DIE NATURWISSENSCHAFTEN

VOCHENSCHRIFT FÜR DIE FORTSCHRITTE DER NATURWISSENSCHAFT, DER MEDIZIN UND DER TECHNIK

HERAUSGEGEBEN VON

DR. ARNOLD BERLINER UND PROF. DR. AUGUST PÜTTER

Achter Jahrgang.

16. April 1920.

Heft 16.

Anwendung der Vererbungsgesetze auf die Kulturpflanzen.

Von G. v. Ubisch, Berlin-Potsdam.

Deutschland geht Zeiten entgegen, in denen die Beschäftigung mit der reinen Wissenschaft ein nur wenigen gegönntes Glück sein wird. Das ist für die Allgemeinheit um so bedauerlicher, als die Fortschritte in der Praxis doch in erster Linie den Wissenschaftlern zu verdanken sind; wir müssen darum alles tun, um den breiteren Schichten die Erkenntnis beizubringen, daß die Theoretiker durchaus kein Luxus, sondern eine der ersten Lebensbedingungen sind, wollen wir nicht auch in der Praxis allzusehr ins Hintertreffen kommen.

In der Physik und Chemie sind die Berührungspunkte zwischen Theorie und Praxis jedem auf den ersten Blick erkennbar. Wir brauchen nur an die Röntgenstrahlen, an die Chemie der Fette oder des Stickstoffs zu erinnern: auf Schritt und Tritt umgeben uns ihre Beziehungen. Anders steht es mit der Biologie. Man sagt den Zoologen und Botanikern nach, daß sie mit Vorliebe über Tiere und Pflanzen arbeiten, die kein Laie kennt, geschweige denn, aus denen er Nutzen ziehen kann. Man hat die Biologie im Gegensatz zu Physik und Chemie als den „exakten“ Naturwissenschaften oft die „beschreibenden“ Naturwissenschaften genannt, und dies ist sie auch tatsächlich bis vor wenigen Jahrzehnten fast ausschließlich gewesen. Solange sie aber dies war, konnte sie wohl als Selbstzweck, nicht aber als Mittel zu einem praktischen Zwecke dienen. Erst die Einführung der Methoden der Physik, Chemie und Mathematik hat die Biologie zu einer exakten und damit praktisch verwertbaren Wissenschaft gemacht. Und da die Anwendung der Gesetze stets hinter der Erforschung eine Weile nachhinkt, ist es verständlich, daß die Erkenntnis ihrer Wichtigkeit sich noch nicht allgemein Bahn gebrochen hat.

Ein ganz neuer Zweig der Biologie ist nun die exakte Vererbungsforschung, müssen wir doch als ihr Geburtsjahr das Jahr 1900 schreiben. Es dürfte allgemeineres Interesse haben, einige Nutzungen, die sie bis heute gefunden hat und die man sich noch von ihr versprechen kann, kennen zu lernen. Wir beschränken uns dabei hier auf die landwirtschaftlich wichtigsten Pflanzen.

Im Gegensatz zu den komplizierten Erklärungen, die etwa dazu nötig wären, einem gebildeten Nichtfachmann die Gesetze der Röntgenstrahlen

oder des Radiums klarzumachen, brauchen wir nur die Kenntnis des Mendelschen Gesetzes vorzusetzen, wenn wir uns dabei klar darüber sind, daß dies Gesetz uns nur das Wie?, nicht das Warum? gibt. Eine wesentliche Erschwerung gegenüber den toten Körpern der Physik und Chemie haben wir aber darin zu sehen, daß wir es mit lebenden Organismen zu tun haben, die sich auf individuelle Weise dem Gesetze fügen. Es wird daher auch immer nur innerhalb gewisser Grenzen möglich sein, ein Versuchsergebnis zu reproduzieren, eine Beschränkung, der die exakten Naturwissenschaften nicht in dem Maße unterliegen.

Die Vererbungsforschung beschäftigt sich in erster Linie mit der Abgrenzung der *Eigenschaften* der Versuchsobjekte. Unter Eigenschaften kann man alles verstehen, was man an der Pflanze wahrnimmt: daß sie ein Baum, Strauch, Kraut, Pilz oder Alge ist; daß sie Blätter, Blüten hat, daß diese eine bestimmte Form und Farbe haben; daß sie zu einer bestimmten Zeit bei einer bestimmten Temperatur an einem bestimmten Ort keimt, wächst, blüht, reift, stirbt. Wenn wir aber im Mendelschen Sinne von Eigenschaften oder Eigenschaftspaaren reden, so meinen wir nur die, in denen sie sich von Pflanzen, mit denen sie kreuzbar ist, *unterscheidet*. Wenn z. B. alle miteinander kreuzbaren Pflanzen rot blühen, so werden wir durch die Erbanalyse kaum je etwas über die Vererbung der roten Farbe erfahren.

Das Mendelsche Gesetz besagt nun bekanntlich, daß, wenn zwei Pflanzen sich in einem Merkmal unterscheiden, daß dann das Kreuzungsprodukt (F_1) in diesem Merkmal zwischen den Eltern steht oder sich dem einen oder anderen mehr oder weniger nähert; daß ferner in der nächsten Generation ein Teil dem einen, ein Teil dem anderen Elter gleicht und ein Teil dem direkten Kreuzungsprodukt. Symbolisch geschrieben $AA \times aa = Aa$; $Aa \times Aa = AA + 2 Aa + aa$. Dieses Mendelsche Gesetz enthält tatsächlich alles, was wir für unsere heutige Aufgabe brauchen, wenn wir es richtig zu brauchen wissen. D. h. wir müssen immer berücksichtigen, daß wir es mit komplizierten lebenden Wesen zu tun haben, die sich unter dem Einfluß von äußeren Bedingungen entwickeln, die modifizierend auf die Eigenschaften einwirken können. Das ist vor allen Dingen bei allen sogenannten quantitativen Merkmalen der Fall, z. B. der Höhe, Größe usw. der einzelnen Organe.

Eine weitere Komplikation kommt dadurch hinein, daß das, was wir als einheitliche Eigenschaft empfinden, durchaus nicht immer nur ein sogenanntes Faktorenpaar zu sein braucht. Z. B. kann sich die rote Farbe aus zwei Faktoren zusammensetzen. Dann wird man bei Kreuzung solch einer roten Blüte mit einer weißen in F_2 nicht 3 rot : 1 weiß, sondern 15 rot : 1 weiß erhalten. Es kann aber auch so liegen, daß ein Faktor für rot allein nicht ausreicht, um rote Farbe sichtbar werden zu lassen. Dann kann es vorkommen, daß zwei weiße Blüten gekreuzt plötzlich in F_1 rot geben und in F_2 9 rot : 7 weiß. Dann hat der eine Elter etwa $AA\ bb$, der andere $aa\ BB$ geheißen, und erst das Zusammentreten von A und B bewirkt die Farbe. Die Zahl der Faktoren, die eine sichtbare Eigenschaft hervorrufen, kann noch größer sein, man hat bis 4 sicher feststellen können: das gibt manchmal schwer analysierbare Verhältnisse.

Eine dritte Komplikation bilden die Koppelungserscheinungen, das heißt die Erscheinung, daß die elterlichen Gameten sich nicht nach der Formel

$\varnothing (AB + Ab + aB + ab) \times \sigma (AB + Ab + aB + ab)$
für zwei Faktorenpaare kombinieren, sondern daß verschiedene Kombinationen häufiger gebildet werden als andere. Das Verhältnis ist dann ganz allgemein

$$(n\ AB + 1 \cdot Ab + 1 \cdot aB + n\ ab)^2,$$

wobei n jede positive ganze oder gebrochene Zahl sein kann. Wir erhalten dann alle Extreme von $n = \infty$ bis $n = 0$. Für $n = \infty$ verschwindet 1 dagegen, die Formel geht über in $(AB + ab)^2$. Ist n ein echter Bruch, so kann man die ursprüngliche Formel auf die Form $(AB + m\ Ab + m\ aB + ab)^2$ bringen, und für $n = \frac{1}{\infty} = 0$ erhält man das andere Extrem $(AB + ab)^2$. Da das praktische Ziel der Bastardierung die Herstellung von Sorten ist, die die guten Eigenschaften der verschiedenen Vorfahren in sich vereinigen, so sind die Koppelungserscheinungen als erschwerendes Moment zu betrachten. Z. B. ist es nicht möglich, wenn die Koppelung von der Form $n = \infty$ ist, die Kombinationen $AA\ bb$ und $aa\ BB$ zu erhalten; oder bei $n = 0$ sind die Kombinationen $AABB$ und $aabb$ unmöglich. Es treten allerdings die Kombinationen $AaBb$ auf, die oft $AABB$ phänotypisch (äußerlich) ähnlich sein werden, aber es ist nicht möglich, sie konstant zu züchten, sie spalten immer wieder in gleicher Weise auf. Da nun aber, wie wir oben sahen, die Eigenschaften sehr oft durch mehrere Faktorenpaare bedingt werden, so wird es meist pelung abzuschwächen. Mit den Koppelungen möglich sein, diese störende Wirkung der Koppelung nicht zu verwechseln sind die Korrelationen; während die ersteren durch die Lage der Erbfaktoren im Chromosom bedingt werden (siehe weiter unten), sind die Korrelationen physio-

logische Gleichgewichtserscheinungen und lassen sich daher nicht umgehen.

Eine Komplikation anderer Art ist schließlich die biologische Verschiedenheit der zu züchtenden Pflanzen. Diese macht es dem nicht gründlich damit Vertrauten schwer, den richtigen Weg zu finden. Für den Biologen, der die Neukombinierung der Eigenschaften nicht als trockene Wahrscheinlichkeitsrechnung, sondern als ein Studium der lebenden Wesen betreibt, ist dies eine Aufgabe von ganz eigenem Reiz. Es ist aber nicht zu leugnen, daß die notwendig verschiedene Behandlung der einzelnen Pflanzen die Einführung der zielbewußten Züchtung in die Praxis sehr erschwert und zum Teil zu für den Wissenschaftler geradezu lächerlichen Fehlern der Praktiker geführt hat.

Betrachten wir unter diesem letzten Gesichtspunkt einmal eine Anzahl Kulturpflanzen und fragen wir uns, wie wir es anstellen müssen, um etwa eine vorhandene gute Sorte festzuhalten.

Unsere vier Hauptgetreidearten sind Zwitter, d. h. jede oder wenigstens ein großer Teil aller Blüten enthält Staubgefäße und Stempel; Narbe und Pollen sind zur gleichen Zeit geschlechtsreif: danach scheinen sie zur Selbstbestäubung eingerichtet zu sein, und doch verhalten sie sich sehr verschieden.

Die *Gerste* blüht, während die ganze Ähre noch in der Blattscheide sitzt, eine Fremdbestäubung ist demnach so gut wie ausgeschlossen. Zur Reinhaltung unserer Sorte brauchen wir nur zu verhindern, daß Körner von anderen Sorten unter unsere Ernte gelangen.

Beim *Weizen* und *Hafer* liegen die Dinge schon komplizierter. Da sie offen abblühen, ist eine Fremdbestäubung durch die Vermittlung des Windes nicht ausgeschlossen, und wir werden daher gut tun, die Pflanzen, die wir zur Weiterzucht ausgewählt haben, räumlich zu isolieren, oder die Ähren während der Blühzeit durch Pergaminttüten zu schützen.

Würden wir eine *Roggenähre* auf gleiche Weise vor Fremdbestäubung schützen wollen, so würden wir keinen Ansatz erzielen, denn der Roggen ist obligater Fremdbestäuber und setzt mit dem eigenen Pollen so gut wie keine Körner an. Eine Reinhaltung der Sorte kann darum nur dadurch erzielt werden, daß man die abweichendsten minderwertigen Individuen möglichst vor der Blüte entfernt (soweit sie dann schon kenntlich sind) und keine anderen Roggensorten im Umkreise von etwa 100 m anbaut¹⁾ 2). Eine genaue Durcharbeitung des Materials nach der Ernte auf die gewünschten Eigenschaften hin ist notwendig, wenn es auch nicht immer möglich sein wird, die durch äußere Bedingungen ver-

¹⁾ Die deutsche Landwirtschaft unter Kaiser Wilhelm II., Abschnitt Petkus, 1913.

²⁾ N. Heribert-Nilsson. Versuche über den Vicinismus des Roggens mit einem pflanzlichen Indikator. Ztschr. f. Pflanzenzüchtung V. S. 89—116, 1917.

anlaßten Modifikationen von den erblichen Variationen zu trennen.

Die *Kartoffelsorte* wird vegetativ (d. h. durch die Knollen) vermehrt und reingehalten. Prinzipiell läge allerdings auch die Möglichkeit vor, Sorten aus Samen zu ziehen, doch wird dies ungemein erschwert dadurch, daß viele Sorten nicht blühen, oder wenn sie auch blühen, keine reifen Samen bilden. Selbst wenn es uns aber gelingt, reife Samen zu erhalten, so werden uns diese doch nie die Elternsorte wiedergeben, denn die Kartoffeln sind sehr heterozygotisch, d. h. sie heißen in unserer Formelsprache nicht etwa AA BB cc DD ee ff gg HH ii . . . , sondern etwa Aa Bb Cc Dd Ee Ff Gg Hh Ii

Wir würden daher bei Selbstbestäubung eine sehr große Anzahl verschiedener Individuen erhalten, nämlich bei n heterozygoten Faktoren 3^n , also in unserer Formel $3^8 = 729$. Das sind um ein Vielfaches mehr Typen als Samen in einer Kartoffelbeere enthalten sind, also jeder Keimling wird eine neue Sorte ergeben! Während des Krieges wurden von gewissen Firmen Kartoffelkeimlinge angeboten — und rapide ausverkauft; von den guten Erfolgen hat man aus naheliegenden Gründen nie gehört.

Ähnlich liegt es bei unseren *Obstbäumen*. Man kann auch hier die Pflanzen aus Sämlingen heranziehen, aber auch hier erhält man eine ungeheure Zahl minderwertiger Sorten, bedingt durch die Heterozygotie des Materials, so daß gewöhnlich gesagt wird, aus den Kernen erhielte man wieder „wilde“ Obstbäume. Dies ist selbstverständlich nicht der Fall. Aber die Chancen, etwas ebenso Gutes oder Besseres als die hochgezüchteten Elternpflanzen zu gewinnen, sind so gering, daß die langsame Heranzucht aus Samen nicht lohnt und man darum allgemein pfropft und okuliert, also vegetativ vermehrt. Die Heranzucht aus Samen muß dem zielbewußten Züchter, der im größten Maßstabe arbeiten kann, überlassen bleiben.

Um noch einige andere Blühverhältnisse anzufügen, erwähne ich hier auch den *Mais* und den *Hanf*, wenn ich im speziellen Teil auch nicht auf diese Pflanzen eingehen kann. Der Mais ist für die Vererbungswissenschaft schon deshalb besonders interessant, weil durch Untersuchungen an ihm C. Correns¹⁾ zur Neuentdeckung der Mendelschen Gesetze geführt wurde. Der Mais ist monözisch, d. h. die männlichen und weiblichen Blüten befinden sich zwar auf demselben Individuum, aber in getrennten Blütenständen. Er ist ziemlich weitgehend selbststeril und infolgedessen in den kräftigeren Exemplaren stark heterozygotisch.

Der *Hanf* schließlich ist diözisch, d. h. männliche und weibliche Blüten befinden sich auf

verschiedenen Pflanzen. Da der Hanf Windbestäuber ist, ist eine unerwünschte Fremdbestäubung nur durch strengste Isolierung von männlichen und weiblichen Pflanzen möglich. Man hat sich bisher mit Hanfbau begnügt, doch hat durch den Fasermangel während des Krieges das Bestreben, bessere Hanfsorten zu züchten, eingesetzt.

Die Neuzüchtung von Sorten muß diese verschiedenen Blüh- und Befruchtungseinrichtungen in erster Linie berücksichtigen. Sie muß ferner in Betracht ziehen, welche Teile der Pflanze das Züchtungsobjekt sind: ob generative oder vegetative. Bei letzteren wird in vielen Fällen ein Konstantzüchten gar keinen Zweck haben: es kann uns zum Beispiel für die Kartoffel ganz gleichgültig sein, ob aus den Samen verschiedene Sorten hervorgehen würden, wenn nur die Knollen, durch die wir die Sorte vermehren, unseren Anforderungen entsprechen. Ja, im Gegenteil, ein genetisches Konstantzüchten wird nach den Untersuchungen von Shull¹⁾ und East und Hayes²⁾ oft eine Degeneration zur Folge haben. Nach diesen Forschern übt das geschlechtliche Zusammentreten heterozygotischer Individuen einen anregenden Reiz aus (Heterosis). Bei Pflanzen, wie Roggen, die selbststeril sind, wird auch aus diesem Grunde eine übermäßig große genetische Gleichmäßigkeit unzweckmäßig sein. Denn haben alle Pflanzen desselben Feldes dieselben erblichen Eigenschaften, so verhalten sie sich wie ein einziges Individuum, geben also keinen Ansatz. Andererseits ist eine unausgeglichene Sorte nicht konkurrenzfähig. Da gilt es, die goldene Mittelstraße zu finden.

Fragen wir nun, was man bei den einzelnen Kulturpflanzen bisher durch künstliche Bastardierung erreicht hat, so ist es nach dem Vorhergehenden einleuchtend, daß die Anwendung der Vererbungsgesetze bei den Selbstbestäubern am leichtesten ist. Es ist darum auch nicht verwunderlich, daß die Selbstbestäuber Gerste, Weizen und Hafer am weitgehendsten analysiert sind, und wir wollen diese an den Anfang unserer speziellen Betrachtungen stellen.

Die ersten ausführlichen Untersuchungen auf diesem Gebiete, die *Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen* von Nilsson-Ehle³⁾, sind bis heute noch unübertroffen. Denn sie vereinen wissenschaftliche Exaktheit mit praktischer Verwendbarkeit. Es kann unsere Aufgabe nicht sein, alle untersuchten Eigenschaften wiederzugeben, es seien nur einige besonders interessante herausgegriffen. Für die, welche sich für alle Einzelheiten interessieren, sei auf die Originalarbeiten sowie auf *Fruwirths Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung IV* verwiesen.

¹⁾ Shull, American Naturalist 1911, S. 234.

²⁾ East und Hayes, U. S. Dep. of Agric. Plant. Ind. Bull. 243, 1912.

³⁾ Nilsson-Ehle, Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen, I und II, Lund 1909 und 1911.

¹⁾ C. Correns. Bastarde zwischen Maisrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Hennen. Bibliotheca botanica 1901.

Wenn es dem Laien vielleicht scheinen mag, als sähen alle Weizen mehr oder weniger gleich aus und müßte eine Analysierung der Eigenschaften sehr schwierig sein, so liegt das zum Teil daran, daß nur ganz wenig Formen angebaut werden, also unseren Bedürfnissen einigermaßen entsprechen. Es passiert einem sogar häufig bei Landwirten, daß sie einen stark begrannnten Weizen für Gerste, eine Kapuzengerste für Weizen halten. *Triticum polonicum* (siehe Fig. 1) soll sogar einmal in Amerika als Roggen auf einer Ausstellung prämiert worden sein! Tatsächlich wiederholen sich die Eigenschaftspaare: begrannt—grannenlos, lockere—dichte Ähre, bespelztes—unbespelztes Korn bei den verschiede-

Viel komplizierter vererbt sich die Dichtigkeit, als Ähreninternodienlänge gemessen. Bei den meisten Weizen ist die Ähre oben an der Spitze lockerer als unten, bei den Compactum-Formen dagegen ist sie im oberen Drittel dichter, man hat ihnen darum den Namen Dickkopf oder Squarehead gegeben. Wir müssen nun nach *Nilsson-Ehle* drei Faktorenpaare annehmen, die Lockerheit beeinflussen: *C*, den Faktor für Compactum, *L₁* und *L₂* die Faktoren für Lockerheit, die nur in Kraft treten, wenn der Hemmungsfaktor *C* fortfällt. Die dichteste Form wäre danach *ChL₂*, die lockerste *cL₁L₂*. Es ist klar, daß, wenn man intermediäre Formen wie etwa *CL₁L₂* mit *chl₂* kreuzt, als „Növa“ die ex-

1 Schlanstedter Weizen 2 Dickkopfweizen 3 Spelz 4 Polnischer Weizen

Fig. 1.

nen Getreidearten, wenn auch ihre Vererbungsweise ganz verschieden ist. Fig. 1 zeigt eine Reihe von verschiedenen Weizenformen: 1 gibt den bei uns häufigen Schlanstedter Weizen wieder; 2 einen Dickkopfweizen, wie er mit Vorliebe in England gezogen wird. Beide sollen nach serologischen Untersuchungen von *Zade*¹⁾ von dem 3., dem Spelz abstammen. Der 4. polnische Weizen, der in Portugal angebaut wird, ist weniger nahe verwandt mit den drei anderen Formen, läßt sich aber noch gut mit ihnen kreuzen. Die Grannenlosigkeit dominiert beim Weizen über Begrannung, sie scheint durch zwei Faktorenpaare bedingt zu sein, von denen das Fehlen des einen lange Grannen hervorruft, während der zweite die sich bei fast allen sogenannten unbegrannnten Sorten vorfindenden Grannenspitzen hervorruft (siehe Fig. 1, 1, 2).

¹⁾ *Zade*, Serodiagnostische Studien an Leguminosen und Gramineen, Ztschr. f. Pflanzenzüchtung II, S. 101—151, 1914.

tremen Fälle auftreten müssen. Jetzt sind viele derartige Fälle bekannt, aber 1911, als *Nilsson-Ehle* dies klarlegte, war es der erste dieser Art, wie denn überhaupt *Nilsson-Ehle* sich ein großes Verdienst um die Analyse der durch mehrere gleichsinnige Faktoren bedingten Eigenschaften erworben hat. Viele Erklärungsversuche, wie Latenz, Kryptomerie, Bastardatavismus haben dadurch ihre Erledigung gefunden. Die Ährenfarbe sowie auch die Kornfarbe beim Weizen sind ebenfalls durch multiple Faktoren bedingt: bei beiden Eigenschaften sind drei Faktoren für Rot- gegenüber Weißfärbung festgestellt worden. Die rote Kornfarbe hat noch eine bemerkenswerte züchterische Bedeutung, da sie nach *Nilsson-Ehle*¹⁾ ein Auskeimen unmittelbar nach der Reife verhindert. Diese Eigenschaft ist deshalb so wichtig, weil es manchmal wegen der Witterung nicht möglich ist, das Getreide trocken herein-

¹⁾ *Nilsson-Ehle*, Ztschr. f. Pflanzenzüchtung II, S. 153—185, 1914.

zubringen und durch das Auskeimen auf dem Halm das Korn sowohl als Saatgut als auch als Mehl sehr entwertet wird.

Eine andere wichtige Eigenschaft ist die Resistenz gegen Gelbrost. Diese spaltet multifaktoriell mit Dominanz der Empfänglichkeit. Bei dieser Gelegenheit sei bemerkt, daß es für die Züchtung bedeutend angenehmer ist, wenn eine Eigenschaft rezessiv, als wenn sie dominierend ist. Denn, erhält man auch weniger Pflanzen vom rezessiven Typ, so sind doch diese gleich konstant, während bei dem dominierenden Merkmal die Analyse noch jahrelang fortgesetzt werden muß.

Die Winterfestigkeit soll nach v. Tschermak¹⁾ prävalieren, doch scheint sie nach Nilsson-Ehle ebenfalls aus vielen Faktoren zusammengesetzt zu sein.

Bei den Kreuzungsergebnissen für Hafer können wir uns wieder an Nilsson-Ehle halten, womit ebensowenig wie beim Weizen gesagt sein soll, daß nicht auch andere Beobachter bemerkenswerte Resultate erzielt haben.

Beim Hafer unterscheidet man Fahrenhafer (mit einseitwendiger Rispe) und Rispenhafer (mit allseitwendiger Rispe). Der Rispenhafer läßt sich dann wieder in Steif- und Schlafrispenhafer einteilen. Die Formeln dafür sind Fahne = *aabb*, Steifrispenhafer *AAbb*, Schlafrispenhafer *AABB*.

Der Hafer kann weiße, gelbe und schwarze Spelzenfarbe besitzen. Für schwarze nimmt Nilsson-Ehle die Formel *SSgg*, für gelb *ssGG* und für weiß *sogg* an. Der Gelbfaktor wirkt außerdem als Hemmungsfaktor für Begrannung. Begrannung ist ferner gekoppelt oder wird durch dasselbe Faktorenpaar vererbt wie andere Wildhafermerkmale, z. B. Brüchigkeit der Spindel.

Bei der Gerste folge ich meinen eigenen Versuchen, die eine Analyse von 10 Eigenschaften, die durch 18 Merkmalspaare bedingt werden, umfaßt²⁾. Es handelt sich dabei zum Teil um Faktoren, über die sich mehr oder weniger detaillierte Angaben auch von anderen Verfassern (hauptsächlich von v. Tschermak (loc. cit.) vorfinden.

Ein Hauptgewicht wurde hierbei nicht sowohl auf die Vererbung der einzelnen Eigenschaften an sich als vielmehr in ihrer Beziehung zueinander, also auf die Koppelungen, gelegt. Ich habe im Anfange dieses Aufsatzes schon darauf hingewiesen, daß die Koppelungen von der allergrößten praktischen Bedeutung dadurch sind, daß sie verschiedene Neukombinationen verhindern können sich zu bilden; abgesehen davon sind sie aber auch von hervorragender theoretischer Wichtigkeit. Eine der im Augenblick am meisten diskutierten Fragen in der Vererbungsforschung ist die, wie wir uns den Vorgang der Vererbung zu

denken haben. Daß der Zellkern der Träger der Eigenschaften ist, die sich nach dem Mendelschen Gesetze vererben, ist jetzt wohl kaum mehr umstritten. Durch mikroskopische Untersuchungen hat man ferner festgestellt, daß durch ein kompliziertes Teilungsverfahren Teile des Kernes auf die verschiedenen Tochterzellen und dadurch auf die verschiedenen Kinder verteilt werden. Die Teilprodukte des Kernes, in denen diese Neukombinierung vor sich geht, die Chromosomen, zeigen für jede Species eine ihr charakteristische Zahl. Ein großer Teil der Vererbungsforscher ist nun zu der Überzeugung gelangt, daß jeder Faktor einen ganz bestimmten Platz in einem bestimmten Chromosom einnimmt³⁾. Die Eigenschaften, die in verschiedenen Chromosomen liegen, vererben sich unabhängig voneinander (wie die Zahlen, die man mit 2 Würfeln wirft, unabhängig voneinander sind). Diejenigen, die sich im selben Chromosom befinden, sind je nach ihrer Entfernung voneinander mehr oder weniger abhängig voneinander, diese Abhängigkeit nennt man Koppelung. Je näher die Eigenschaften aneinander liegen, desto fester ist die Koppelung. Wir nehmen auch hier, wie in der Quantentheorie der Physik, keine ganz kontinuierlichen Übergänge an, sondern bestimmte kleinste Teilchen, die dem Elementarquantum entsprechen mögen (selbstverständlich nur analog, nicht homolog) und die durch Kreuzungen nicht mehr trennbar sind. Man nennt sie Chromomere: für die Merkmale, die darin liegen, ist nach unserer Formel aus dem allgemeinen Teil $n = \infty$, sie sind absolut gekoppelt. Wie im einzelnen der Koppelungsmechanismus gedacht wird, wäre zu weitläufig auseinanderzusetzen, es kommt hier nur darauf an, festzustellen, daß die Merkmale entweder unabhängig voneinander sind, oder mehr oder wenig abhängig, oder so festverbunden, als wären sie ein einziges Merkmalspaar. Die meisten Tiere und Pflanzen haben eine hohe Chromosomenzahl und dann gehört schon eine Kenntnis von sehr vielen Faktoren dazu, um die Auffindung von Koppelungen erwarten zu können. Die Gerste hat aber nur 7 Chromosomen, und es ist mir daher auch gelungen, eine größere Anzahl Koppelungen festzustellen.

Nach dieser theoretischen Abschweifung kehren wir erst einmal wieder zu den einzelnen Eigenschaften der Gerste zurück. Die Gerste, die bei uns gezogen wird, gehört zwei verschiedenen Typen an, dem zwei- und mehrzeiligen Typ. Die zweizeilige Gerste wird meist als Sommergerste zu Brauzwecken gezogen, die mehrzeilige (6-zeilige) als Wintergerste als Viehfutter.

Abgesehen davon haben wir Kapuzen- und Grannengerste, lockere und dichte, lang- und

¹⁾ v. Tschermak in Fruwirth, Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung IV.

²⁾ v. Ubisch, Ztschr. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre XIV, XVII, XX, 1915, 1916, 1919.

³⁾ Vergl. z. B. Th. H. Morgan, The basis of heredity, London und New York 1919, oder ein Sammelreferat von H. Nachtsheim, Ztschr. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre XX, S. 118—156, 1919.

kurzgrannige, hohe und niedrige, bespelzte und nackte, usw. Gersten. Die Zeilenzahl muß im Zusammenhang mit der Dichtigkeit der Ähre betrachtet werden. Bei der Gerste besteht die Ähre aus Spindelgliedern, die je ein oder drei ♂ Blüten tragen. Fig. 2 gibt je ein Spindelglied einer 6-zeiligen und einer 2-zeiligen Gerste (man rechnet immer 2 Spindelglieder zusammen). Wenn die Ähre locker ist, also das Spindelgliedstück lang ist, so schachteln sich die Seitenblüten bei den 6-zeiligen Gersten ineinander, von oben gesehen erhält man das Bild eines 4-zackigen Sternes. Bei den dichten 6-zeiligen Formen ist kein Platz zum Ineinanderschachteln: alle

Fig. 2.

6 Blüten stehen nach allen Seiten ab und geben von oben gesehen das Bild eines 6-zackigen Sternes. Diese Verhältnisse sind die Veranlassung, daß man häufig in 2-, 4- und 6-zeilige Gersten einteilt, obwohl es wirkliche 4-zeilige überhaupt nicht gibt. Es heiße nun der Faktor für 2-Zeilenzahl Z ($6 = z$), für locker L (dicht l), dann ist eine lockere 2-zeilige Gerste $ZZLL$, eine dichte 2-zeilige $ZZll$, eine lockere 6-zeilige (4-zeilig) $zzLL$, eine dichte 6-zeilige $zzll$. Bei der Kreuzung lockerer 2-zeiliger und dichter 6-zeiliger: $ZZLL \times zzll$ müssen unter anderen als „Nova“ lockere 6-zeilige (4-zeilige) entstehen, was solange nicht recht verständlich war, als man Ährendichte und Zeilenzahl als unabhängige Eigenschaften betrachtete (ein zweiter Faktor für Zeilenzahl variiert noch die Übergänge 2—6-zeilige Formen) sowie 2 weitere Faktoren für Lockerheit die Ährendichte). Interessant ist die Vererbung von Kapuze und Granne. Bei der Kapuzengerste sitzt anstatt der Granne eine Mißbildung, die meist noch eine rudimentäre Blüte enthält (Fig. 2, 2). Im allgemeinen dominiert Kapuze monohybrid über Granne: wir erhalten also in F_2 3 Kapuzen : 1 Granne. Es kommen aber auch Fälle vor, wo in F_2 das Verhältnis

9 Kapuzen : 7 Grannen ist. Wir müssen dann annehmen, daß außer dem Kapuzenfaktor K noch der Faktor für lange Grannen A gegenwärtig sein muß, um Kapuzen hervorzurufen. Dann erhält man aus einer Kreuzung Kapuze $KKAA \times$ kurze Granne $kkaa$ in F_2 9 Kapuzen, 3 kurze Grannen und als „Novum“ 4 lange Grannen, was einigermaßen überraschend ist, da lange Granne über kurze Granne dominiert. Auch für lange Grannen müssen wir noch 2 „Neben“-faktoren annehmen, die die Länge der Grannen innerhalb der durch den Faktor A gegebenen Kategorien variieren.

Kommen wir jetzt zu den Koppelungserscheinungen, so ließ sich feststellen, daß in einem Chromosom die Hauptfaktoren für Pflanzenhöhe, Grannenlänge, Ährendichte, Bespelzung, Zeilenzahl und Zähnung der Spelzen liegen, in einem zweiten Chromosom die Nebenfaktoren für Höhe, Grannenlänge und Dichte; in einem dritten wahrscheinlich der Kapuzenfaktor und ein Faktor für Spindelbrüchigkeit.

Während bei Weizen, Hafer und Gerste doch schon bemerkenswerte Anfänge von dem gemacht sind, was man eine *Faktorenanalyse* nennen kann, so sind wir bei den übrigen Kulturpflanzen auf einzelne Beobachtungen angewiesen. Der Grund dafür liegt, wie im allgemeinen Teil ausführlich auseinandergesetzt, an der Schwierigkeit des Arbeitens mit selbststerilen Pflanzen. Die Selbststerilität resp. Fertilität beim Roggen wurde von *N. Heribert-Nilsson*¹⁾ untersucht und erwies sich als ein mendelndes Merkmalspaar mit Dominanz von selbststeril. Die herausmendelnden selbstfertilen Pflanzen zeigten zwar keine Abnahme der Fertilität durch Inzucht, wohl aber verminderte Keimungsenergie und Qualität. In der 5. Generation wurden nur noch Zwerge erhalten.

Von sonstigen Merkmalspaaren wird angegeben, daß Sommerform über Winterform dominiert²⁾, wogegen aber spräche, daß *v. Lochow*³⁾ seinen Sommerweizen aus Winterroggen gezogen. Normaler Kornbesatz dominiert über Schartigkeit. Für die Roggenzüchtung dürfte der „züchterische Blick“ wichtiger sein als große Kenntnis der Vererbungsgesetze, womit nicht gesagt sein soll, daß man diese ganz entbehren kann.

Die Vererbungsversuche bei der Kartoffel werden, wie oben erwähnt, sehr dadurch erschwert, daß die meisten Sorten keine Samen bilden. Ferner sind sie zum großen Teil selbststeril. So gelang es *Bach*⁴⁾ nicht, *Cimbals Wohltmann* selbstzubestäuben, während er mit anderen Sorten (*Klio*, *Imperator*, *Flora*, *Fürstenkrone*) bei

¹⁾ *N. Heribert-Nilsson*, Ztschr. f. Pflanzenzüchtung IV, 1916, S. 1—44.

²⁾ *Fruwirth* IV.

³⁾ Die deutsche Landwirtschaft unter Kaiser Wilhelm II., Abschnitt Petkus, 1913.

⁴⁾ *S. Bach*, Ztschr. f. Pflanzenzüchtung V, 1917, S. 71—80.

20 % aller bestäubten Blüten Ansatz erzielte. Ferner sind nach in der Publikation begriffenen Untersuchungen von *L. v. Graevenitz* die Kartoffeln so empfindlich gegen Inzucht, daß in den Fällen, wo man bei Selbstbefruchtung Samen erhält, die Pflanzen nach ein bis zwei Generationen schon derartig degeneriert sind, daß nur Kümmerzwerg entstehen, die nicht mehr blühen. Da man bei so heterozygoten Pflanzen, wie die Kartoffel es bei uns ist, diese erst einige Generationen inzüchten müßte, um sichere Angaben über die Vererbung der einzelnen Eigenschaften zu erlangen, so muß man die in der Literatur angegebenen Daten mit der größten Skepsis aufnehmen.

Von Kartoffelanalysen ist mir nur eine ausführlichere bekannt, nämlich die von *Salaman*¹⁾, der einige Farben, Formen und Krankheiten auf ihre Vererbung untersuchte. Die Untersuchung der Krankheiten auf ihre Vererbung ist von dem allergrößten praktischen Interesse, leidet doch die Kartoffel an fast ebensoviel Krankheiten wie die Menschheit. Es ist möglich, daß wir dazu kommen werden, unsere Kulturkartoffel mit wilden Sorten, die immun sind, zu kreuzen. So fand *Salaman*, daß *Solanum tuberosum*, eine wilde Kartoffel, die keine Knollen ansetzt, Keimlinge ergibt, die gegen *Phytophthora* immun sind. Diese Immunität ist erfreulicherweise rezessiv. Eine Frage, die vielleicht auch auf erbanalytischem Wege zu lösen ist, ist die des Abbaus der Kartoffel. Darunter versteht man die Erscheinung, daß die meisten Kartoffelsorten nach wenig Jahren Anbau auf einem Boden degenerieren.

Bei der Zuckerrübe, die zum Schluß noch kurz erwähnt sei, liegen die Verhältnisse für eine Analyse insofern besonders ungünstig, als die durch äußere Bedingungen hervorgerufenen Modifikationen zum Teil größer sind als die durch verschiedene Erbinheiten bedingten Variationen. Das Zuchtziel ist hoher Zuckergehalt und hohes Gewicht. Diese sind nach *Oetken*²⁾ schwer miteinander homozygotisch zu vereinigen, weil eine ganze Reihe von Faktoren an beiden mitwirken. Kreuzungen von Zuckerrübe, Futterrübe, Salatrübe und Mangold sind möglich. Nach *v. Tschermak* (loc. cit.) dominiert Pigment der Haut und des Fleisches über Pigmentlosigkeit und roter Farbstoff der Blätter über das Fehlen desselben.

Die Möglichkeit einer Züchtung von hochkultivierten Rassen beruht auf der genotypischen Reichhaltigkeit der betreffenden Species. Denn wir sind z. B. in der Lage, aus einer ganzen Reihe von verschiedenen Weizensorten allmählich die guten Eigenschaften auf eine zu vereinigen. Es fragt sich nun, wie die Verschiedenheiten in die Species

hineingekommen. Eine allmähliche Abänderung der Stammform unter dem Einfluß äußerer Bedingungen also eine Vererbung erworbener Eigenschaften wäre ja die einfachste Annahme, doch müssen wir sie trotz vieler Versuche als unerwiesen ablehnen. Die Vererbung erworbener Eigenschaften setzt aber auch ein kontinuierliches Abändern voraus, während die Natur der Gene eine sprunghafte Änderung, die mindestens ein ganzes Gen auf einmal umfaßt, zu fordern scheint. Es bleibt uns danach vorläufig nichts anderes übrig, als ein mehr oder weniger richtungsloses Mutieren der einzelnen Erbinheiten anzunehmen. Dies zusammengenommen mit der Auslese durch den Kampf ums Dasein muß einen Fortschritt ergeben.

Man muß sich aber darüber klar sein, daß die allerwenigsten Abänderungen, die heute auftreten, auf diese Weise zustande kommen. Meist handelt es sich einfach um eine Neukombinierung vorhandener Eigenschaften. Nehmen wir z. B. an, wir hätten es mit vier Faktoren zu tun, die jeder für sich dieselbe Eigenschaft, sagen wir etwa rote Farbe, hervorrufen, so wird in der Kreuzung $AABBCCDD \times aaBBCCDD$ in F_2 eine einzige weiße Pflanze auf 255 rote kommen! Wie leicht wird man geneigt sein, dies für eine Mutation zu halten, wenn man die Vorgeschichte nicht kennt. Hierher gehört auch das Auftreten von Rückschlägen zur Wildform, das die Züchter so sehr als Folge der Bastardierung fürchten. Es ist die natürliche Folge der Aufspaltung in Kreuzungen stark verschiedener Elternpflanzen, also absolut nichts Beängstigendes, da diese Kombinationen bei der Konstantzüchtung um so weniger auftreten, als sie meist dominierend sind. Für den Wissenschaftler sind sie von allergrößtem Interesse, da sie Rückschlüsse auf die Phylogenie gestatten.

Im Vorhergehenden habe ich einen kleinen Überblick der Anwendungen, die die Vererbungsgesetze auf unsere Kulturpflanzen gefunden haben, zu geben gesucht. Daß wir erst im Anfange stehen und noch viel erwarten können, ist wohl klar geworden. Je weiter wir aber in der Erkenntnis kommen, desto größer wird der Kreis der Erscheinungen sein, den wir in die Vererbungsforschung mit hineinbeziehen werden: das Gebiet der Inzucht, der Pflanzenpathologie und viele andre versprechen uns noch manchen Aufschluß. Vorläufig aber müssen wir auf diesem Gebiete noch mit Goethes Mutter sagen: „Erkenne erst alle Sterne und das Letzte, dann erst kannst Du zweifeln, bis dahin ist alles möglich!“ Aber selbstverständlich darf uns die Erkenntnis unseres mangelhaften Wissens nicht veranlassen, jedem Köhlermärchen Glauben zu schenken, das uns in der Pflanzenzüchtung, die vor Entdeckung der Mendelschen Gesetze ganz in den Händen von Gärtnern und Liebhabern lag, auf Schritt und Tritt begegnet.

¹⁾ *Salaman*, Journ. of Genetics I, S. 7—46.

²⁾ *Oetken*, Ztschr. f. Pflanzenzüchtung III, S. 265 bis 333, 1915.