

(Aus dem Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Schmalenbeck b. Hamburg)

Über die Erbllichkeit des Wachstums (vorläufige Ergebnisse eines Versuches mit Mutanten von *Antirrhinum majus* L.)

Von K. STERN

Mit 10 Textabbildungen

1. Fragestellung

Die Steigerung der Wüchsigkeit unserer Holzarten ist eine der Hauptaufgaben der Forstpflanzenzüchtung, aber sie ist auch eine der am schwierigsten zu lösenden, denn die Wachstumsleistung einer Sorte kann nur als Funktion des Lebensalters verstanden werden. Diese Besonderheit stellt in Verbindung mit der Langlebigkeit der Holzpflanzen den Forstpflanzenzüchter vor eine fast unlösbare Aufgabe, wenn es nicht gelingt, einigermaßen sichere, d. h. vor allem auch praktisch verwendbare Methoden zu finden, mit deren Hilfe einmal die Analyse von Wachstumsgängen möglich ist, die es zum anderen aber auch erlauben, ein System von Vergleichsgrößen zu konstruieren, das eine Einschätzung der erblichen Komponenten des Wachstums zuläßt. Zwar ist auf diesem Gebiete häufig gearbeitet worden, doch sind die experimentellen Ergebnisse in fast allen Fällen nicht von wünschenswerter Klarheit, und vor allem läßt auch die Wahl des Versuchsmaterials meist einen bindenden Schluß selbst aus Befunden umfangreicher und sonst gut geplanter Versuche nicht zu. In Anbetracht dieses Sachverhaltes mag es gerechtfertigt erscheinen, wenn im folgenden über vorläufige Resultate eines seit zwei Jahren laufenden Versuches berichtet wird, der zum eigentlichen Abschluß erst in fünf oder mehr Jahren kommen wird.

Zuvor aber ist es notwendig, die Voraussetzungen zu definieren, unter denen der Versuch angelegt wurde, und die auch für die Interpretation der Resultate von Bedeutung sind. Über die Art der Zeitabhängigkeit des Wachstums gibt es zwei einander widersprechende Auffassungen:

a) Der Wachstumsverlauf ist (von der genetischen Seite her) durch ein System von Erbfaktoren kontrolliert, die jeweils in bestimmten Stadien der Entwicklung oder des Wachstums wirksam sind. Diese Auffassung vertritt z. B. MÜNCH (o. J.).

b) Der Wachstumsverlauf ist in seiner Gesamtheit durch ein System von Erbfaktoren kontrolliert und zwar in der Weise, daß eine in sich einheitliche und durch eine mathematische Funktion zu beschreibende Wachstumskurve entsteht; diese Funktion kann empirisch ermittelt werden.

Wir schließen uns im folgenden der zweiten Auffassung an, mit der Einschränkung allerdings, daß ein Vorhandensein phasenspezifisch wirkender Gene zwar nicht geleugnet wird, daß aber deren Auftreten in der Praxis der Züchtung nicht genügend häufig erwartet wird, um die Resultate von Wachstumsvergleichen mit dem Ziele einer ersten Auslese ernsthaft zu gefährden. Die von uns untersuchten 13 Allele wirken durchweg über den gesamten Wachstumsverlauf. Sie wurden sozusagen „zufällig“ gewählt und nicht von vornherein unter diesem Gesichtspunkt.

2. Material und Beschreibung des Versuches

Im Frühjahr 1954 erhielten wir vom Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung in Voldagsen Samen von 15 Linien von *Antirrhinum* aus dem dortigen Sortiment¹. Sämtliche Linien wurden aus Mutationen der Sippe 50 normal erhalten, die sich von dieser durch je ein Allel unterschieden. Eine Linie schied aus, da sie offenbar nicht rein zu erhalten war (vgl. STUBBE 1953), so daß es jetzt insgesamt nur noch 13 Mutanten der Sippe 50 sind. Zur Vereinfachung wurden sie numeriert und es bedeutet

Nr. 1 Sippe 50 normal ²	Nr. 9 <i>decepiens</i> ²
Nr. 2 <i>heroína</i>	Nr. 10 <i>lurida</i> ²
Nr. 3 <i>matura</i>	Nr. 11 <i>nitens</i> (ausgeschieden)
Nr. 4 <i>ramosa</i>	Nr. 12 <i>olivacea</i>
Nr. 5 <i>repens</i>	Nr. 13 <i>venae virides</i> ²
Nr. 6 <i>polymeris</i>	Nr. 14 <i>vitellina</i> ²
Nr. 7 <i>sessilis</i>	Nr. 15 <i>buxifolia</i>
Nr. 8 <i>turrijformis</i>	

Einige dieser Mutanten wurden bereits von STUBBE (1953) bezüglich der Dominanzverhältnisse untersucht und beschrieben. Unsere eigenen Ergebnisse stehen z. T. in guter Übereinstimmung mit seinen Angaben, es ist jedoch leider nicht ohne weiteres möglich, die Ergebnisse beider Versuche miteinander zu verzahnen, da beide Versuche mit anderen Fragestellungen angelegt und somit auch anders behandelt wurden. Die zitierte Arbeit bildete aber den Ausgangspunkt unserer Überlegungen und war maßgebend auch für die Wahl des Versuchsmaterials.

Eine entscheidende Annahme bei der Planung des Versuches war die, daß es sich bei den 13 Allelen um Glieder einer Kette von Polygenen des Wachstums handeln müsse. Es kam demgemäß darauf an, die Dominanzen im einzelnen zu erfassen. Auch in dieser Beziehung war die genannte Arbeit STUBBES richtungweisend, denn wir konnten daraus entnehmen, daß mit Sicherheit neben verschiedenen Dominanzstufen im intermediären Bereich auch einige Fälle von Superdominanz mit erfaßt würden.

Die „Dominanz“ eines Allels wird im folgenden gemäß der Definition MAHTERS (1949) berechnet und verwendet. Dieser Definition liegt das Schema der Abb. 1 zugrunde: Gegeben sind die gemessenen Merkmalswerte der Homozygoten A_1A_1 und a_1a_1 . Bei fehlender Dominanz beider Allele darf man den Wert der Heterozygoten A_1a_1 im Schwerpunkt beider Genotypen vermuten. Dies wird jedoch selten der Fall sein, man ist deshalb gezwungen, einen weiteren Term zur Kennzeichnung der Abweichung einzuführen, eben der „Dominanz“. Diesem Zwecke dient die Größe h der Abb. 1, die also den Abstand der

¹ Das Versuchsmaterial wurde uns von Fräulein SCHELLER vom Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung in Voldagsen übersandt, die Einleitung der Arbeiten wurde durch eine Beihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht. Beiden sei auch an dieser Stelle nochmals herzlichst gedankt.

² Wachstumsvergleiche dieser Linien sind schon bei STUBBE (1953) zu finden.

für den Heterozygoten gemessenen Merkmalsprägung zur Erwartung im Schwerpunkt der Homozygoten mißt. Der Abstand zwischen Homozygoten und Schwerpunkt wird mit $+d$ bzw. $-d$ bezeichnet. Dann wird bei „normaler“ Dominanz der absolute Wert des Bruches h/d stets kleiner oder gleich 1 sein. Nimmt er einen größeren Wert an, liegt also der gemessene Wert für A_1a_1 außerhalb der durch A_1A_1 und a_1a_1 gegebenen Grenzen des Systems, so spricht man von Superdominanz. Manche Heterosidfälle lassen sich mit Hilfe der Superdominanz zwanglos erklären.

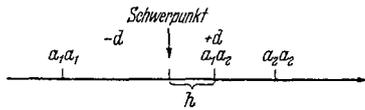


Abb. 1. Definition der Dominanz nach MATHER (1949). Die Größe h bezeichnet den Abstand der beobachteten Merkmalsprägungen der Heterozygoten vom Erwartungswert (bei fehlender Dominanz) im Schwerpunkt zwischen den homozygoten Eltern.

Bei konsequenter Anwendung dieses Modells ist es notwendig, eine Reihe von Hilfsannahmen zu treffen, auf die hier im einzelnen nicht eingegangen wird. Wir benutzen es lediglich zur Erklärung der Resultate unseres Versuchs. In Abb. 2 sind die Dominanzen der Allele 2—15 wiedergegeben, soweit sie aus der Kreuzung mit der Ausgangslinie (Sippe 50 normal) direkt zu erhalten sind. Sie beziehen sich auf die 8. und letzte Messung des Versuchs. Diese Angabe ist wesentlich, wie sich noch herausstellen wird. Man ersieht aus Abb. 2 sofort, daß die unterschiedlichsten Grade von Dominanz vorhanden sind.

Bei derartigen Versuchen ist man gezwungen, sich arbeitsmäßig einzuschränken, wenn man einen gleich-

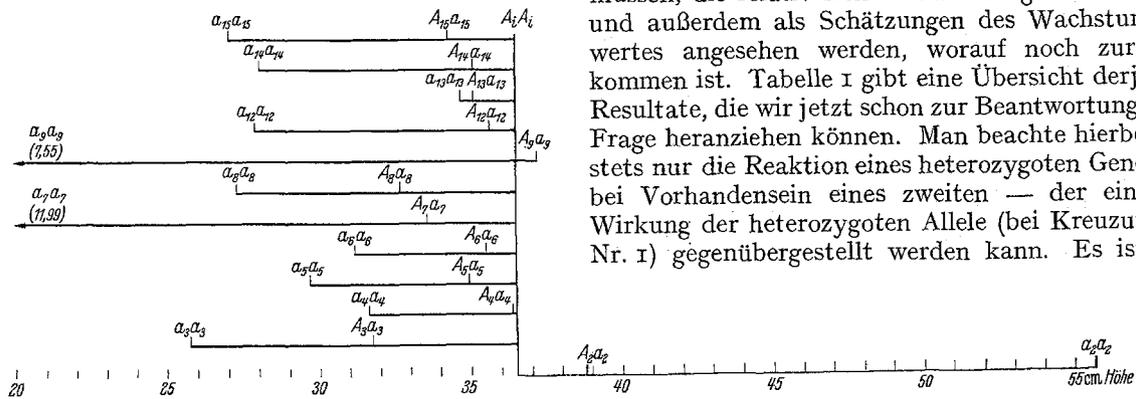


Abb. 2. Dominanzverhältnisse im *Antirrhinum*-Versuch, soweit aus Kreuzungen mit Sippe 50 normal direkt zu ermitteln.

zeitigen Vergleich vieler Sorten haben will. Deshalb wurde als Maßstab für das Wachstum die Pflanzenhöhe gewählt. Sicherlich läßt sich hiergegen manches einwenden, doch zeigt der Versuch selbst, daß auch auf diese einfache Art schon eine gute Vorstellung gewonnen werden kann. Lediglich in einem Falle liegt eine offensichtliche Fehlbeurteilung vor: Die Linie 7 bildet unter Freilandverhältnissen keinen normalen Hauptsproß, sie wächst buschartig und bietet so keine sichere Möglichkeit zur Beurteilung des Höhenwachstums. In allen anderen Fällen jedoch kann die Übereinstimmung als ausreichend angesehen werden.

Schließlich muß noch der Einwand erhoben werden, daß eine wirklich reale Vorstellung über das Wachstum von Populationen nur dann erwartet werden kann, wenn man von den Wachstumskurven der Individuen ausgeht (vgl. YATES 1950). Es wird sich jedoch zeigen, daß auch die Summenwerte des Wachstums schon gute Anhaltspunkte ergeben.

Als letzter Einwand gegen unser Versuchsergebnis ist noch die Tatsache zu nennen, daß in den ersten Entwicklungsstadien reziproke Kreuzungen nicht immer gleiches Wachstum zeigen. Es wird dies besonders deutlich beim Vergleich von Keimpflanzen: Natürlich kann es sich hier nicht um den Ausdruck plasmatischer Unterschiede von Linie zu Linie handeln, man darf vielmehr einen „maternal effect“ annehmen, den zu analysieren auch wegen seiner relativen Bedeutungslosigkeit nicht lohnenswert ist.

Der Versuch 1955 enthielt 64 Kreuzungsnachkommenschaften aus Kreuzungen innerhalb oder zwischen den genannten Linien. Er wurde als partiell balanciertes Gitter mit vier Wiederholungen und 20 Pflanzen je Kreuzung und Wiederholung angelegt. Die Pflanzen kamen im Mai aus dem Gewächshaus, wo sie unter nicht immer ganz einheitlich zu haltenden Bedingungen erzogen werden mußten. Hierin und im sicherlich nicht ganz einheitlichen Pflanzschock liegt die Ursache für eine gewisse Unsicherheit der Anfangsmessungen, etwa bis zur 3. Messung. Auch HAGBERG (1952), der einen ähnlichen Versuch mit *Galeopsis* durchführte, verweist auf diese Unsicherheitsquelle. Sämtliche Pflanzen stammten aus Samen von Kreuzungen des Jahres 1954.

3. Ergebnisse

Als erste Frage ist die nach der Additivität der heterozygoten Genwirkungen zu prüfen. Hierzu werden die letzten Messungen herangezogen werden müssen, die relativ sichere Schätzungen sein dürften und außerdem als Schätzungen des Wachstumswertes angesehen werden, worauf noch zurückzukommen ist. Tabelle 1 gibt eine Übersicht derjenigen Resultate, die wir jetzt schon zur Beantwortung dieser Frage heranziehen können. Man beachte hierbei, daß stets nur die Reaktion eines heterozygoten Genorts — bei Vorhandensein eines zweiten — der einfachen Wirkung der heterozygoten Allele (bei Kreuzung mit Nr. 1) gegenübergestellt werden kann. Es ist z. B.

Tabelle 1. Nachweis der Additivität heterozygoter Genwirkungen.

Spalte 1, 2 und 3 gibt die Mittelhöhen zur Zeit der letzten Messung für die Kreuzungen mit den Linien 1, 2 und 3; die letzten drei Spalten zeigen die Differenzen zwischen den ersten drei Spalten. Die gesicherte Differenz für $p < 0,05$ beträgt hier 3,40 cm, so daß also keine sicheren Abweichungen von der mittleren Dominanz der Allele nachzuweisen sind.

	1	2	3	1-2	1-3	2-3
x 1	—	38,75	30,84	—	—	+ 7,91
x 2	38,75	—	35,41	—	+ 3,34	—
x 3	30,84	35,41	—	- 4,57	—	—
x 4	30,37	39,07	33,00	- 2,70	+ 3,37	+ 6,07
x 5	34,97	40,05	29,76	- 5,08	+ 5,21	+ 10,29
x 6	35,50	39,05	31,97	- 3,55	+ 3,53	+ 7,08
x 7	33,58	38,99	33,36	- 5,41	+ 0,22	+ 5,63
x 8	32,64	37,58	31,67	- 4,94	+ 0,97	+ 5,91
x 9	37,16	—	34,34	—	+ 2,82	—
x 12	35,59	41,04	32,84	- 5,45	+ 2,75	+ 8,20
x 13	35,06	—	31,18	—	+ 3,88	—
x 14	35,08	38,08	—	- 3,00	—	—
x 15	34,20	38,51	30,30	- 4,31	+ 3,90	+ 8,21
Im Mittel				- 4,33	+ 3,00	+ 7,41

(gem. Abb. 1 und MATHERS Definition) zu schreiben die Kreuzung 1×2 als

$$A_2a_2$$

und 2×3 als

$$A_2a_2A_3a_3$$

usf., wenn man die nicht mutierten Allele mit großen und die mutierten mit kleinen Buchstaben bezeichnet und der Index der Nummer der Kreuzungsliste entspricht. Der genotypische Wert der Kreuzung 1×2 wird dann zu bestimmen sein durch

$$(A_2a_2) = 1/2 (A_2A_2 + a_2a_2) + h_{a_2}$$

derjenige der Kreuzung 2×3 durch

$$(A_2a_2A_3a_3) = 1/2 [A_2A_2A_3A_3 + 1/2 (a_2a_2A_3A_3 + A_2A_2a_3a_3)] + 1/2 (h_{a_2} + h_{a_3})$$

usf., additives Zusammenwirken der heterozygoten Loci immer vorausgesetzt.

Durch Lösung eines entsprechend vervollständigten Systems linearer Gleichungen ließe sich dann die Annahme additiver Genwirkungen entweder generell verwerfen oder als annähernd vorhanden nachweisen. Gleichzeitig wäre eine relativ genaue Schätzung der h_{a_i} möglich. Es ist hier auf diesen Nachweis verzichtet worden, denn der allgemeine Überblick der Tabelle 1 mag hier genügen, weil das Material noch nicht vollständig genug ist, um eine ins einzelne gehende Rechnung zu rechtfertigen. Der Tab. 1 liegt folgender Gedanke zugrunde: Wenn etwa die Kreuzung 1×4 den heterozygoten Genort A_4a_4 enthält und 2×4 die heterozygoten Loci $A_2a_2A_4a_4$, so muß bei additivem Zusammenwirken nach Subtraktion des zahlenmäßig durch Beobachtung gegebenen Wertes der doppelt Heterozygoten 2×4 von der einfach Heterozygoten 1×4 ein Betrag verbleiben, welcher der Wirkung des heterozygoten Locus A_2a_2 zuzuordnen ist, ohne jedoch,

wie eine einfache Überlegung ergibt, mit h_{a_2} identisch zu sein. Wir dürfen also erwarten, daß die Differenzen der Tabelle 1 in jeder Spalte gleich groß sind, wenn man von Zufallsschwankungen absieht. Die Übereinstimmung ist tatsächlich ausreichend.

Eine statistische Prüfung für einige nach dem Vorhandensein der zugehörigen reziproken Kreuzung ausgewählte Beispiele gibt die Tabelle 2. Hier ist für die 7. und 8. Messung eine unvollständige Streuungszerglegung nach Elternanteilen und den Wechselwirkungen zwischen heterozygoten Loci durchgeführt. Ein Vergleich dieser Wechselwirkung mit der als Fehler zu benutzenden Streuung „Zwischen reziproken Kreuzungen gleicher Eltern“, die ihrerseits, gemessen am Versuchsfehler, nicht gesichert ist, ergibt, daß die Annahme additiver Genwirkung in den Heterozygoten durch das geprüfte Material nicht widerlegt wird.

So relativ leicht sind also die Verhältnisse auch in Polygensystemen der Vererbung quantitativer Merkmale bei Unterstellung gewisser Voraussetzungen für den Züchter einjähriger Pflanzen zu überschauen, und es gibt eine Reihe von Verfahren, die ihm bei der Schätzung des durchschnittlichen Dominanzgrades und der Zahl beteiligter Allele behilflich sind. Einen Überblick der wichtigsten Methoden dieser Art gibt WRICKE (1955). Für den Forstpflanzenzüchter besteht indessen die Notwendigkeit zu anderem Vorgehen, denn, wie schon einleitend erwähnt, hat er mit der Zeitabhängigkeit der zu vergleichenden Wachstumsgrößen zu rechnen. Dies soll noch einmal Tabelle 3 nachweisen. Sie enthält die Streuungszerglegung aller 8 Messungen der diallelen Kreuzungen unserer Linien 1, 2 und 3. Eine zusammenfassende Varianzanalyse ist aus mehreren Gründen nicht möglich. Man

Tabelle 2. Wechselwirkungen zwischen reziproken Kreuzungen gleicher Eltern und Prüfung der Genwirkungsadditivität.

7. Messung Streuungsursache	SQ	Fg	s ²	F _{0,775}	F _{1,618}
Reziproke Kreuzung	244,63	14			
Anteil (1, 2, 3)	214,35	2	107,175	138,29***	66,24***
Anteil (4, 6, 7, 8, 15)	17,34	4	4,335	5,59***	2,68
WW (1, 2, 3) × (4, 6, 7, 8, 15)	12,94	8	1,618	2,09	
Gesamt	255,50	29			
Reziproke Kreuzung	244,63	14	17,473		
Kreuzungsgruppen	0,02	1	0,020		
Zwischen reziproken Kreuzungen gleicher Eltern	10,85	14	0,775		

8. Messung				F _{1,098}	F _{1,705}
Reziproke Kreuzung	254,43	14			
Anteil (1, 2, 3)	221,74	2	110,870	100,97***	65,03***
Anteil (4, 6, 7, 8, 15)	19,05	4	4,763	4,34*	2,79
WW (1, 2, 3) × (4, 6, 7, 8, 15)	13,64	8	1,705	—	
Gesamt	270,60	29			
Reziproke Kreuzung	254,43	14	18,174		
Wiederholung	0,80	1	0,80		
Zwischen reziproken Kreuzungen gleicher Eltern	15,37	14	1,098		

Tabelle 3. Mittl. Streuungsquadrate der diallelen Kreuzungen (einschl. Selbstungen) der Linien 1, 2 und 3.

Streuungsursache	FG	s ² der Messung Nr.							
		1	2	3	4	5	6	7	8
WW♀ × ♂ Fehler	2	1,460	1,055	1,375	0,395	3,510	17,730	53,060	128,260
	2	2,205	1,845	1,310	6,850	16,155	27,845	59,180	100,630
	4	2,403	2,053	1,978	9,575	14,935	3,223	4,743	24,910
	159	0,103	0,104	0,172	0,395	0,845	0,831	1,124	1,302

sieht, wie sich die Verhältnisse der Streuungen von Messung zu Messung verschieben und erst mit auslaufendem Wachstum endgültigen Relationen zustreben. Die Ursachen für dies Verhalten sind unschwer aus den Abb. 3—5 zu ersehen. Diesen Abbildungen liegen die Zahlen der Tabelle 4 zugrunde. Hier oder aus Abb. 2 entnimmt man auch die Ursachen für die schließlich bleibende $WW \text{ ♀} \times \text{♂}$ im diallelen Kreuzungsschema.

Eine nähere Untersuchung der Abb. 3 und 5 ergibt interessante Aufschlüsse über das Wachstum

nicht unerwartete Konsequenz, daß selbst dann, wenn in gewissen Abschnitten der Wachstumsserie eines Hybriden Werte gemessen werden, die höher sind als diejenigen der Eltern, darin allein noch kein Beweis für superdominante Vererbung zu sehen ist. Es kann

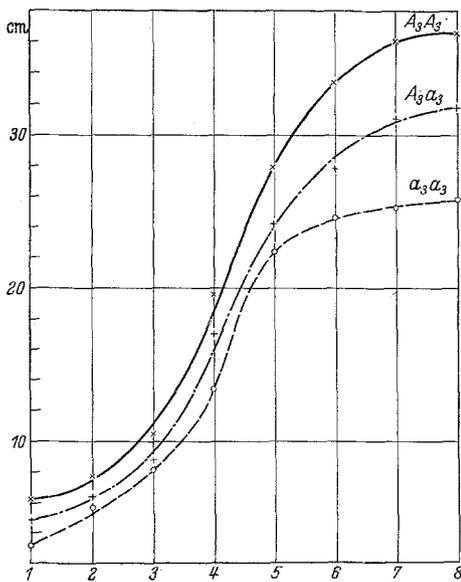


Abb. 3. Wachstum der Linien A_3A_3 und a_3a_3 im Vergleich zur Kombination A_3a_3 .

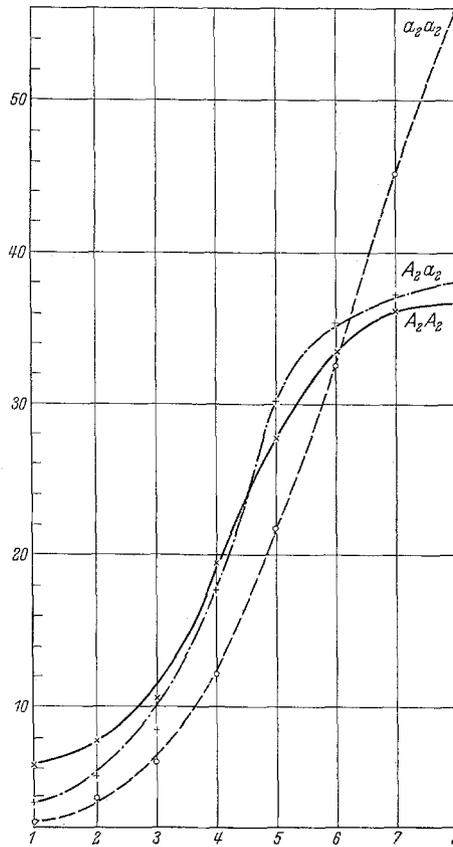


Abb. 4. Wachstum der Linien A_2A_2 und a_2a_2 im Vergleich zur Kombination A_2a_2 .

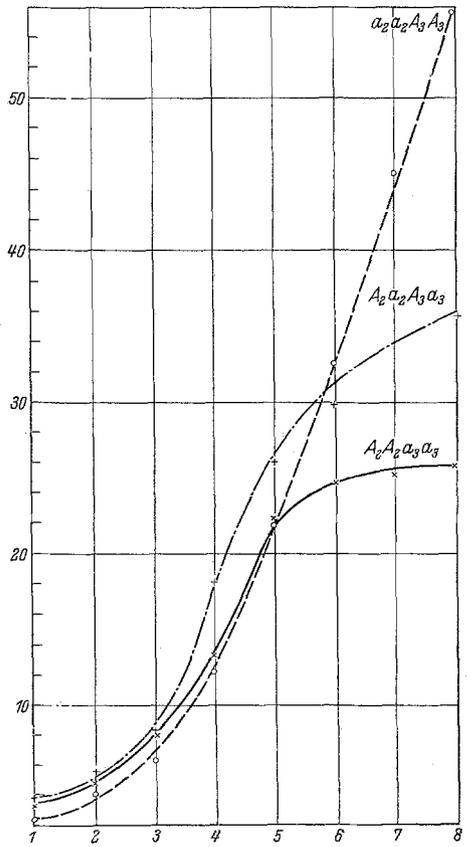


Abb. 5. Wachstum der Linien $A_2A_2A_3a_3$ und $a_2a_2A_3a_3$ im Vergleich zur Kombination $A_2a_2A_3a_3$.

der Heterozygoten. In Abb. 3 wurde die Kombination A_3a_3 den homozygoten Elterlinien gegenübergestellt. Wie schon aus Abb. 2 ersichtlich war, besitzen beide Allele keine nennenswerte Dominanz, die Vererbung des Wachstums ist fast intermediär. Dies scheint nicht nur für die schließlich erreichten Endgrößen zu gelten, sondern ebenso für den Wachstumsrhythmus (auf die Zweckmäßigkeit dieser Trennung wird noch zurückzukommen sein), denn die Kurve für A_3a_3 liegt zu allen Zeiten zwischen denen der Elterlinien. Hier handelt es sich also offenbar um den einfachsten Fall der Vererbung von Wachstumseigenschaften.

Komplizierter werden die Verhältnisse für die Kombination A_2a_2 der Abb. 4. A_2 ist gegenüber a_2 hochgradig dominant. Die Wachstumskurve kann also schon rein erwartungsgemäß nicht zu allen Zeiten intermediär zwischen denen der Elterlinien liegen, denn A_2A_2 und a_2a_2 sind auch im Wachstumsrhythmus extrem unterschieden. Trotzdem ist auch hier eines unverkennbar: Die schließlich erreichten Endwerte der Heterozygoten liegen zwischen denen der Eltern und die Art, in der sie erreicht werden, ebenfalls. D. h., auch der Wachstumsrhythmus ist aus den Wachstumskurven der Eltern abzuleiten. A_2a_2 besitzt eine gegenüber A_2A_2 langsamer ansteigende Wachstumskurve, wächst dann aber nachhaltiger, das gleiche Verhältnis also, wie es auch für a_2a_2 gegenüber A_2A_2 gilt. Hieraus ergibt sich die eigenartige, aber doch

und muß dies auch bei „normaler“ Dominanz eintreten, wenn die Eltern im Wachstumsrhythmus verschieden und von unterschiedlicher Dominanz waren.

Abb. 5 schließlich gibt eine Vorstellung vom Wachstum des doppelt heterozygoten $A_2a_2A_3a_3$ im Vergleich zu den beiden Elterlinien. Nach der eben gegebenen

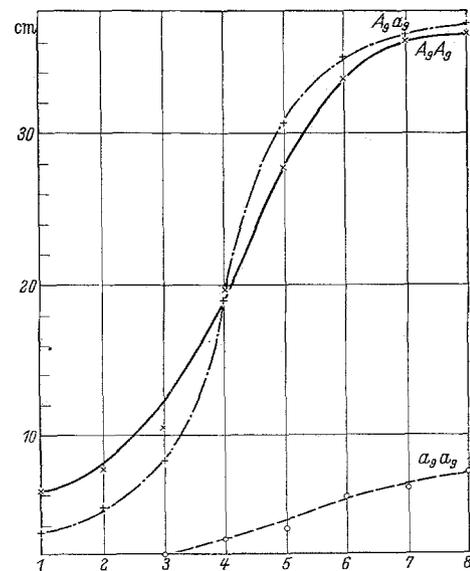


Abb. 6. Wachstum der Linien A_3A_3 und a_3a_3 im Vergleich zur Kombination A_3a_3 .

Erklärung ist auch dieser Fall leicht verständlich: Die hier noch ausgeprägteren Unterschiede der Wachstumsrhythmen beider Eltern bedingen einen noch längeren „superdominanten Abschnitt“ der Wachstumskurve des Hybriden.

In Abb. 6 endlich wird der von STUBBE (1953) beschriebene Fall wirklicher (aber in seinem Material statistisch nicht sicherer) Superdominanz des Allels *decipiens* gezeigt. Auch hier ist die Superdominanz durchaus nicht in allen Abschnitten des Wachstums ausgeprägt. Leider ist infolge semiletaler Wirkung des homozygoten Faktors *decipiens* (unter den Bedingungen unseres Versuchs!) eine eingehende Analyse nicht möglich.

4. Eine einfache Methode zur Kennzeichnung der Vererbung von Wachstumseigenschaften

Wenn man die Voraussetzungen akzeptiert, unter denen die neueren Arbeiten über polygene Vererbung quantitativer Merkmale zu verstehen sind (vgl. WRICKE 1955), so besteht kein Anlaß, bei der Kreuzung von in mehreren Allelen unterschiedenen Eltern andere Verhältnisse zu erwarten, als sie hier vorerst bei einfacher und doppelter Heterozygotie gefunden wurden. Auch in spaltenden Nachkommenschaften muß die durchschnittliche Wachstumskurve je nach Genfrequenz und Dominanzverhältnissen zur einen oder anderen Seite verschoben sein. Der experimentelle Nachweis der Richtigkeit dieser Annahme muß späteren Arbeiten vorbehalten bleiben. Es bleibt hier aber noch ein einfach zu handhabendes Verfahren des Wachstumsvergleiches zu prüfen (STERN 1954). Man geht dabei aus von der (empirischen) Wachstumsfunktion BACKMANS (1939), die eine Trennung von Wachstumsrhythmus und Endgröße ermöglicht. Es sei

$$y_i = c_0 \int_{-\infty}^{x_i} e^{-x_i^2} dx$$

und

$$x_i = c_1 \log t_i + c_2,$$

worin c_0 eine Funktion der Endgröße ist und die Werte des Integrals die im Alter t_i erreichten Fraktionen von c_0 bezeichnen. Bildet man nun fortlaufend die Quotienten gleichalter Wachstumswerte y_i zweier zu vergleichender Serien, so bleibt das Verhältnis der Endgrößen beider Serien offenbar konstant und bestimmt lediglich den mittleren Abstand der entstehenden Quotientenkurve von der Abszisse. Läßt sich die Quotientenkurve nicht durch eine parallel zur Abszisse verlaufende Gerade ausgleichen, so bestehen Unterschiede im Wachstumsrhythmus beider Sorten.

In Abb. 7 sind die Serien der Tab. 4 noch einmal in dieser Weise dargestellt. Als Zähler ist stets der entsprechende Wert der Serie $A_2A_2A_3A_3$ eingesetzt. Aus

dieser Abb. ist vielleicht klarer zu ersehen, daß auch die Kurven der Serien A_2a_2 , A_3a_3 und schließlich auch $A_2a_2A_3a_3$ sich aus denen der Eltern zwanglos herleiten lassen. Die Kurve für die nicht mutierte Ausgangslinie würde in diesem System als eine durch die Ordinate 1,0 laufende Parallele zur Abszisse erscheinen. Sehr schön erscheint jetzt auch als fast völlig intermediär zwischen A_2a_2 und A_3a_3 die doppelt Heterozygote $A_2a_2A_3a_3$, die sich, wie eine einfache Überlegung ergibt, bei additiver Wirkung heterozygoter Loci erwartungsgemäß zwischen die Kurven der einfach Heterozygoten einordnen muß. Der Quotientenvergleich liefert also eine Möglichkeit zu raschem und einfachst zu handhabendem Wachstumsvergleich dort,

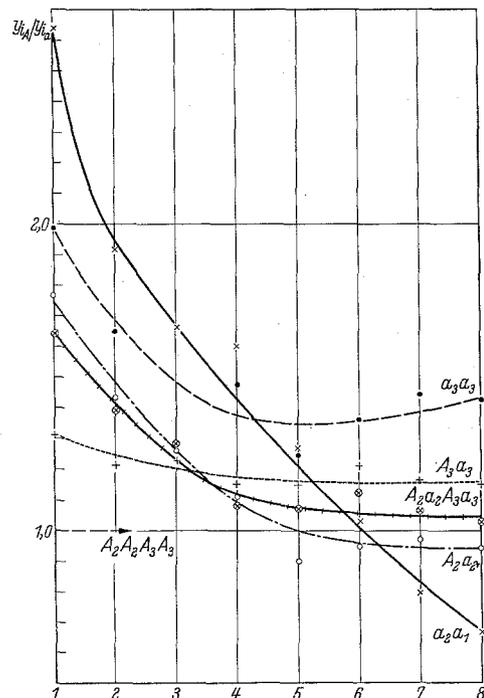


Abb. 7. Die Linien und Kreuzungen der Abb. 3-5, dargestellt durch die Quotienten der Wachstumswerte mit $A_2A_2A_3A_3$ als Zähler.

wo der Versuch vollständig angelegt wurde, d. h. unter Mitbau beider Eltern, denn nur so ist eine Beurteilung der Erbllichkeit hier wie bei jedem anderen Versuch über die Erbllichkeit eines quantitativen Merkmals überhaupt möglich.

5. Zwei Parallelen aus der Forstpflanzenzüchtung

Einer Arbeit von JOHNSON (1951) entnehmen wir den Vergleich des Wachstums der Kreuzungen zwischen *Betula papyrifera* und *B. verrucosa* und *B. pubescens*. Abb. 8 stellt den Quotientenvergleich dar. Abweichend von Abb. 7 wurde hier ein doppelt log-

Tabelle 4. Wachstumswerte der in Abb. 7 mit Hilfe der Quotienten der Wachstumswerte dargestellten Kreuzungsnachkommenschaften.

Kreuzung	Wachstum in cm zur Zeit der Messung Nr.							
	1	2	3	4	5	6	7	8
$A_2A_2A_3A_3$	6,32	7,76	10,51	19,58	27,72	33,45	36,15	36,50
$a_2a_2A_3A_3$	2,39	4,05	6,32	12,20	21,78	32,49	45,08	55,69
$A_2A_2a_3a_3$	3,18	4,71	8,14	13,33	22,34	24,59	25,13	25,72
$A_2a_2A_3A_3$	3,58	5,41	8,31	17,69	30,92	35,28	37,13	38,75
$A_2A_2A_3a_3$	4,83	6,40	8,57	17,07	24,12	27,73	31,06	31,74
$A_2a_2A_3a_3$	3,85	5,58	8,23	18,06	25,98	29,85	34,01	35,74

arithmischer Maßstab gewählt, wodurch die Verhältnisse etwas übersichtlicher werden. JOHNSON selbst benutzt, entsprechend der Zielsetzung seines Versuchs, eine etwas andere Darstellungsweise, indem er die prozentualen Wachstumswerte, gemessen am Versuchsdurchschnitt, aufträgt. Auch hier zeigt es sich deutlich, daß die Artkreuzungen im Wachstum zwischen beiden Eltern liegen.

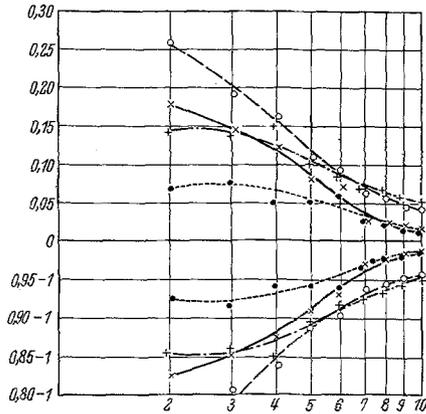


Abb. 8. Wachstum der Kreuzungen zwischen *Betula papyrifera*, *B. verrucosa* und *B. pubescens* im Vergleich zum Wachstum der reinen Arten in einem Versuch von JOHNSON (1951). o --- o *B. papyrifera*; x --- x *B. pubescens* x *papyrifera*; x - - - x *B. verrucosa* x *papyrifera*; - - - - *B. pubescens*.

Das zweite Beispiel ist der vielbesprochene Heterosisfall der Artkreuzung *Larix decidua* x *L. leptolepis*. Hierfür steht uns nur das Keimlingswachstum zur Verfügung, es sollen deshalb keine über den theoretischen Wachstumsvergleich hinausgehenden Schluß-

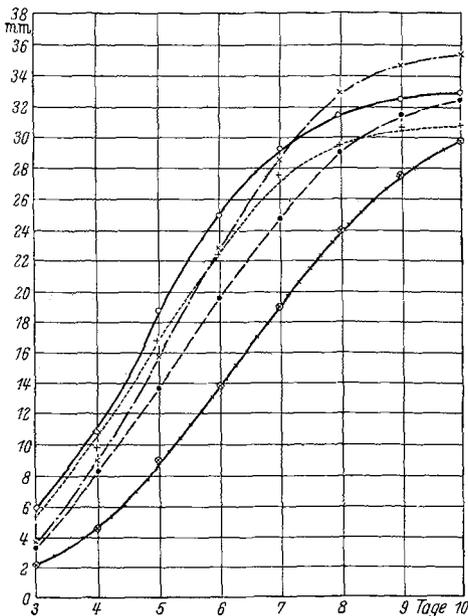


Abb. 9. Wachstum der Keimlinge von Lärchenkreuzungen: ++ *L. leptolepis* x *lept.*; — *L. decidua* x *dec.*; - - - *L. decidua* x *dec.*; - · - *L. decidua* x *lept.*; - - - *L. decidua* x *lept.*

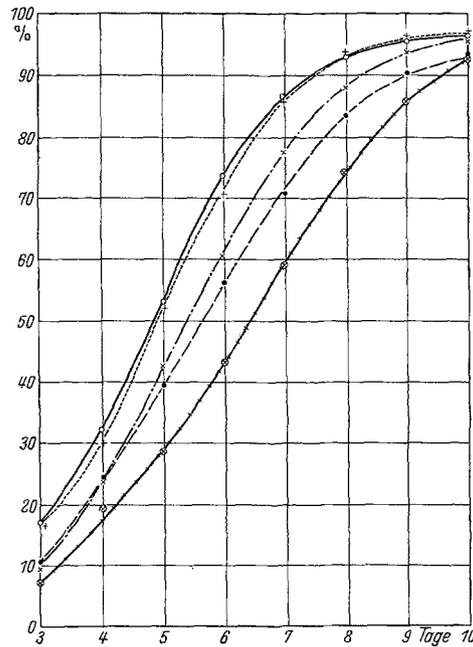


Abb. 10: Die gleichen Kreuzungen wie in Abb. 9, relatives Wachstum.

folgerungen gezogen werden. Das Material stammt aus den Kreuzungen W. LANGNERS von 1954 und repräsentiert zwei europäische Testmütter mit je zwei europäischen und japanischen Vätern sowie die zugehörige reine Japaner-Lärche. Abb. 9 weist „Superdominanz“ der Hybriden nach. Überraschenderweise zeigt jedoch

ein Vergleich des relativen Wachstums in Abb. 10, daß der Wachstumsrhythmus fast intermediär vererbt wird. Aber es ist in diesem Falle noch so viel zu klären, daß man vielleicht besser auch weiterhin von Heterosis statt von Superdominanz spricht.

6. Diskussion der Ergebnisse

Die wenigen vorliegenden Resultate wurden jetzt schon gebracht, da sie ein Grundsatzproblem der Forstpflanzenzüchtung berühren, das bislang noch wenig erforscht ist. Die ausgewählten Beispiele zeigen immerhin sehr deutlich, daß die Erbllichkeit des Wachstums nicht so kompliziert zu sein braucht, wie man es vielfach annimmt und darüber hinaus, daß es durchaus Möglichkeiten gibt, „Affinitäten“ auch von Wachstumskurven zu finden und mit ihrer Hilfe die Vererbung des Wachstums zu analysieren. Es wird die Aufgabe späterer Versuche sein, die Verhältnisse auch bei komplizierteren Heterozygoten und spaltenden Nachkommenschaften zu untersuchen und insbesondere auch die Wechselbeziehungen der Genwirkungen untereinander und zum Milieu zu analysieren, soweit sie ihren Ausdruck im Wachstum finden.

Was man für die praktische Forstpflanzenzüchtung schon jetzt übernehmen kann, läßt sich durch folgende Punkte zusammenfassen:

- a) Periodische und möglichst häufige Aufnahme der Versuche, wie sie z. B. von SCHRÖCK (1951) schon seit längerem gefordert und durchgeführt wird.
- b) Vollständige Versuchsanlagen z. B. bei Artbastarden, um einen Vergleich mit den Eltern zu haben.
- c) Exakte Versuchsplanungen, um die unvermeidlichen Fehler in erträglichen Grenzen zu halten.

d) Vermeiden des vorzeitigen Schlusses auf Heterosis bei Artbastarden, denn wir haben gesehen, daß bei Kreuzungen von Genotypen mit sehr differenzierten Wachstumsrhythmen, wie es bei Arten oder Herkünften oft der Fall ist, Superdominanz bestimmter Wachstumsabschnitte noch nicht entscheidend für das Endergebnis ist.

e) Mit der Einleitung von Inzuchten sollte bei allen züchterisch bearbeiteten Holzarten begonnen werden, um zu einheitlicherem Ausgangsmaterial zu kommen (vgl. auch LANGNER 1951 und GUSTAFSSON u. a. 1955).

Es mag an dieser Stelle ein Ausblick auf die weitere Arbeit über die Erbllichkeit des Wachstums eingeschaltet werden, soweit sie an praktisch züchterisch arbeitenden Instituten durchgeführt werden kann und muß. Voraussetzung für eine erfolgversprechende Arbeit ist das Vorhandensein geeigneter Methoden, d. h. solcher Verfahren, die einen rechnerisch einfachen Ver-

gleich zulassen, aber doch den komplizierten Verhältnissen des Gegenstandes gerecht werden. STRAND (1950) z. B. schlägt für die Auswertung von Herkunftsversuchen die Regressionsanalyse vor. Das wäre gewiß ein Fortschritt und auch unter Anwendung der von uns bevorzugten Funktion BACKMANS möglich. FISHER (1935) gibt ein Verfahren zur statistischen Behandlung dieser Transformation, das sich ohne weiteres ausbauen ließe. Aber es kommt hier eines hinzu: Wachstumsreihen sind ihrem ganzen Charakter nach Zeitserien und entsprechend zu behandeln (vgl. hierzu etwa KENDALL 1946, Vol. II Chapter 30 und 31), denn es ist evident, daß innerhalb der Serie neben der Zeitregression des Wachstums eine ausgesprochene Korrelation der Beobachtungen zu ihren vorhergehenden Werten vorliegen muß. Dementsprechend stellt die Wachstumskurve nichts anderes dar als eine Schätzung des Trends einer Zeitserie, worauf insbesondere SHOLL (1954) aufmerksam macht. Die hieraus sich ergebenden Konsequenzen für die statistische Analyse von Wachstumsreihen erfordern eine enge Zusammenarbeit zwischen Fachstatistikern und experimentell arbeitenden Forschern, wie es auch YATES (1950) als Voraussetzung für den endlichen Erfolg sieht. Darüber hinaus ist es erforderlich, gerade für die Erforschung der Erbllichkeit des Wachstums, Funktionen zu entwickeln und zu erproben, die eine biologische Interpretation zulassen und die einfach zu handhaben sind. Auch der vorstehend auszugswise beschriebene Versuch ist als Beitrag hierzu gedacht.

Zusammenfassung

1. Am Beispiel des Längenwachstums verschiedener und genetisch bekannter Wuchstypen von *Antirrhinum majus* und ihrer in einem oder zwei Loci heterozygoten Nachkommenschaften aus Kreuzungen untereinander wurden erblich bedingte Unterschiede zwischen den Wachstumskurven gezeigt und erklärt.

2. Die Erklärung des Wachstums der Heterozygoten ist zwanglos aus der Annahme unterschiedlicher Dominanz der Allele in bezug auf Endgröße und Wachstumsrhythmus möglich.

3. In Kreuzungen zwischen Wuchstypen mit deutlich unterschiedenen Wuchsrhythmen kann Super-

dominanz in gewissen Abschnitten der Wachstumskurve des Hybriden vorgetäuscht sein. Deshalb sagen einzelne Messungen eines Versuches für sich noch nicht viel aus.

4. Zur Erklärung des Wachstumsganges in Kreuzungsnachkommenschaften sollten, wo dies technisch möglich ist, die Eltern zum Vergleich mit in den Versuch eingehenden.

5. Versuche sollten so angelegt werden, daß sie exakte Vergleichsmöglichkeiten bieten und regelmäßig in kürzeren Perioden gemessen werden.

6. In der Regel dürfte schon ein Vergleich des Höhenwachstums wertvolle Aufschlüsse geben.

Literatur

1. BACKMANN, G.: Die theoretische Wiedergabe von beobachteten Wachstumsreihen. AB-Gleerupska, L. (1939). — 2. EHRENBERG, C., GUSTAVSON, Å., ŠIMAK, M. und PLYM-FORSHELL, C.: Seed quality and the principles of forest genetics. *Hereditas* **41**, 291—366 (1955). — 3. FISHER, R. A.: The case of zero survivors (Appendix zu BLISS, C. I.: The calculation of the dosage mortality curve). *Ann. Appl. Biol.* **22**, 134—167 (1935). — 4. HÄGERBERG, A.: Heterosis in F_1 combinations in *Galeopsis*. *Hereditas* **38**, 33—82, 221—245 (1952). — 5. JOHNSON, H.: Avkommeprövning av björk — preliminäre resultat från unga försöksplanteringar. Sv. Papperstidning **54**, 412—426 (1952). — 6. LANGNER, W.: Kreuzungsversuche mit *Larix europaea* D. C. und *Larix leptolepis* GORD. *Ztschr. f. Forstgen.* **1**, 40—55 (1951). — 7. MATHER, K.: Biometrical genetics. Methuen & Co. London 1949. — 8. SCHRÖCK, O.: Beitrag zur Methodik der Leistungsprüfung in der Forstpflanzenzüchtung. *Der Züchter* **21**, 368—370 (1951). — 9. SHOLL, D. A.: Regularities in growth curves, including rhythms and allometry. Dynamics of growth processes, Princeton Univ. Press, 1954, 224—241. — 10. STERN, K.: Ein Modell für die Wechselwirkungen des Wachstums. *Der Züchter* **24**, 216—220 (1954). — 11. STRAND, L.: Bemerkungen zu „Ergebnisse von Anbauversuchen mit verschiedenen Fichtenherkünften“ von F. FISCHER. *Schw. Zeitschr. f. Forstwesen*, **101**, 664—667 (1950). — 12. STUBBE, H.: Über mono- und digen bedingte Heterosis bei *Antirrhinum majus* L. *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Lehre* **85**, 450—478 (1953). — 13. WRICKE, G.: Über die Methoden zur Untersuchung der Wirkungsweise quantitativer Gene. *Der Züchter* **25**, 262—274 (1955). — 14. YATES, F.: The place of statistics in the study of growth and form (Teil einer von ZUCKERMANN gezeichneten Sammelarbeit). *Proc. royal soc., Series B*, **137**, 479—489 (1950).

(Aus dem landwirtschaftlichen Forschungsinstitut der Ungarischen Akademie der Wissenschaften, Martonvásár, Ungarn)

Untersuchungen über die Kreuzbarkeit innerhalb des Subtribus *Triticinae*

Von Á. KISS und T. RAJHÁTHY

Mit 2 Textabbildungen

Einleitung

Seit der Jahrhundertwende wurde der Subtribus *Triticinae* ein klassisches Objekt für Art- und Gattungskreuzungen. Es ist also verständlich, daß die Entstehungs-, Evolutions- und Verwandtschaftsverhältnisse in dieser systematischen Gruppe verhältnismäßig gut bekannt geworden sind, obwohl noch viele Probleme offen stehen. Die zur Untersuchung der Evolutions- und Verwandtschaftsverhältnisse angewendeten vergleichenden morphologischen, serolo-

gischen, immunologischen Methoden — die archeologischen und philologischen inbegriffen — wurden durch die Versuchsergebnisse der Art- und Gattungskreuzungen und durch die Genomhomologie, der Sterilitätsverhältnisse der Hybriden, der Spaltungsverhältnisse der einzelnen Merkmale, z. B. *K*-Komplex, und durch die Herstellung der synthetischen Arten, Amphidiploiden, sehr wertvoll ergänzt.

Die Art- und Gattungskreuzungen sind zur Lösung einiger praktischer, züchterischer Probleme unent-