I. Die genetischen Grundlagen des Ertrages . . . . .	427
	II. Probleme der progressiven Inzucht . . . . .	433
	III. Probleme der Selektion . . . . .	437
	Namenverzeichnis . . . . .	444
	Sachverzeichnis . . . . .	451
	Literatur am Schluß jedes Kapitels.	

# Einführung

## Quantitative und qualitative Charaktere

Man unterscheidet in der Genetik zwischen quantitativen und qualitativen Charakteren. Erstere sind durch eine kontinuierliche Variation in Dimensionen, Konzentrationen, Intensitäten oder anderen meßbaren Eigenschaften charakterisiert. Beim Menschen variiert z. B. die Höhe oder das Gewicht kontinuierlich von einem Extrem zum anderen, bei der Rübe der Zuckergehalt, beim Weizen Reifezeit und Ertrag. Qualitative Charaktere zeichnen sich dagegen durch diskontinuierliche Variation aus, d. h. die verschiedenen Ausprägungen des betreffenden Charakters, die wir in einer Population antreffen, sind nicht durch Übergangsformen verbunden oder solche Übergangsformen sind seltener als die typischen Ausprägungen. In den Erbsenäckern eines Landes treffen wir z. B. in erster Linie Individuen mit rotviolettten oder mit weißen Blüten. Gelegentlich finden wir noch einige andere Farbstufen, z. B. hellrote. Aber die Anzahl der gewöhnlicheren Stufen ist begrenzt, und in Kreuzungen erhalten wir scharfe Spaltungen. Die großen Fortschritte der Genetik in den ersten Jahrzehnten dieses Jahrhunderts wurden in erster Linie dadurch ermöglicht, daß man unter den zahllosen erblichen Unterschieden der besseren Versuchsobjekte eine strenge Auswahl traf, indem man die Charaktere aussuchte, die sich am leichtesten identifizieren ließen und die schärfsten Spaltungen zeigten.

Mit den übrigen Charakteren und besonders mit den quantitativen, wußte man zunächst nicht viel anzufangen. Zu Beginn dieses Jahrhunderts standen zwei Auffassungen einander steil gegenüber. Nach der einen zeigten die quantitativen Charaktere in Kreuzungen keine scharfe Spaltung von erblichen Einheiten, sondern eine „Mischvererbung“, indem die erblichen Faktoren der divergenten Elterntypen in der Deszendenz der Kreuzungen nicht mehr in ihrer ursprünglichen Form herauspalteten, sondern eine intermediäre Form annahmen. Nach der anderen Auffassung dagegen zeigten die Erbfaktoren der quantitativen Unterschiede eine genau so scharfe Spaltung wie die der qualitativen, diese Spaltung würde indessen in ihrer äußeren Erscheinung durch nichterbliche Effekte des Milieus verschleiert. Obgleich diese beiden Auffassungen keine sich ausschließenden Alternativen zu sein brauchen, indem die Vererbung auf mehreren Komponenten beruhen könnte, die sich in dieser Hinsicht verschieden verhalten, hat man sie doch meist als Alternativen betrachtet. Auf Grund von relativ oberflächlichen Untersuchungen akzeptierte die überwiegende Mehrzahl der Forscher die Spaltungstheorie, ausgebaut durch die recht elastische Theorie der polymeren Gene. Wenn einige Phänomene nachweislich nicht mit dieser Theorie übereinstimmten, so wurden sie übersehen oder als Ausnahmen von untergeordneter Bedeutung betrachtet.

## Quantitative Genetik versus genetische Biometrie

Im großen und ganzen ließen sich die meisten Erfahrungen über Vererbung quantitativer Unterschiede durch die Theorie der polymeren Gene erklären, die wir in späteren Kapiteln besprechen. Aber von strikten Beweisen ist selten die Rede.

Wegen der außerordentlichen Mühsamkeit exakter Analysen in Fällen quantitativer Vererbung kamen die meisten Genetiker bald zu dem fraglichen Schluß, daß diese Probleme sich nicht für die Erforschung mit Hilfe rein genetischer Methoden eignen, sondern daß sie besser durch statistisch orientierte summarische Verfahren aufzuklären wären. Es entstand somit die sogenannte biometrische Genetik, die in relativ kurzer Zeit eine so große Beliebtheit gewann, daß sie die eigentliche genetische Forschung auf diesem Gebiet in den Hintergrund drängte.

Eine Durchsicht der biometrischen Literatur zeigt, daß einige biometrische Methoden der Genetik unschätzbare Dienste erwiesen haben. Andererseits finden wir, daß die Hauptmasse der heutigen biometrischen Forschung Modelle und Methoden benutzt, die auf unbewiesenen, ungenauen und z. T. mehr oder minder falschen Prämissen aufbauen. Wenn wir diese Prämissen näher studieren, erscheint es uns fraglich, ob auf solcher Grundlage entscheidende Fortschritte zu erzielen sind, zumal wenn wir außerdem den Eindruck bekommen, daß die Mehrzahl der laufenden Untersuchungen keine realen Fortschritte bringen, sondern manchmal sogar die bestehende Verwirrung vergrößern.

Dies soll nun keineswegs bedeuten, daß wir die biometrische Forschung gering-schätzen. Sondern es scheint uns, daß es zur Zeit besser wäre, quantitative Genetik und genetische Biometrie als getrennte Forschungsgebiete zu betrachten. Der Genetiker sollte nur statistische Methoden und Modelle benutzen, deren Prämissen er selber als einwandfrei betrachtet, und die außerdem nachweislich zu konkreter Erweiterung unserer Kenntnisse führen. Für den Biometriker dagegen wollen wir keine Vorschriften und Empfehlungen machen. Er sollte ungehindert an seinen Modellen arbeiten, bis er etwas Brauchbares findet. Je intensiver er arbeitet, desto früher mögen die gewünschten Fortschritte kommen. Selbst für Modelle, die auf fraglichen Prämissen aufbauen, mag man nützliche Anwendungen finden. — Aber bevor irgendeine biometrische Methode in die eigentliche quantitative Genetik eingeführt wird, sollte sie einer kritischen und allseitigen Prüfung an geeignetem Material unterworfen werden. Es genügt nicht, daß sie dem deduktiven Statistiker als einwandfrei erscheint.

### Die Aufgabe dieses Buches

Wenn wir versuchen, eine reinliche Trennung zwischen genetischer Biometrie und quantitativer Genetik vorzunehmen, so bleiben freilich nur Rudimente einer quantitativen Genetik übrig. Wenn wir dieselben näher analysieren, so überrascht uns zunächst die Einseitigkeit und Unzulänglichkeit der vorliegenden Untersuchungen, der Mangel an positivem Wissen. Aber betrachten wir diese Rudimente einer quantitativen Genetik in engster Anlehnung an vergleichbare Erfahrungen aus der qualitativen Genetik sowie in ihren verschiedensten physiologisch-biologischen Perspektiven, so gelingt es vielleicht dennoch, auf dieser Grundlage eine vorläufige Übersicht über die Kernprobleme der quantitativen Genetik zu gewinnen. In Anbetracht solcher Verhältnisse müssen wir indessen in unserer Darstellung das eigentliche Gebiet der quantitativen Vererbung häufig verlassen, um bis in weiter Ferne nach Bausteinen zu suchen, die für ein neues Fundament dieser Wissenschaft brauchbar erscheinen.

Nun gibt es in der quantitativen Genetik Unterschiede, die eine einfache oder eine komplexe Grundlage haben. Höhenunterschiede bei autogamen Kulturpflanzen wie Erbse und Sorghum können scharf wie die besten qualitativen Charaktere spalten. Höhenunterschiede bei natürlichen Rassen allogamer Arten werden schon meist wesentlich komplizierter vererbt. Charaktere, die ein Ausdruck für die allgemeine Effektivität des genetisch-physiologischen Systems der Organismen sind, wie Ertrag oder Öl- und Proteingehalt der Samen, Fettprozent der Milch, können eine äußerst komplizierte Grundlage haben, indem sie von Hunderten von genetischen Faktoren

beeinflusst werden. Wenn wir dennoch in unserer Darstellung großes Gewicht auf den am meisten komplexen Charakter legen, den Ertrag, so kommt dies daher, daß an der Regulierung höchst komplexer Funktionen einfache Prinzipien beteiligt sein können, die manchmal gerade an den komplexen Funktionen am klarsten zum Ausdruck kommen. Der Ertrag kann mit der Funktion einer komplexen Maschine verglichen werden, deren einfachere Teile, sich nur auf Grundlage der generellen Funktion erklären lassen. Mit anderen Worten könnten wir sagen, daß auf biologischem Gebiet durch Wechselwirkungen zwischen dem Einfachen und dem Komplexen oft sowohl das Einfache wie das Komplexe am besten verstanden wird, wie es auch aus späteren Diskussionen hervorgehen wird.

Abgesehen von solcher abstrakten Motivierung sind wir der Ansicht, daß die Genetik die einfacher bedingten quantitativen Unterschiede in hohem Grade vernachlässigt hat. Die Mehrzahl der Forscher war so stark von der alleinigen Richtigkeit der akzeptierten Vorstellungen überzeugt, daß sie sich mit oberflächlichen Untersuchungen begnügte. Widersprüche zwischen theoretischer Erwartung und experimentellen Befunden, die nach näherer Untersuchung verlangen, wurden entweder übersehen oder „wegekklärt“. Die genetische Analyse stoppt gewöhnlich an den Punkten, da sie interessant werden könnte. Unter diesen Umständen ist es mit Schwierigkeiten verbunden, einwandfreie, eindeutige und unkomplizierte Beispiele für die einfacheren Prinzipien quantitativer Vererbung in der Literatur nachzuweisen. Sie mögen existieren, sind aber noch nicht systematisch zusammengestellt.

### Theoretische Forschung versus Züchtung

Es gibt zwar zahlreiche Untersuchungen über quantitative Vererbung bei *Drosophila* und anderen Standardobjekten der zoologischen Genetik. Die vorliegenden Analysen haben indessen ihre Begrenzungen. Denn es ist durchaus nicht einfach, den Eiertrag oder das Körpergewicht von *Drosophila* zu messen, und solche Untersuchungen haben daher meist geringeren Umfang als wünschenswert. Außerdem ist das Milieu für *Drosophila* in dieser Hinsicht gewöhnlich reichlich variabel, indem z. B. das Futter durch Gärung und andere Prozesse periodisch tiefgehende Veränderungen erleidet. Schließlich wird die quantitative Vererbung bei *Drosophila* durch die Eigentümlichkeiten des genetischen und reproduktiven Systems dieser Gattung und durch die hohen selektiven Kräfte, die bei einem so kurzlebigen und fertilen Objekt in Wirksamkeit sind, in starkem Grade modifiziert, so daß sich Erfahrungen an dieser Gattung nur mit Vorsicht für andere Objekte verwerten lassen.

Unter diesen Umständen liegt das Hauptgewicht der Untersuchungen über quantitative Vererbung bei geeigneten Kulturpflanzen, wie Mais und Gerste. Diese Untersuchungen werden in wechselnden Proportionen aus theoretischen und praktischen Motiven ausgeführt. Gewöhnlich liegt jedoch der Schwerpunkt auf der Praxis, d. h. auf züchterischem Gebiet. Die Gesichtspunkte des Genetikers und des Züchters sind verschieden. Der Genetiker würde zunächst die Vererbung eines quantitativen Charakters, z. B. des Ertrages, in einer so konstanten Umgebung wie möglich studieren, um zu sehen, wie sich unter diesen Bedingungen die Erbfaktoren auswirken. Danach würde er das Milieu nach gewissen Prinzipien variieren, um die Reaktionen der verschiedenen Genotypen auf bestimmte, quantitativ seriierbare Milieutypen zu untersuchen. Der Züchter dagegen wünscht direkt den Ertrag verschiedener Varietäten im Bereich der gewöhnlichen, unregelmäßigen Milieuschwankungen (Wetter, Bodenverhältnisse . . .) einer Lokalität oder eines kleineren oder größeren Distriktes kennenzulernen. Da der Züchter gewöhnlich über sehr viel mehr technische Hilfsmittel verfügt als der Theoretiker, ist die Forschung über quantitative Vererbung zum Nachteil beider Wissenschaften enger an die Züchtung als an die eigentliche Genetik geknüpft.

Unter diesen Umständen müssen wir uns im folgenden mit vielen Problemen der praktischen Züchtung befassen. Es besteht indessen nicht die Absicht, ein Lehrbuch für Pflanzenzüchter zu schreiben, sondern eine Übersicht über die Probleme zu geben, die für die allgemeine Vererbungstheorie die größte Bedeutung haben. Viele dieser Probleme können hier nur angedeutet werden, indem wir im übrigen auf den Abschnitt allgemeine Literatur des Literaturverzeichnisses (S. 442) verweisen.

## Kapitel 1

# Selektion in Gemischn und in reinen Linien

## I. Historische Einleitung

### 1. Erfahrungen der Pflanzenzüchter<sup>1,2</sup>

Im 19. Jahrhundert gab es unter Biologen und Züchtern zwei verschiedene Richtungen, von denen die eine die relative Stabilität der erblichen Charaktere betonte, die andere ihre Veränderlichkeit und kontinuierliche Variation. Außerdem spielen in den Diskussionen dieser Periode die „sports“, sprunghafte erbliche Änderungen, die zum Teil dem modernen Begriff der Mutation entsprechen, eine gewisse Rolle.

Repräsentanten der ersten Richtung befanden sich besonders unter Züchtern, die mit selbstbefruchtenden (*autogamen*) Gewächsen arbeiteten. PATRICK SHIREFF, ein schottischer Züchter, fand z. B. im frühen Teil des 19. Jahrhunderts in seinen Weizen- und Haferäckern einzelne abweichende Pflanzen. Indem er die Samen solcher Pflanzen getrennt erntete und ihre Nachkommenschaft in allen folgenden Generationen getrennt hielt, benutzte er das Prinzip der Individualauslese. Mit dieser Methode gelang es ihm, neue, verbesserte Varietäten zu erzeugen.

Das Prinzip der Individualauslese wurde in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts von VILMORIN und anderen weiter ausgebaut. Indem die Pflanzen nicht nur auf Grund ihrer individuellen Eigenschaften sondern auch auf Grund der Beschaffenheit ihrer Nachkommenschaften ausgelesen wurden, und diese Nachkommenschaften mit verbesserter Technik verglichen wurden, entstand die Methode der Individualauslese mit Nachkommenschaftsbeurteilung. Eine große Reihe von damals weit kultivierten Handelsvarietäten verschiedener Kulturpflanzen wurden mit Hilfe dieser Methode und ihrer Varianten hergestellt. Gegen Ende des 19. Jahrhunderts fand HJALMAR NILSSON, damals Direktor der schwedischen Saatzuchtinstitution in Svalöf, bei genauen Untersuchungen über botanische Differenzen bei kultivierten Weizenvarietäten, daß die Nachkommenschaften von einzelnen Pflanzen eine auffällig größere Gleichförmigkeit zeigen konnten als die Varietäten, aus denen sie stammten. Dies legte den Schluß nahe, daß die Varietäten aus Mischungen von zahlreichen konstanten Typen bestanden, deren Unterschiede allerdings sehr klein sein konnten.

Alle diese Untersuchungen führten zu der Erkenntnis, daß bei autogamen Arten der Schwerpunkt der Selektion auf der initialen Auslese von Einzelpflanzen oder Einzelpflanzen-Nachkommenschaften lag. Die Eigenschaften solcher Auslesen konnten einen hohen Grad von Stabilität in allen folgenden Generationen zeigen. Gerade auf der Stabilität der Charaktere beruhte der Erfolg der Züchter. Die spätere Selektion innerhalb der ausgelesenen Linien erwies sich von untergeordneter Bedeutung.

<sup>1</sup> HAYES u. Mitarb. (1955). <sup>2</sup> SCHEIBE (1951).

Diese Erfahrungen standen in einem gewissen Gegensatz zu DARWINs im Jahre 1859 veröffentlichten Theorie der natürlichen Selektion, in der eine kontinuierliche erbliche Variation angenommen wird, sowie eine progressive Veränderung der Merkmale durch Selektion, die zahlreiche Generationen hindurch in derselben Richtung fortgesetzt wird. Diese Vorstellungen von DARWIN wurden zunächst scheinbar durch statistische und experimentelle Untersuchungen seines Veters GALTON über die Vererbung quantitativer Merkmale gestützt.

## 2. GALTONs Rückschlagsgesetz<sup>1</sup>

GALTON studierte z. B. die Erbllichkeit der Höhe des Menschen, indem er die Höhe einer größeren Anzahl von Elternpaaren mit der ihrer erwachsenen Kinder verglich. Ein Teil seines Materials ist in stark vereinfachter Form in Tabelle 1 wiedergegeben. Die Elternpaare wurden in Höhenklassen vom Spielraum eines englischen Zolls eingeteilt, wobei als Höhe eines Elternpaares der Durchschnitt beider Eltern benutzt wurde. Ein Vergleich von Zeile 1 mit Zeile 2 zeigt, daß eine ausgeprägte Korrelation zwischen der Höhe der Eltern und dem Mittel ihrer Nachkommen besteht, indem die Werte der Nachkommen in Klasse 1—9 in gleicher Rangordnung ansteigen wie bei

Tabelle 1.

GALTONs Untersuchungen über Korrelation der Höhe der Eltern und ihrer Nachkommen beim Menschen. Höhenangaben in englischen Zoll

DE = Abweichung der betreffenden Elternklasse vom Mittel der Elterngeneration 68,3.

DN = Abweichung des Mittelwertes ihrer Nachkommen vom Mittel der Nachkommengeneration 68,2.

Z	Klassen	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Mittel
1	Eltern. . .	64,5	65,5	66,5	67,5	68,5	69,5	70,5	71,5	72,5	68,3
2	Nachkommen	65,8	66,7	67,2	67,6	68,3	68,9	69,5	69,9	72,2	68,2
3	DE. . . .	-3,8	-2,8	-1,8	-0,8	+0,2	+1,2	+2,2	+3,2	+4,2	
4	DN. . . .	-2,4	-1,5	-1,0	-0,6	+0,1	+0,7	+1,3	+1,7	+4,0	
5	DN/DE. .	(0,63)	0,54	0,56	(0,75)	(0,5)	0,58	0,59	0,53	(0,95)	

den Eltern. Diese Beziehungen werden verdeutlicht, wenn wir statt der absoluten Zahlen die Abweichungen vom Mittelwert der betreffenden Generation, 68,3 für die Eltern und 68,2 für die Nachkommen, vergleichen, siehe Zeile 3 und 4. Zeile 5 gibt für jede Klasse den Quotienten der Abweichungen von Nachkommen und Eltern. Wir haben einige Werte eingeklammert, da sie wegen geringer Individuenzahl unsicher sind oder da Quotienten kleiner Zahlen großen Schwankungen ausgesetzt sind. Betrachten wir die übrigen Werte, so zeigen diese auch ohne moderne statistische Methoden eine große Gleichförmigkeit. Wir finden ungefähr 56% der elterlichen Abweichungen vom Mittelwert in der Nachkommenschaft wieder, 44% der Abweichungen gehen also verloren. Es sei betont, daß diese Angaben nur für Durchschnitte gelten, da die Nachkommen einer jeden Elternklasse eine ziemlich große Variationsbreite zeigen.

Auf Grund dieser Erfahrungen stellte GALTON sein berühmtes Regressionsgesetz auf. Nach diesem fallen die Abweichungen der Nachkommen vom Mittel ihrer Generation in die selbe Richtung wie die der Eltern, sind aber kleiner. Die Nachkommen zeigen mit anderen Worten einen partiellen Rückschlag zum Mittel der Population.

GALTON führte eine analoge Untersuchung bei der Zierpflanze *Lathyrus odoratus* aus, indem er die Samen einer Probe dem Gewicht nach in verschiedene Größenklassen

<sup>1</sup> JOHANNSEN (1903, 1926).

einteilte und für jede Größenklasse das Samengewicht der Nachkommen feststellte. Im Prinzip wurden ähnliche Verhältnisse gefunden wie für die Höhe beim Menschen; der Rückschlag zum Mittelwert der Varietät war indessen wesentlich stärker, indem nur etwa ein Viertel der elterlichen Abweichung bei den Nachkommen wiedergefunden wurde. Es lag nahe zu schließen, daß das Rückschlaggesetz allgemein gültig ist, daß aber der Grad der Erbllichkeit der Abweichungen bei verschiedenen Objekten und Charakteren verschieden ist.

GALTON'S Gesetz, das im Jahre 1889 aufgestellt wurde, hatte für die Züchter seiner Zeit beträchtliches Interesse. Es zeigte, daß die Selektion elterlicher Charaktere einen großen Einfluß auf die Beschaffenheit der Nachkommenschaft hat. Man zog außerdem den Schluß, daß die Selektion in jeder Generation wiederholt werden müßte, da sonst der betreffende Charakter sehr bald zum Durchschnitt der betreffenden Rasse oder Art rückschlagen würde.

## II. JOHANNSEN: Untersuchungen an Bohnen<sup>1</sup>

### 1. Das Ausgangsmaterial

Daß die entgegengesetzten Erfahrungen über die Wirkungen der Selektion mit der Methode der Selektion in Zusammenhang stehen, läßt sich bei autogamen Pflanzen leicht demonstrieren, wenn zwei verschiedene Methoden am selben Objekt verglichen werden. Die grundlegenden Untersuchungen auf diesem Gebiet wurden von dem dänischen Forscher W. JOHANNSEN im Jahre 1901 an einer gewöhnlichen Handelsvarietät von niedrigen braunen Bohnen eingeleitet. Die Bohne, *Phaseolus vulgaris*, ist unter den ökologischen Verhältnissen Dänemarks eine streng selbstbestäubende Art, weshalb die Handelsorten sich ohne Schwierigkeiten rein halten lassen. Die benutzte Varietät war in Samen- und Blütenfarbe, sowie in zahlreichen anderen Charakteren, die die Hunderte von Bohnenvarietäten unterscheiden, anscheinend völlig einförmig. Der Versuch begann damit, daß im Jahre 1901 19 Pflanzen aus dieser Handelsvarietät einzeln geerntet wurden und ihre Nachkommenschaft in allen folgenden Generationen getrennt ausgesät und geerntet wurde. Auf diese Weise wurden 19 reine Linien errichtet. Unter diesem Terminus versteht JOHANNSEN die Summe aller Nachkommen in allen Generationen, die von einer einzigen absolut homozygoten Ausgangspflanze durch konsequente Selbstung hervorgehen. Die 19 Pflanzen des Jahres 1901 gaben 1902 zusammen 524 Nachkommen, von denen Proben von zusammen 5494 Samen einzeln gewogen wurden.

### 2. Statistische Methoden

#### a) Selektion in einer Mischung

Bei der statistischen Analyse dieses Materials wurden zwei verschiedene Methoden angewandt. Zunächst wurden die 524 Muttersamen des Jahres 1901 als eine Einheit betrachtet, indem ihre Abstammung von den 19 Ausgangspflanzen nicht berücksichtigt wurde. Wenn nun diese Muttersamen in Gewichtsklassen von 10 Centigramm Spielraum eingeteilt werden, und das aus jeder dieser Gewichtsklassen hervorgehende Material von „Tochterbohnen“, also Samen der Tochterpflanzen des Jahres 1902, auf gleiche Weise gewogen wird, so erhält man die in Tabelle 2 wiedergegebenen Ergebnisse. Wir sehen, daß gewisse Beziehungen zwischen dem Gewicht der Mutter- und Tochterbohnen bestehen. Dies wird noch deutlicher, wenn wir dieses Material ebenso

<sup>1</sup> JOHANNSEN (1903, 1926).

anordnen, wie GALTONs Material über die Höhe des Menschen, Tabelle 3. Wir sehen dann, daß die Abweichungen vom Mittel der respektiven Generation bei Mutter- und Tochterbohnen stets in die gleiche Richtung fallen. Die Rangordnung der Abweichun-

Tabelle 2.

*Beziehungen zwischen Gewicht von Muttersamen und Tochtersamen in einer Varietät von braunen Bohnen*

Die Zahlen der Tabelle geben die Anzahl der Tochterbohnen in den verschiedenen Gewichtsklassen. Die 5494 gewogenen Tochtersamen stammen von 524 Muttersamen von 19 Ausgangspflanzen

Gewicht der Mutterbohnen	Gewicht der Tochterbohnen									
	10	20	30	40	50	60	70	80	90	Mittel
20	—	1	15	90	63	11	—	—	—	43,8
30	—	15	95	322	310	91	2	—	—	44,5
40	5	17	175	776	956	282	24	3	—	46,2
50	—	4	57	305	521	196	51	4	—	48,9
60	—	1	23	130	230	168	46	11	—	51,9
70	—	—	5	53	175	180	64	15	2	56,0
Summe	5	38	370	1676	2255	928	187	33	2	47,92

gen ist bei beiden Generationen die gleiche. In dieser Hinsicht stimmt das Ergebnis gut mit GALTONs Regressionsgesetz überein. Die Erbllichkeit der Abweichungen im Samengewicht ist zwar relativ gering, indem wir nur knapp ein Viertel der mütterlichen Abweichung in der Nachkommenschaft wiederfinden. Statistisch ist jedoch eine Korrelation der Abweichungen in beiden Generationen einwandfrei nachgewiesen.

Tabelle 3.

*Vergleich der Abweichungen der Tochtersamen und Muttersamen vom Mittel der respektiven Generationen*

Material aus Tabelle 2

Gewicht der Muttersamen M	20	30	40	50	60	70	Mittel
Mittel der Muttersamen M	43,8	44,5	46,2	48,9	51,9	56,0	44,8
Mittel der Tochtersamen T	43,8	44,5	46,2	48,9	51,9	56,0	47,9
Abweichungen vom Mittel:							
Muttersamen DM	—24,3	—14,3	—4,3	+5,7	+15,7	+25,7	
Tochtersamen DT	—4,1	—3,4	—1,7	+1,0	+4,0	+8,1	
DT/DM	0,17	0,24	0,40	0,18	0,25	0,32	

### b) Selektion innerhalb von reinen Linien

Wenn aber die 19 verschiedenen reinen Linien, die das obige Material zusammensetzen, statistisch getrennt analysiert werden, erhält man ganz andere Ergebnisse, wie dies Tabelle 4 für 8 von diesen Linien zeigt. Die übrigen 11 Linien zeigen im Prinzip genau das gleiche. Wir sehen, daß innerhalb ein und derselben Linie das Gewicht der Muttersamen keinerlei Einfluß auf die Größe der Tochtersamen hat. In Linie 2 geben z. B. Muttersamen von 35—45 cg Tochtersamen mit einem Mittel von 57,2,

Muttersamen von 65—75 cg Toehtersamen von 55,5. Die Differenz zwischen den Durchschnitten der Toehtersamen ist insignifikant. Innerhalb der reinen Linien ist also die Vererbung des Samengewichtes gleich Null und der Ruckschlag gleich 100%.

Weiter zeigte die Analyse, daß die Handelssorte trotz ihrer Einförmigkeit in anderen Merkmalen aus einer größeren Anzahl reiner Linien von sehr verschiedenem Samengewicht zusammengesetzt ist, indem in der vorliegenden Probe das durchschnittliche Samengewicht der Linien zwischen 35,1 und 64,2 variierte. Die Linie mit

Tabelle 4.

*Selektion in reinen Linien von Bohnen. Die Rubriken der Tabelle geben für 8 verschiedene reine Linien das Durchschnittsgewicht der Toehtersamen, die aus bestimmten Gewichtsklassen der Muttersamen hervorgingen*

Reine Linie Nr.	Gewicht der Muttersamen in cg						Mittel
	20	30	40	50	60	70	
1	—	—	—	—	63,1	64,9	64,2
2	—	—	57,2	54,9	56,5	55,5	55,8
8	—	49,0	49,1	47,5	—	—	48,9
11	—	45,2	45,4	46,2	—	—	45,5
13	—	47,5	45,0	45,1	45,8	—	45,4
16	—	45,9	44,1	41,0	—	—	44,6
18	41,0	40,7	40,8	—	—	—	40,8
19	—	35,8	34,8	—	—	—	35,1
Mittel von 19 Linien	44,0	44,3	46,1	49,0	51,9	56,1	47,9

größten Samen hatte also fast doppelt so schwere Samen als die Linie mit den kleinsten Samen. Bei Aussaat dieser Linien in einer Reihe von Jahren zeigte es sich, daß das Mittel einer Linie von Jahr zu Jahr in Abhängigkeit von der Witterung und anderen Milieufaktoren oszilliert. Dennoch sind keine Anzeichen dafür vorhanden, daß diese Faktoren den Charakter der Linien verändern. Ebenso können die Unterschiede zwischen den Linien in einigen Jahren etwas verstärkt, in anderen Jahren etwas abgeschwächt erscheinen. Indessen deutet nichts darauf, daß solche Unterschiede im Laufe der Jahre die Tendenz haben, sich zu verstärken oder abzuschwächen. Im Durchschnitt von längeren Perioden sind sie also konstant. — Einige von den 19 Linien zeigen sehr ähnliche Durchschnittswerte, z. B. No. 11, 13 und 16 von Tabelle 4. Ohne Spezialuntersuchungen können wir aus den angegebenen Werten nicht entscheiden, ob diese Linien erblich verschieden sind oder nicht. Aber schon eine oberflächliche statistische Prüfung dieser Tabelle deutet darauf, daß unter den 19 Linien mindestens 5 verschiedene erbliche Typen vorkommen.

### 3. Divergente Selektionen

Die Konstanz der reinen Linien wurde besonders deutlich durch kontinuierliche Selektionen in entgegengesetzte Richtungen demonstriert. Aus den größten und kleinsten Samen der Linie 1 wurden z. B. im Jahre 1902 zwei Sublinien hergestellt, die in allen folgenden Generationen getrennt gehalten wurden. Die eine wurde während 6 Jahre durch die Aussaat der größten Samen vermehrt, die andere durch Aussaat der kleinsten. Die Ergebnisse dieses Versuches sind in Tabelle 5 wiedergegeben. Aus diesen Zahlen geht deutlich hervor, daß weder die kontinuierliche Selektion in Richtung auf große Samen, noch die auf kleine Samen einen nachweisbaren Effekt hatte, da nach 6 Generationen das Samengewicht der beiden Sublinien keinen signifikanten

Tabelle 5.

*Effekt sechsjährig wiederholter Selektion in entgegengesetzten Richtungen innerhalb einer reinen Linie der Bohne*

Erntejahr	Mittelgewicht der ausgelesenen Muttersamen in Sublinie		Differenz b - a cg	Mittelgewicht der Tochttersamen in Sublinie		Differenz b' - a' cg
	a = minus	b = plus		a' = minus	b' = plus	
1902	60	70	10	63,1	64,8	+1,7
1903	55	80	25	75,2	70,9	-4,3
1904	50	87	37	54,6	56,7	+2,1
1905	43	73	30	63,6	63,6	+0,09
1906	46	84	38	74,4	73,0	-1,4
1907	56	81	25	69,1	67,7	-1,4

Unterschied zeigte. Ein Versuch vom gleichen Typus in der reinen Linie mit den kleinsten Samen (Nr. 19, Tabelle 4) gab genau das gleiche Ergebnis. Auf Grund dieser Erfahrungen stellte JOHANNSEN das berühmte Gesetz auf, daß Selektion in reinen Linien wirkungslos ist.

#### 4. Variation und Selektion bei autogamen Arten

Im übrigen haben diese Untersuchungen fundamentale Beiträge zum Verständnis der Selektion gebracht. Es wurde hiermit klar, daß die Voraussetzung für den Erfolg der Selektion das Vorhandensein erblicher Differenzen im Ausgangsmaterial ist. Die Handelssorten von autogamen Gewächsen entsprechen gewöhnlich Mischungen von zahlreichen reinen Linien. Die erblichen Unterschiede zwischen diesen sind hochgradig konstant. Eine Massenauslese in einer

Handelssorte, wie sie z. B. durch Auslese der größten Samen und gemischte Aussaat derselben erfolgt, bewirkt eine Verschiebung in der Zusammensetzung der Mischung, indem die großen Samen zu einem überdurchschnittlichen Prozentsatz aus Linien mit hohem Samengewicht stammen. Eine Wiederholung dieser Massenauslese würde zweifellos eine weitere Verschiebung bewirken, bis schließlich durch Eliminierung aller kleinsamigen Linien eine der Linien mit größerem Samengewicht isoliert werden könnte.

Eine solche wiederholte Massenauslese wäre aber eine unzuweckmäßige Methode, indem es wesentlich einfacher und effektiver ist, eine Varietät durch eine einmalige Individualauslese in eine große Anzahl von reinen Linien zu zerlegen, die dann konstant verbleiben. Die Aufgabe reduziert sich damit auf einen genauen Vergleich von reinen Linien.

Weiter zeigen JOHANNSEN'S Untersuchungen, daß es zwei Komponenten der Variation gibt, eine durch die erbliche Konstitution und eine durch das Milieu bedingte. Innerhalb einer reinen Linie wird die Variation ausschließlich durch das Milieu

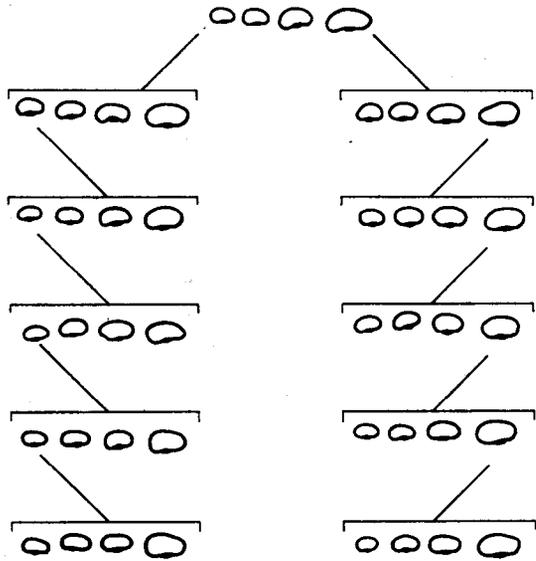


Fig. 1. Schema über divergente Selektionen auf Samengewicht innerhalb einer reinen Linie der Bohne

bedingt, weshalb die Variationsbreite der reinen Linien relativ gering ist. In der aus einer Mischung von reinen Linien bestehenden Handelsvarietät dagegen addiert sich die genotypische Variationskomponente zur Milieukomponente, wodurch eine wesentlich größere Variationsbreite erzeugt wird, vgl. Fig. 2.

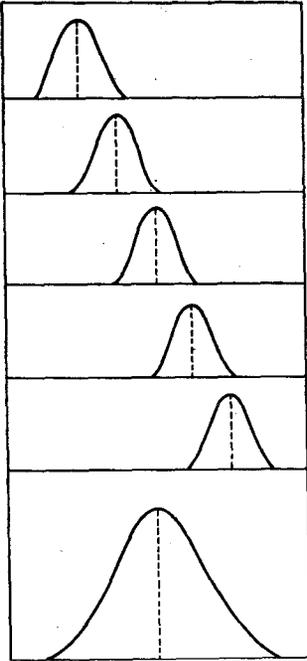


Fig. 2. Die Variationskurven von 5 reinen Linien und die Kurve einer Handelsvarietät, die aus zahlreichen Linien zusammengesetzt ist

Die genotypische Komponente kommt in diesem Beispiel relativ klar in den Mittelwerten der 19 reinen Linien zum Ausdruck, die von 35,1—64,2 variieren. Um jeden dieser Mittelwerte herum haben wir indessen eine ziemlich beträchtliche milieubedingte Variation, wie sie in den Kurven der einzelnen reinen Linien zum Ausdruck kommt.

Die sichtbaren Eigenschaften eines Individuums, der sogenannte *Phänotyp*, entstehen durch Reaktion der erblichen Gesamtkonstitution, des sogenannten *Genotyps*, mit den Faktoren des Milieus. (Beides sind von W. JOHANNSEN eingeführte Termini.) Der Phänotyp ist also ein Produkt von Genotyp und Milieu. Die Bedeutung der beiden Komponenten kann man nicht am Aussehen des Individuums erkennen, sondern nur an seiner Nachkommenschaft. Ob im obigen Beispiel eine Bohne aus der Handelsvarietät von 45 cg einen durch ungünstige Umstände klein gebliebenen Samen einer Linie von hohem Bohngewicht, oder einen begünstigten Samen aus einer Linie mit niedrigem Samengewicht darstellt, kann man nur durch Aussaat dieser Bohne erkennen.

Die sehr viel komplizierteren Effekte der Selektion bei fremdbefruchtenden (*allogamen*) Organismen werden an anderer Stelle diskutiert.

### III. Künstliche Herstellung reiner Linien

#### 1. Entstehung autogamer Kulturpflanzen

In der Natur gibt es sowohl streng kreuzbefruchtende als auch streng selbstbefruchtende Arten sowie alle möglichen Übergangsformen. Strenge Selbstbefruchter treffen wir vorzugsweise unter den einjährigen Arten an. Da man keine größeren systematischen Gruppen kennt, die sich ausschließlich durch Selbstbefruchtung vermehren, und da die Kombination der Gene durch Kreuzung als Sinn der Sexualität gilt, liegt es nahe anzunehmen, daß die natürlichen Selbstbefruchter vor kürzerer oder längerer Zeit aus Fremdbefruchtern entstanden sind. Lang oder kurz kann sich aber in dieser Verbindung als längere oder kürzere Teile einer geologischen Periode verstehen.

Die autogamen Kulturpflanzen mögen sich zum Teil von autogamen natürlichen Arten ableiten. Der sehr hohe Prozentsatz von autogamen Arten unter den Kulturpflanzen deutet indessen darauf, daß die Mehrzahl von ihnen erst während ihrer Kulturperiode in Selbstbefruchter verwandelt wurden. Dies ist besonders für Arten mit großen, auffälligen Blüten, z. B. Bohne und Erbse, anzunehmen, wie sie unter natürlichen Arten für Insektenbestäuber charakteristisch sind, und die z. T. in ihrer Blütenkonstruktion noch deutliche Anpassungen an Insektenbestäubung zeigen. Die Trans-