

DIE VERSCHIEBUNG GENOTYPISCHER VERHÄLTNIS-  
ZAHLEN INNERHALB POPULATIONEN LAUT  
MATHEMATISCHER BERECHNUNG UND  
EXPERIMENTELLER PRÜFUNG

VON

DR. M. J. SIRKS.

Das Problem der Verschiebung der genotypischen Verhältnisse in Populationen, welche einer Mendelspaltung ihre Entstehung verdanken, ist bis jetzt nur von mathematischer Seite angegriffen worden. Diese Aenderung der Zahlenverhältnisse, in welchen die in der Nachkommenschaft der ursprünglichen  $F_1$ -Generation vorhandenen Genotypen auftreten, ist selbstverständlich von mehreren Umständen abhängig: entweder kann *a*) die Population spontan ändern, dank der Anwesenheit homozygotischer neben heterozygotischen Individuen, dazu noch kompliziert durch Unterschiede in Fruchtbarkeit, geringere genotypisch-veranlagte Lebensfähigkeit bestimmter Gametenkombinationen, durch Unterbleiben bestimmter Kombinationen (Prohibition im Sinne HERIBERT-NILSSONS) und nachfolgende Substitution, und schliesslich durch die Zertation, schnelleres Wachstum bestimmt veranlagter Pollenschläuche unter verschiedenen Temperaturverhältnissen, oder auch kann *b*) künstlich durch Selektion in diese fortwährende Aenderung eingegriffen werden. Ausserdem haben die Unterschiede in Befruchtungsart: 1) Selbstbefruchtung, 2) Autogamie neben Allogamie in wechselnden Frequenzen und 3) vollkommene Panmixie einen verschiedenen Verlauf der Populationsänderungen zufolge.

Die in dieser Arbeit zusammengetragenen Betrachtungen und Untersuchungen beziehen sich auf vier ziemlich einfache Fälle:

- a.* Monohybride Bastardierung und die Nachkommenschaft der  $F_1$ -Generation ohne etwaige Selektion;
- b.* Monohybride Bastardierung und ihre Nachkommenschaft

unter fortwährender Selektion des dominanten A-typus und Vernichtung der ausspaltenden rezessiven a-Individuen;

c. Dihybride Bastardierung und die Nachkommenschaft ohne Selektion;

d. Dihybride Bastardierung und ihre Nachkommen mit andauernder Auswahl der Doppeldominanten, also AB-Pflanzen, während sämtliche ausspaltenden Ab-, aB- und ab-Individuen beseitigt wurden.

Der Zwecke der Arbeit waren drei: erstens die diesbezüglichen, zum Teil schon von anderen Autoren veröffentlichten, mathematischen Betrachtungen als ein Ganzes zusammenzustellen und ihre Lücken zu ergänzen; zweitens die Genauigkeit der mathematischen Theorie zu prüfen in einer Reihe darauf gerichteter Kulturen mit Rassen, deren hochgradige Selbstbefruchtung (Erbsen) und deren starke panmictische Vermehrung (Mays) schon bekannt war und drittens habe ich versucht mit Hilfe der mathematischen Ergebnisse an Pflanzen, deren Grad von Selbstbefruchtung nicht genau bekannt war, diesen Grad zu bestimmen.

Speziell in dieser Richtung angestellte Versuche sind mir fast nicht bekannt; nur HERIBERT-NILSSON (1921) hat m.W. in einer kleineren Arbeit die Verschiebung einer Roggenpopulation behandelt, welche einer monohybriden Bastardierung ihre Entstehung verdankte.

Der obengenannten Einteilung gemäss, fällt diese Arbeit in vier Abschnitte auseinander, welche gesondert dargestellt werden.

\* \* \*

a. *Monohybride Bastardierung und die Nachkommenschaft der F<sub>1</sub>-Generation ohne etwaige Selektion.*

Nachdem PEARSON (1904), HARDY (1908), JENNINGS, (1912, 1916) u. A., für den hier behandelten Verlauf in einzelnen Fällen mathematische Formeln gegeben hatten, ist HEUKELS (1915) als Erster zur Darstellung einer allgemein-gültigen Formel gelangt, welche die Homozygotenzahl jeder beliebigen Generation unter jedem Verhältnis der Selbstbefruchtungs- und Kreuzbefruchtungsfrequenzen berechnen lässt. HEUKELS hat die Frequenz der Selbstbefruchtung x, diejenige der Fremdbefruchtung y genannt, und gibt sodann für die Totalzahl der Homozygoten die Formel (1915. S. 302):

$$\text{Hom.} = \frac{x + y}{x + 2y} - \frac{x + y}{x + 2y} \left\{ \frac{x}{2(x + y)} \right\}^n$$

Dabei soll aber berücksichtigt werden, dass seine Betrachtungen von einer schon heterogenen  $F_1$ -Generation ausgegangen sind, seine  $F_1$ -Generation also unsere  $F_2$  ist, und seine  $n$  für die allgemeine  $n$ -te-Generation deshalb als  $n-1$  geschrieben werden soll. Die drei genotypischen Gruppen: A A, Aa, aa haben sodann, in dieser Weise geändert, die nachfolgenden Frequenzen:

$$AA = aa = \frac{x + y}{2(x + 2y)} - \frac{x + y}{2(x + 2y)} \left\{ \frac{x}{2(x + y)} \right\}^{n-1}$$

$$Aa = \frac{y}{x + 2y} + \frac{x + y}{x + 2y} \left\{ \frac{x}{2(x + y)} \right\}^{n-1}$$

Mit Hilfe dieser ziemlich einfachen Formeln kann nun der mathematisch erwartete Verlauf einer jeden aus monohybrider Mendelspaltung hervorgegangenen und als ein Ganzes gezüchteten Population berechnet werden, wie die nachfolgenden tabellarisch verfassten Ergebnisse zeigen; (die  $y$ -Zahl gibt das Prozent der Fremdbefruchtungen an):

TABELLE I. MONOHYBRIDE OHNE SELEKTION  
Y % FREMDBEFRUCHTUNGEN.

	AA	Aa	aa	A-Typus Dom.	a-Typus Rec.
$y = 100\%$					
$F_1$	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
$F_2$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_3$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_4$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_5$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_6$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_7$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_\infty$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$y = 95\%$					
$F_1$	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
$F_2$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_3$	25.62	48.76	25.62	74.38	25.62
$F_4$	25.64	48.72	25.64	74.36	25.64
$F_5$	25.64	48.72	25.64	74.36	25.64
$F_6$	25.64	48.72	25.64	74.36	25.64
$F_7$	25.64	48.72	25.64	74.36	25.64
$F_\infty$	25.64	48.72	25.64	74.36	25.64

/2

	AA	Aa	aa	A-Typus Dom.	a-Typus Rec.
$y = 90\%$					
F <sub>1</sub>	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
F <sub>2</sub>	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
F <sub>3</sub>	26.25	47.50	26.25	73.75	26.25
F <sub>4</sub>	26.31	47.38	26.31	73.69	26.31
F <sub>5</sub>	26.31	47.38	26.31	73.69	26.31
F <sub>6</sub>	26.31	47.38	26.31	73.69	26.31
F <sub>7</sub>	26.31	47.38	26.31	73.69	26.31
F <sub>∞</sub>	26.31	47.38	26.31	73.69	26.31
$y = 85\%$					
F <sub>1</sub>	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
F <sub>2</sub>	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
F <sub>3</sub>	26.87	46.26	26.87	73.13	26.87
F <sub>4</sub>	27.01	45.98	27.01	72.99	27.01
F <sub>5</sub>	27.02	45.96	27.02	72.98	27.02
F <sub>6</sub>	27.02	45.96	27.02	72.98	27.02
F <sub>7</sub>	27.02	45.96	27.02	72.98	27.02
F <sub>∞</sub>	27.02	45.96	27.02	72.98	27.02
$y = 80\%$					
F <sub>1</sub>	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
F <sub>2</sub>	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
F <sub>3</sub>	27.50	45.0	27.50	72.50	27.50
F <sub>4</sub>	27.75	44.50	27.75	72.25	27.75
F <sub>5</sub>	27.78	44.44	27.78	72.22	27.78
F <sub>6</sub>	27.78	44.44	27.78	72.22	27.78
F <sub>7</sub>	27.78	44.44	27.78	72.22	27.78
F <sub>∞</sub>	27.78	44.44	27.78	72.22	27.78
$y = 75\%$					
F <sub>1</sub>	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
F <sub>2</sub>	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
F <sub>3</sub>	28.13	43.74	28.13	71.87	28.13
F <sub>4</sub>	28.52	42.96	28.52	71.48	28.52
F <sub>5</sub>	28.57	42.86	28.57	71.43	28.57
F <sub>6</sub>	28.57	42.86	28.57	71.43	28.57
F <sub>7</sub>	28.57	42.86	28.57	71.43	28.57
F <sub>∞</sub>	28.57	42.86	28.57	71.43	28.57
$y = 70\%$					
F <sub>1</sub>	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
F <sub>2</sub>	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
F <sub>3</sub>	28.75	42.50	28.75	71.25	28.75
F <sub>4</sub>	29.31	41.38	29.31	70.69	29.31
F <sub>5</sub>	29.40	41.20	29.40	70.60	29.40
F <sub>6</sub>	29.41	41.18	29.41	70.59	29.41
F <sub>7</sub>	29.41	41.18	29.41	70.59	29.41
F <sub>∞</sub>	29.41	41.18	29.41	70.59	29.41

	AA	Aa	aa	A-Typus Dom.	a-Typus Rec.
$y = 65\%$					
$F_1$	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
$F_2$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_3$	29.38	41.24	29.38	70.62	29.38
$F_4$	30.14	39.72	30.14	69.86	30.14
$F_5$	30.27	39.46	30.27	69.73	30.27
$F_6$	30.30	39.40	30.30	69.70	30.30
$F_7$	30.30	39.40	30.30	69.70	30.30
$F_\infty$	30.30	39.40	30.30	69.70	30.30
$y = 60\%$					
$F_1$	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
$F_2$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_3$	30.0	40.0	30.0	70.0	30.0
$F_4$	31.0	38.0	31.0	69.0	31.0
$F_5$	31.20	37.60	31.20	68.80	31.20
$F_6$	31.24	37.52	31.24	68.76	31.24
$F_7$	31.25	37.50	31.25	68.75	31.25
$F_\infty$	31.25	37.50	31.25	68.75	31.25
$y = 55\%$					
$F_1$	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
$F_2$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_3$	30.63	38.74	30.63	69.37	30.63
$F_4$	31.89	36.22	31.89	68.11	31.89
$F_5$	32.17	35.66	32.17	67.63	32.17
$F_6$	32.24	35.52	32.24	67.76	32.24
$F_7$	32.26	35.48	32.26	67.74	32.26
$F_\infty$	32.26	35.48	32.26	67.74	32.26
$y = 50\%$					
$F_1$	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
$F_2$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_3$	31.25	37.50	31.25	68.75	31.25
$F_4$	32.81	34.38	32.81	67.19	32.81
$F_5$	33.20	33.60	33.20	66.80	33.20
$F_6$	33.30	33.40	33.30	66.70	33.30
$F_7$	33.33	33.34	33.33	66.67	33.33
$F_\infty$	33.33	33.33	33.33	66.66	33.33
$y = 45\%$					
$F_1$	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
$F_2$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_3$	31.88	36.24	31.88	68.12	31.88
$F_4$	33.77	32.46	33.77	66.23	33.77
$F_5$	34.29	31.42	34.29	65.71	34.29
$F_6$	34.43	31.14	34.43	65.57	34.43
$F_7$	34.47	31.06	34.47	65.53	34.47
$F_\infty$	34.48	31.04	34.48	65.52	34.48

	AA	Aa	aa	A-Typus Dom.	a-Typus Rec.
$y = 40\%$					
$F_1$	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
$F_2$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_3$	32.50	35.0	32.50	67.50	32.50
$F_4$	34.75	30.50	34.75	65.25	34.75
$F_5$	35.43	29.14	35.43	64.57	35.43
$F_6$	35.63	28.74	35.63	64.37	35.63
$F_7$	35.69	28.62	35.69	64.31	35.69
$F_\infty$	35.71	28.58	35.71	64.29	35.71
$y = 35\%$					
$F_1$	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
$F_2$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_3$	33.13	33.74	33.13	66.87	33.13
$F_4$	35.77	28.46	35.77	64.23	35.77
$F_5$	36.64	26.74	36.64	63.36	36.64
$F_6$	36.91	26.18	36.91	63.09	36.91
$F_7$	37.0	26.0	37.0	63.0	37.0
$F_\infty$	37.04	25.92	37.04	62.96	37.04
$y = 30\%$					
$F_1$	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
$F_2$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_3$	33.75	32.50	33.75	66.25	33.75
$F_4$	36.81	26.38	36.81	63.19	36.81
$F_5$	37.88	24.24	37.88	62.12	37.88
$F_6$	38.25	23.50	38.25	61.75	38.25
$F_7$	38.37	23.26	38.37	61.63	38.37
$F_\infty$	38.46	23.08	38.46	61.54	38.46
$y = 25\%$					
$F_1$	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
$F_2$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_3$	34.38	31.24	34.38	65.62	34.38
$F_4$	37.88	24.24	37.88	62.12	37.88
$F_5$	39.19	21.62	39.19	60.81	39.19
$F_6$	39.63	20.74	39.63	60.37	39.63
$F_7$	39.86	20.28	39.86	60.14	39.86
$F_\infty$	40.0	20.0	40.0	60.0	40.0
$y = 20\%$					
$F_1$	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
$F_2$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_3$	35.0	30.0	35.0	65.0	35.0
$F_4$	39.0	22.0	39.0	61.0	39.0
$F_5$	40.6	18.8	40.6	59.4	40.6
$F_6$	41.24	17.52	41.24	58.76	41.24
$F_7$	41.50	17.0	41.50	58.50	41.50
$F_\infty$	41.66	16.68	41.66	58.34	41.66

	AA	Aa	aa	A-Typus Dom.	a-Typus Rec.
$y = 15\%$					
F <sub>1</sub>	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
F <sub>2</sub>	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
F <sub>3</sub>	35.63	28.74	35.63	64.37	35.63
F <sub>4</sub>	40.14	19.72	40.14	59.86	40.14
F <sub>5</sub>	42.06	15.88	42.06	57.94	42.06
F <sub>6</sub>	42.83	14.34	42.83	57.17	42.83
F <sub>7</sub>	43.23	13.54	43.23	56.77	43.23
F <sub>∞</sub>	43.48	13.04	43.48	56.52	43.48
$y = 10\%$					
F <sub>1</sub>	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
F <sub>2</sub>	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
F <sub>3</sub>	36.25	27.5	36.25	63.75	36.25
F <sub>4</sub>	41.31	17.38	41.31	58.69	41.31
F <sub>5</sub>	43.59	12.92	43.59	56.41	43.59
F <sub>6</sub>	44.62	10.76	44.62	55.38	44.62
F <sub>7</sub>	45.08	9.84	45.08	54.92	45.08
F <sub>∞</sub>	45.45	9.1	45.45	54.55	45.45
$y = 9\%$					
F <sub>1</sub>	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
F <sub>2</sub>	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
F <sub>3</sub>	36.38	27.24	36.38	63.62	36.38
F <sub>4</sub>	41.55	16.90	41.55	58.45	41.55
F <sub>5</sub>	43.91	12.18	43.91	56.09	43.91
F <sub>6</sub>	44.98	10.04	44.98	55.02	44.98
F <sub>7</sub>	45.47	9.06	45.47	54.53	45.47
F <sub>∞</sub>	45.87	8.26	45.87	54.13	45.87
$y = 8\%$					
F <sub>1</sub>	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
F <sub>2</sub>	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
F <sub>3</sub>	36.50	27.0	36.50	63.50	36.50
F <sub>4</sub>	41.79	16.42	41.79	58.21	41.79
F <sub>5</sub>	44.23	11.54	44.23	55.77	44.23
F <sub>6</sub>	45.34	9.32	45.34	54.66	45.34
F <sub>7</sub>	45.86	8.28	45.86	54.14	45.86
F <sub>∞</sub>	46.30	7.40	46.30	53.70	46.30
$y = 7\%$					
F <sub>1</sub>	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
F <sub>2</sub>	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
F <sub>3</sub>	36.63	26.74	36.63	63.37	36.63
F <sub>4</sub>	42.03	15.94	42.03	57.97	42.03
F <sub>5</sub>	44.55	10.90	44.55	55.45	44.55
F <sub>6</sub>	45.71	8.58	45.71	54.29	45.71
F <sub>7</sub>	46.26	7.48	46.26	53.74	46.26
F <sub>∞</sub>	46.73	6.54	46.73	53.27	46.73

	AA	Aa	aa	A-Typus Dom.	a-Typus Rec.
$y = 6\%$					
$F_1$	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
$F_2$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_3$	36.75	26.50	36.75	63.25	36.75
$F_4$	42.27	15.46	42.27	57.73	42.27
$F_5$	44.87	10.26	44.87	55.13	44.87
$F_6$	46.09	7.82	46.09	53.91	46.09
$F_7$	46.66	6.68	46.66	53.34	46.66
$F_\infty$	47.17	5.66	47.17	52.83	47.17
$y = 5\%$					
$F_1$	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
$F_2$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_3$	36.88	26.24	36.88	63.12	36.88
$F_4$	42.52	14.96	42.52	57.48	42.52
$F_5$	45.20	9.60	45.20	54.80	45.20
$F_6$	46.47	7.06	46.47	53.53	46.47
$F_7$	47.07	5.86	47.07	52.93	47.07
$F_\infty$	47.62	4.76	47.62	52.38	47.62
$y = 4\%$					
$F_1$	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
$F_2$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_3$	37.0	26.0	37.0	63.0	37.0
$F_4$	42.76	14.48	42.76	57.24	42.76
$F_5$	45.53	8.94	45.53	54.47	45.53
$F_6$	46.85	6.10	46.85	53.15	46.85
$F_7$	47.49	5.02	47.49	52.51	47.49
$F_\infty$	48.07	3.86	48.07	51.93	48.07
$y = 3\%$					
$F_1$	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
$F_2$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_3$	37.13	25.74	37.13	62.87	37.13
$F_4$	43.0	14.0	43.0	57.0	43.0
$F_5$	45.86	8.28	45.86	54.14	45.86
$F_6$	47.24	5.52	47.24	52.76	47.24
$F_7$	47.91	4.18	47.91	52.09	47.91
$F_\infty$	48.53	2.74	48.53	51.47	48.53
$y = 2\%$					
$F_1$	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
$F_2$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_3$	37.25	25.50	37.25	62.75	37.25
$F_4$	43.25	13.50	43.25	56.75	43.25
$F_5$	46.19	7.62	46.19	53.81	46.19
$F_6$	47.63	4.74	47.63	52.37	47.63
$F_7$	48.34	3.32	48.34	51.66	48.34
$F_\infty$	49.01	1.98	49.01	50.99	49.01



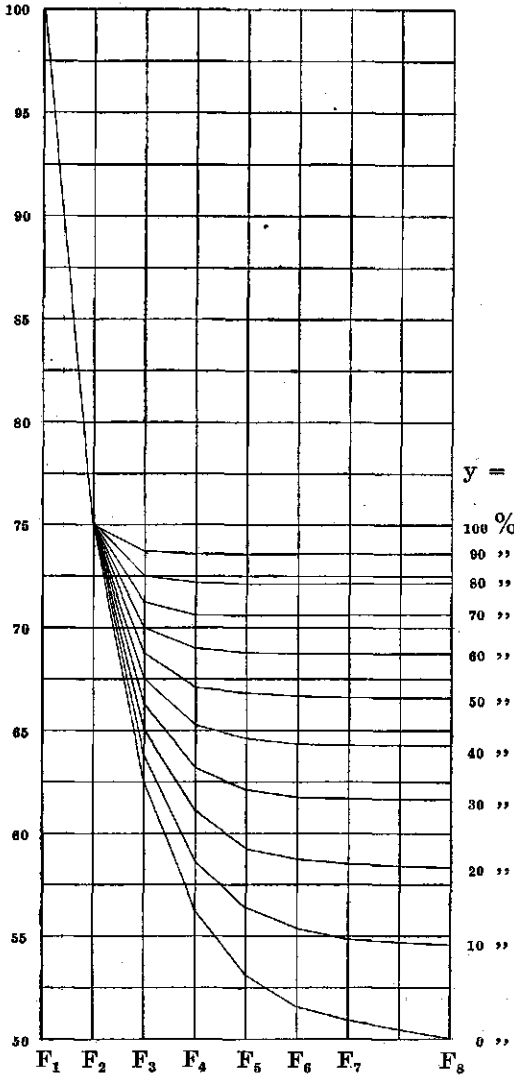
	AA	Aa	aa	A-Typus Dom.	a-Typus Rec.
$\gamma = 1\%$					
F <sub>1</sub>	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
F <sub>2</sub>	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
F <sub>3</sub>	37.38	25.24	37.38	62.62	37.38
F <sub>4</sub>	43.50	13.0	43.50	56.50	43.50
F <sub>5</sub>	46.53	6.94	46.53	53.47	46.53
F <sub>6</sub>	48.03	3.94	48.03	51.97	48.03
F <sub>7</sub>	48.77	2.46	48.77	51.23	48.77
F <sub>∞</sub>	49.50	1.00	49.50	50.50	49.50
$\gamma = 0\%$					
F <sub>1</sub>	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
F <sub>2</sub>	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
F <sub>3</sub>	37.50	25.0	37.50	62.50	37.50
F <sub>4</sub>	43.75	12.5	43.75	56.25	43.75
F <sub>5</sub>	46.90	6.2	46.90	53.10	46.90
F <sub>6</sub>	48.45	3.1	48.45	51.55	48.45
F <sub>7</sub>	49.20	1.6	49.20	50.80	49.20
F <sub>∞</sub>	50.0	0.0	50.0	50.0	50.0

Figur 1 gibt diese Zahlen in graphischer Darstellung wieder.

Stellen wir nun daneben die Versuchsergebnisse, welche aus monohybriden Bastardierungen mit Erbsen, Bohnen, Ackerbohnen und Mays hervorgegangen sind.

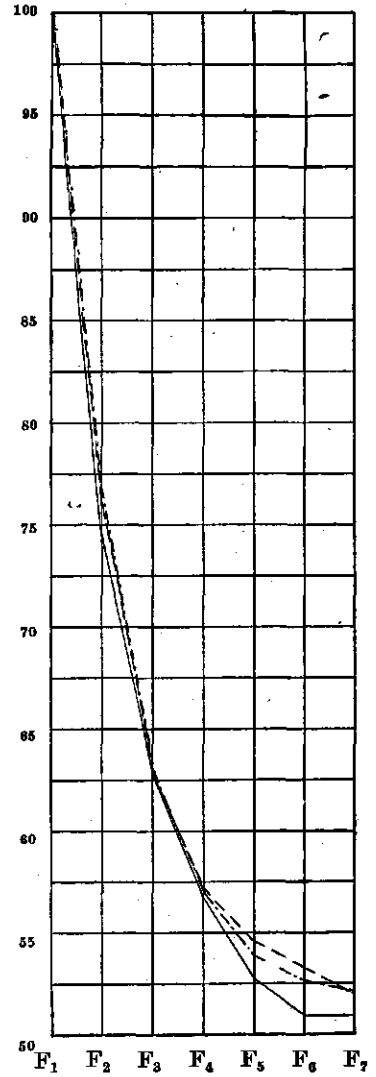
**Erbsen.** *Gelbe Kotyledonen* × *grüne. Ohne Selektion.*

Die Bastardierung wurde im Jahre 1914 angefertigt zwischen den Rassen „Stam Krombek“ (gelbglatt) als Vaterpflanze und „Lentedopper“ (grünglatt) als Mutter. In diesem Jahre wurden 24 Bastardsamen geerntet, welche also die F<sub>1</sub>-Generation bildeten und die dominierende gelbe Kotyledonfarbe zeigten. Das nächste Jahr (1915) ergab als Ernte der 22 aufgezogenen F<sub>1</sub>-Pflanzen im Ganzen 1091 Samen, von denen 818 gelb und 273 grün waren; aus diesen 1091 Samen wurden nach sorgfältiger Mischung 200 Samen gesät, davon 100 Pflanzen gezogen und aus der gut gemischten Ernte 3000 Samen entnommen und der Farbe nach gruppiert. Die Arbeitsweise im Jahre 1917 und folgenden Jahren war immer dieselbe: jedesmal wurde die ganze Ernte sorgfältig gemischt, 200 Samen wurden ausgelegt, 100 Pflanzen gezogen und von der Ernte 3000 Samen abgezählt und gruppiert. Sodann erhielt ich in den sieben gezogenen Generationen die nachfolgenden Zahlen:



Figur 1.

Kurven der theoretischen Prozentzahlen des dominanten A-Typus in den  $F_1, F_2$ - und weiteren Generationen einer monohybriden Bastardierung bei  $y = 0\%$ ,  $y = 10\%$  usw. Fremdbefruchtungen ohne Selektion.



Figur 2.

Kurven der experimentellen Verschiebung in monohybriden Erbsenkreuzungen ohne Selektion.

- Ge.g. x Gr.g.
- - - Ge.g. x Gr.r.
- . - Gr.g. x Gr.r.

TABELLE II.

	Gelb (A-Typus)	Grün (a)	% Gelb	% Grün	Mutmassliche Kreuzbe- fruchtung
F <sub>1</sub> (1914)	24	0	100.0	0.0	
F <sub>2</sub> (1915)	813	278	74.52	25.48	
F <sub>3</sub> (1916)	1883	1117	62.77	37.23	2—3 %
F <sub>4</sub> (1917)	1702	1298	56.73	43.27	1—2 %
F <sub>5</sub> (1918)	1581	1419	52.70	47.30	0 %
F <sub>6</sub> (1919)	1528	1472	50.93	49.07	0 %
F <sub>7</sub> (1920)	1529	1471	50.96	49.04	0—1 %

Eine Vergleichung der in dieser Weise erhaltenen Zahlen ergibt m.E. sofort eine genügende Bestätigung sowohl des mathematisch abgeleiteten Verlaufs der Population ohne Fremdbefruchtung, wie auch der in der Praxis allgemein angenommenen hochgradigen Selbstbefruchtung der Erbsen, obwohl das Vorkommen von Fremdbefruchtungen nicht völlig ausgeschlossen werden darf. Die aus diesen Zahlen hergeleitete Kurve (Fig. 2) ist dermassen der theoretischen  $y = 0$  - Kurve ähnlich, dass jedenfalls etwaige Störungen durch Zertation, Substitution oder Elimination wohl nicht stattgefunden haben werden.

TABELLE III.

	I. Gelbglatt × gelbrunzelig.				
	Gl. A	R. a.	% A	% a	% Kr.
F <sub>1</sub> (1914)	29	0	100.0	0.0	
F <sub>2</sub> (1915)	1246	389	76.21	23.79	
F <sub>3</sub> (1916)	1887	1113	62.90	37.10	3—4
F <sub>4</sub> (1917)	1714	1286	57.13	42.87	3—4
F <sub>5</sub> (1918)	1638	1362	54.60	45.40	4—5
F <sub>6</sub> (1919)	1597	1403	53.23	46.77	4—5
F <sub>7</sub> (1920)	1559	1441	51.97	48.03	2—3

	II. Grünglatt × grünrunzelig.				
	Gl. A	R. a.	% A	% a	% Kr.
F <sub>1</sub> (1914)	21	0	100.0	0.0	
F <sub>2</sub> (1915)	757	231	76.82	23.18	
F <sub>3</sub> (1916)	1883	1117	62.77	37.23	2—3
F <sub>4</sub> (1917)	1711	1289	57.03	42.97	3—4
F <sub>5</sub> (1918)	1617	1383	53.90	46.10	2—3
F <sub>6</sub> (1919)	1579	1421	52.63	47.37	2—3
F <sub>7</sub> (1920)	1561	1439	52.03	47.97	2—3

**Erbson.** *Glatte Samenform* × *runzelige*. *Ohne Selektion.*

In ganz derselben Weise wie in der vorangehenden Untersuchung wurde gearbeitet mit einer Bastardierung einer gelbglatten (Stam Krombek) und einer gelbrunzeligen Rasse (Goldkönig<sup>1</sup>) und daneben mit derjenigen einer grünglatten (Lentdopper) und einer grünrunzeligen (Wonder van Amerika) Rasse. Die in Tabelle III zusammengetragenen Ergebnisse waren in der Hauptsache denjenigen der vorigen Kreuzung ähnlich, mit diesem wichtigen Unterschied aber, dass in beiden Reihen jetzt immer eine, es sei auch nicht grosse, Ueberszahl der dominanten, glattsamigen Individuen erhalten wurde. Diese Abweichung kann in zwei Ursachen ihren Grund finden: entweder die Selbstbefruchtung war in diesen Kulturen weniger stark, als in derjenigen der gelb × grün-Bastardierung, und würde hier also in einer zwischen 2 und 5 % wechselnden Frequenz stattgefunden haben, oder auch es gibt eine gewisse Konkurrenz zwischen den beiden Pollensorten: derjenigen mit der Anlage für glatte Samen und derjenigen mit dem rezessiven Faktor für runzelig, in dieser Weise, dass die „glatt“-Pollenkörner rascher keimen oder ihre Pollenschläuche schnelleres Wachstum zeigen als die „runzelig“-Pollenkörner. Die erstgenannte Erklärung erscheint mir mit Rücksicht auf die ganz gleichen Kulturumstände, welchen die Pflanzen sämtlicher Erbsenkreuzungen in demselben Jahre ausgesetzt waren, viel weniger wahrscheinlich, als die zweite; besonders wo CORRENS (1902. S. 162; 1917 S. 689) in seinen Mays-Bastardierungen ebenso fand, dass eine derartige Konkurrenz zwischen den beiden Pollentypen grosse Abweichungen der normalen monohybriden Mendelspaltung hervorrufen kann und dass auch hier der Unterschied zugunsten der „glatten“ Pollenkörner liegt, obwohl er diesen Unterschied als viel beträchtlicher fand, als ich in meinen Bastardierungen. Ausserdem wird die letztere Annahme wahrscheinlicher durch die Tatsache, dass beide „glatt × runzelig“-Bastardierungen (I und II) F<sub>2</sub>-Generationen ergaben, in welchen die glatten Samen in mehr als 75 % auftraten.

**Bohnen.** *Wagenaarrasse mit braunem Nabelring* × *Citroenrasse ohne oder mit blauem Nabelring*. *Ohne Selektion.*

Die beiden Rassen von *Phaseolus vulgaris*: „Wagenaar“ mit einem braunen Nabelring und „Citroen“ ohne oder mit hell-

1) Ob hier wirklich die Rasse Goldkönig vorgelegen hat, ist nach den von WHITE (1916) darüber veröffentlichten Versuchen fraglich.

blauem Nabelring ergeben nach ihrer Bastardierung eine monohybride Spaltung, wobei die braune Farbe der Wagenaar-Rasse sich als dominierend zeigt. Dieser monohybride Bastard wurde in 1914 als ein  $F_1$ -Individuum, in 1916 noch einmal als ein  $F_1$ -Individuum gezogen. Die Nachkommenschaft der ersten Kreuzung erreichte also im Jahre 1920 ihre siebente Generation, diejenige des zweiten Bastards in 1922. Mit Rücksicht auf Einflüsse des Wetters, welche für die Frequenz der Kreuzbefruchtung verschiedene Bedeutung haben konnten, sind beide Kulturen stets getrennt gehalten. Die erste Bastardierung ergab 41 Individuen als  $F_2$ -Generation, die zweite 34 Pflanzen. Die Samen dieser  $F_2$ -Pflanzen wurden sorgfältig gemischt, womöglich 600 davon ausgelegt und 500 Pflanzen geerntet. Die Trennung dieser Pflanzen, je nachdem die Nabelfarbe ihrer Samenschale braun oder weiss (bläulich) war, ergab nun die nachfolgenden Zahlenverhältnisse, welche in der unterstehenden Tabelle zusammengestellt worden sind (vgl. auch die Kurve in Fig. 3).

TABELLE IV. BOHNEN WAGENAAR  $\times$  CITROEN.  
OHNE SELEKTION.

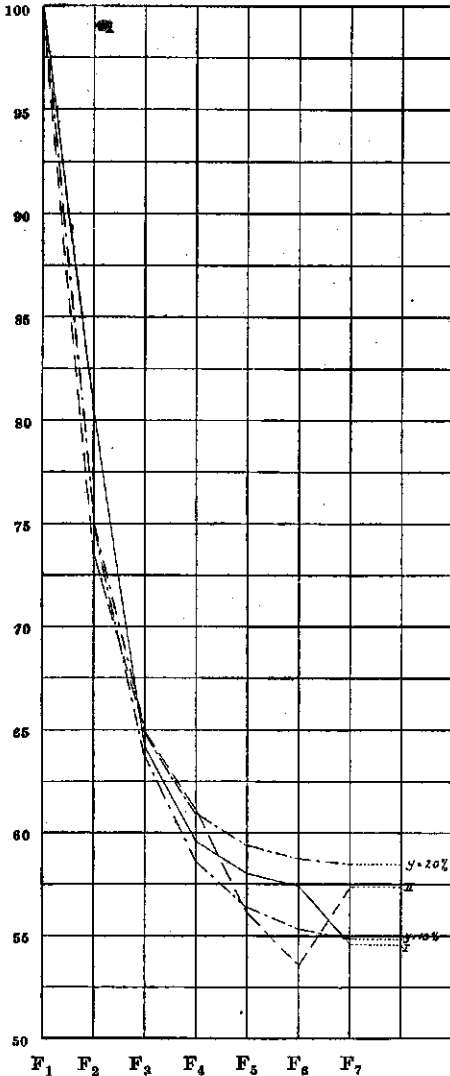
I	Wag. A	Citr. a.	% A	% a	% Kr.
$F_1$ (1914)	1	0	100.0	0.0	
$F_2$ (1915)	33	8	80.49	19.51	
$F_2$ (1916)	321	179	64.20	35.80	14
$F_4$ (1917)	298	202	59.60	40.40	13
$F_5$ (1918)	290	210	58.00	42.00	16
$F_6$ (1919)	287	213	57.40	42.60	16
$F_7$ (1920)	273	227	54.60	45.40	9

II	Wag. A	Citr. a	% A	% a	% Kr.
$F_1$ (1916)	1	0	100.0	0.0	
$F_2$ (1917)	25	9	73.53	26.47	
$F_3$ (1918)	324	176	64.80	35.20	16
$F_4$ (1919)	306	196	61.20	38.80	21
$F_5$ (1920)	281	219	56.20	43.80	13
$F_6$ (1921)	268	232	53.60	46.40	6
$F_7$ (1922)	287	213	57.40	42.60	19

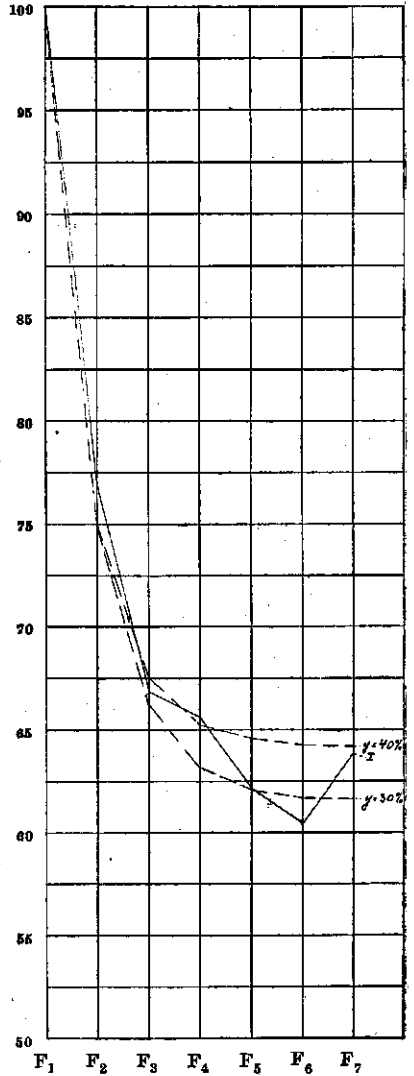
Obschon diese Zahlen, der Natur des Materials gemäss, kleiner sind als diejenigen, welche in den vorangehenden Erbsen-Bastardierungen erhalten wurden, und also den Prozentzahlen in ihren zweiten Dezimalziffern genaue Zuverlässigkeit fehlt, glaube ich dennoch zur Schlussfolgerung berechtigt zu sein, dass die Kreuzbefruchtung bei *Phaseolus vulgaris* in unserer

Gegend meistens zwischen 10 und 20 Prozent schwankt. Diese Zahlen sind zwar höher als diejenigen, welche in der betreffenden Litteratur angegeben worden sind (EMERSON 1904, 1916, MAYER GMELIN 1916, SCHIEMANN 1921, LENZ 1921 und KRISTOFERSSON 1921), wo man vielfach Zahlen



Figur 3.

Kurven der experimentellen Verschiebung in monohybriden Bohnenkreuzungen ohne Selektion mit den theoretischen Kurven für  $y = 10\%$  und  $y = 20\%$ .



Figur 4.

Kurven der experimentellen Verschiebung in einer monohybriden Ackerbohnenkreuzung ohne Selektion mit den theoretischen Kurven für  $y = 30\%$  und  $y = 40\%$ .

um 4 Prozent Fremdbefruchtungen findet, aber dennoch glaube ich die meinigen als mehr der Wirklichkeit annähernd, als die übrigen. Denn die von diesen Autoren angegebenen Frequenzen wurden hergeleitet aus Prozentzahlen der bemerklichen Bastardpflanzen, welche aus nebeneinander gezogenen Bohnenkulturen herstammten. Aber in dieser Weise werden nicht nur die in dominanten Rassen auftretenden Bastardpflanzen, welchen eine rezessive Rasse als Vater gedient hatte (z.B. Wagenaar ♀ × Citroen ♂) vielfach vernachlässigt, sondern auch wurden die verschiedenen Rassen zwar nebeneinander, aber nicht untereinander gezogen; d.h. die erhaltenen spontanen Bastardierungen kamen nur her von zwei in einer gewissen Distanz stehenden Pflanzen, während die Bastardierungen zweier nebeneinanderstehenden, zur selben Rasse gehörigen Pflanzen, selbstverständlich nicht beobachtet werden konnten. Darum ist m. E. die von mir jetzt benutzte Methode zur Bestimmung der Fremdbefruchtungsfrequenz die bessere.

**Ackerbohnen. Schwarze Nabelfarbe × weisse. Ohne Selektion.**

In ganz derselben Weise wie die Versuche mit Bohnen angeordnet waren, ist auch eine Bastardierung mit Ackerbohnen

TABELLE V. ACKERBOHNEN, SCHWARZNABEL × WEISSNABEL. ONHE SELEKTION.

	Schw. A	W. a.	% A	% a	% Mutmassliche Kreuzbefruchtung.
F <sub>1</sub> (1916)	12	0	100.0	0.0	
F <sub>2</sub> (1917)	76	23	76.76	23.24	
F <sub>3</sub> (1918)	334	166	66.80	33.20	34
F <sub>4</sub> (1919)	328	162	65.60	34.40	41
F <sub>5</sub> (1920)	311	189	62.20	37.80	31
F <sub>6</sub> (1921)	302	198	60.40	39.60	25
F <sub>7</sub> (1922)	319	181	63.80	36.20	38

(*Vicia Faba*) vorgenommen worden, welche auf die Farbe des Nabels Beziehung hatte. Unter Bohnen der Rasse Mazagan, eine ziemlich niedrige, reichblühende Rasse, finden sich vielfach Samen, deren Nabelfarbe nicht schwarz, wie das Rassenmerkmal sein soll, sondern weiss ist. Dieser Unterschied beruht auf einem einzigen Faktor; die Bastardierung der zwei Typen folgt also dem monohybriden Spaltungsschema. Zwölf F<sub>1</sub>-Pflanzen in 1916 gezogen, zeigten die Dominanz der schwarzen Nabelfarbe; in F<sub>2</sub> trat Spaltung in 76 schwarznabelige und 23

weissnabelige Pflanzen ein und aus ihrer Ernte wurden wieder 600 Samen entnommen, davon 500 Pflanzen gezogen u.s.w. In Tabelle V finden sich die in den hintereinander folgenden Generationen erhaltenen Zahlen zusammen.

Aus diesen Zahlen kann man also mit einiger Bestimmtheit herleiten, dass die Fremdbefruchtung der Ackerbohnen um vieles stärker ist als diejenige der Fisolen und zwar dass sie in meinen Kulturen zwischen 25 und 40 Prozent schwankte. Die in Figur 4 gegebene graphische Darstellung, in welcher auch die theoretischen Linien für  $y = 30\%$  und  $y = 40\%$  noch einmal wiedergegeben sind, zeigt auch dieses sehr deutlich.

**Mays. Blaue Endospermfarbe  $\times$  weisse Farbe. Ohne Selektion.**

Als vierte Reihe von Kulturen wurden zwei, schon von vorher als monohybride Spaltungen bekannte Faktoren der Mayspflanze gewählt; der eine war der Faktor für blaues Endosperm gegenüber demjenigen des weissen; der zweite war der Faktor für glatte Samenform, dem der Faktor für runzelige rezessive Samenform gegenüber stand.

Eine in 1918 ausgeführte Bastardierung zwischen einem Blauglatten und einem Weissglatten Mays ergab in diesem Jahre 37 Bastardsamen, welche selbstverständlich die blaue Farbe hatten. Ihre Keimung lieferte 36 gut ausgebildete Pflanzen, deren Kolben zusammen mehr als 10.000 Samen trugen. Davon wurden nach genauer Mischung 10.000 abgezählt und gruppiert; dieser Menge ohne jede Auswahl 200 Samen entnommen und zur Keimung gebracht, 100 Pflanzen gezogen und von ihrer Ernte wieder 10.000 Samen abgezählt u.s.w. Die Zahlenverhältnisse waren wie aus der folgenden Tabelle ersichtlich (vgl. Fig. 5):

TABELLE VI. MAYS, BLAUES ENDOSPERM  $\times$  WEISSES.  
OHNE SELEKTION.

	Bl. A	W. a.	% A	% a	Mutmassliche Kreuzbefruchtung
F <sub>1</sub> (1918)	37	0	100.0	0.0	
F <sub>2</sub> (1919)	7521	2479	75.21	24.79	
F <sub>3</sub> (1920)	7463	2537	74.63	25.37	96
F <sub>4</sub> (1921)	7513	2487	75.13	24.87	>100
F <sub>5</sub> (1922)	7389	2611	73.89	26.11	92

Aus diesen Zahlen kann also auf eine sehr starke Frembe-



fruchtung der Mayspflanze geschlossen werden <sup>1)</sup>, welche jedenfalls zwischen 90 und 100 % schwankt; eine Schlussfolgerung, welche im Voraus erwartet werden konnte. Und dennoch hat auch diese Untersuchung ihre Bedeutung, weil sie doch auch eine glatte Bestätigung gibt der auf mathematischem Wege für Fremdbefruchtung festgestellten Populationsverschiebung. Und noch in einer anderen Hinsicht ist diese Kulturreihe von Wert, falls sie verglichen wird mit den Ergebnissen, zu welchen die andere Mays-Bastardierung geführt hat.

**Mays. Glatte Samenform**  
× **runzelige. Ohne Selektion.**

Die andere Bastardierung mit Mays wurde zwischen einer blauglatten und einer blaurunzeligen Rasse dargestellt; während die  $F_1$ -Generation jetzt 26 Pflanzen umfasste, zählte die  $F_2$  im Ganzen 8365 Körner, wovon 6356 glatt und 2009 runzlig waren. Die Arbeitsweise war im Wesentlichen dieselbe als in der vorigen Mays-Bastardierung. Die Tabelle VII gibt die Zahlen der nachfolgenden Generationen (vgl. Fig. 5):

In allen diesen Generationen würde man sogar

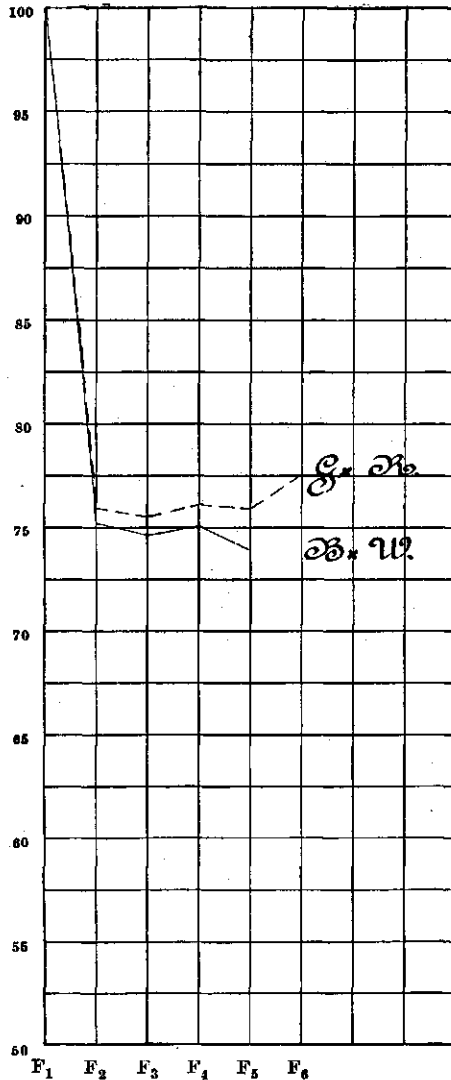


Fig. 5.

Kurven der experimentellen Verschiebung nach monohybriden Mays-Bastardierungen (G × R = Glatt × runzlig, B × W = Blau × weiss) Ohne Selektion.

1) Für die von JONES (1920) erwähnte Bevorzugung des eigenen Pollens in der gemischten Bestäubung, haben meine Zahlen jedenfalls keine Andeutung gegeben.

TABELLE VII. MAYS. GLATTE SAMENFORM  $\times$  RUNZELIGE.  
OHNE SELEKTION.

	Gl. A	R. a	% A	% a	Mutmass- liche Kreuzbe- fruchtung
F <sub>1</sub> (1917)	26	0	100.0	0.0	
F <sub>2</sub> (1918)	6356	2009	75.98	24.02	
F <sub>3</sub> (1919)	7551	2449	75.51	24.49	>100
F <sub>4</sub> (1920)	7618	2382	76.18	23.82	>100
F <sub>5</sub> (1921)	7594	2406	75.94	24.06	>100
F <sub>6</sub> (1922)	7763	2237	77.63	22.37	>100

auf eine Fremdbefruchtung von mehr als 100 % schliessen wollen! Die Ursache dieser hohen Prozenten der glatten Samen liegt hier aller Wahrscheinlichkeit nach, in der obengenannten Zertation oder Konkurrenz, welche den Pollenschläuchen mit dem „Glatt“-Faktor den Vorzug gibt und sie in Mehrheit die Embryosäcke erreichen lässt, während die langsameren „Runzelig“ Pollenschläuche etwas später ankommen. Darin kann die grosse Zahl der glatten Samen, eine gute Erklärung finden, besonders wenn man diese neben die CORRENS'schen Ergebnisse, sowie neben die obengenannten Erbsenbastardierungen stellt.

\* \* \*

*b. Monohybride Bastardierung und ihre Nachkommenschaft unter fortwährender Selektion des dominanten A-Typus und Vernichtung der ausmendeinden rezessiven a-Individuen.*

Für die mathematische Grundlage der Zusammensetzung einer nach monohybrider Bastardierung entstandenen Population in welcher die rezessive Form fortwährend ausgemerzt wird und welche sich völlig panmiktisch, also mit  $y = 100\%$  Kreuzbefruchtungen vermehrt, liegt die von WENTWORTH und REMICK (1916 p. 615) ausgearbeitete allgemeine Formel:

$$[2r + (n-1)s]^2 AA + 2s [2r + (n-1)s] Aa + s^2 aa,$$

worin r und s die numerischen Verhältnisse der in der Anfangspopulation schon vorhandenen AA-, bzw. Aa - Gruppen darstellen, während n die Nummer der Generation angibt (wobei F<sub>2</sub> wieder als erste Generation G<sub>1</sub> benannt ist). Für die

in unserem Fall selbstverständlich gültigen Werte  $r = 1$  und  $s = 2$  wird diese Formel:

$$(Gn) n^2 AA + 2n Aa + aa,$$

oder mit Transponierung der mendelistischen  $n$ -Wert, jetzt:

$$(n-1)^2 AA + 2 (n-1) Aa + aa.$$

Der Verlauf einer solchen panmiktischen Population, welche also einer monofaktoriellen Bastardierung und nachheriger andauernder Selektion der dominanten Typen nebst Ausmerzung der Rezessiven ihre Entstehung verdankt, ist aus nachstehender Tabelle sofort ersichtlich:

TABELLE VIII.

*Kreisberechnung*

	% AA	% Aa	% aa	% Dom. A	% Rec. a
F <sub>1</sub>	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
F <sub>2</sub>	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
F <sub>3</sub>	44.44	44.44	11.11	88.89	11.11
F <sub>4</sub>	56.25	37.50	6.25	93.75	6.25
F <sub>5</sub>	64.00	32.00	4.00	96.00	4.00
F <sub>6</sub>	69.46	27.77	2.77	97.23	2.77
F <sub>7</sub>	73.47	24.49	2.04	97.96	2.04
F <sub>8</sub>	76.57	21.87	1.56	98.44	1.56
F <sub>9</sub>	79.01	19.76	1.23	98.77	1.23
F <sub>10</sub>	81.0	18.0	1.0	99.0	1.0
F <sub>11</sub>	82.64	16.54	0.82	99.18	0.82
F <sub>12</sub>	84.03	15.28	0.69	99.31	0.69
F <sub>13</sub>	85.21	14.20	0.59	99.41	0.59
F <sub>∞</sub>	100.0	0.0	0.0	100.0	0.0

Für das andere Extrem, den Verlauf einer monohybriden Population mit völliger Selbstbefruchtung und Ausmerzung der Rezessiven, ist m. W. noch keine allgemein-gültige mathematische Formel veröffentlicht worden. Diese kann aber sehr leicht abgeleitet werden, wenn man nur ein jedes Individuum 4 Nachkommen hervorbringen lässt; jedes AA-Individuum gibt dann 4 AA-Nachkommen, jede Heterozygote Aa wird 1 AA : 2 Aa : 1 aa ergeben. Sind in der Ausgangspopulation G<sub>1</sub> die drei Typen wieder als r : s : t vorhanden, so wird die Zusammensetzung der nachher folgenden Generationen:

	AA	Aa	aa
$G_1$	r	s	t
$G_2$	$4r + s$	2s	s
$G_3$	$4(4r + s) + 2s$	4s	2s oder
	$8r + 3s$	2s	s
$G_4$	$4(8r + 3s) + 2s$	4s	2s oder
	$16r + 7s$	2s	s
$G_5$	$32r + 15s$	2s	s
$G_6$	$64r + 31s$	2s	s
$G_n$	$2^n r + (2^{n-1} - 1)s$	2s	s

Nach Transponierung der n als n-1, lautet diese Formel also für die

$$F_n = [2^{n-1} r + (2^{n-2} - 1)s] AA + 2 s Aa + s aa.$$

Tauscht man jetzt r und s gegen die in  $F_2$  vorhandenen Werte  $r = 1$  und  $s = 2$  um, so ergibt sich für diesen Spezialfall

$$F_n = [2^{n-1} + 2(2^{n-2} - 1)] AA + 4 Aa + 2 aa \text{ oder:}$$

$$F_n = (2^{n-1} - 1) AA + 2 Aa + aa$$

In nachstehender Tabelle sind diese Zahlen wieder für eine Reihe nacheinanderfolgender Generationen berechnet worden:

TABELLE IX.

*Lefflerrechnung*

	% AA	% Aa	% aa	% Dom. A	% Rez. a.
$F_1$	0.0	100.0	0.0	100.0	0.0
$F_2$	25.0	50.0	25.0	75.0	25.0
$F_3$	50.0	33.34	16.66	83.34	16.66
$F_4$	70.0	20.0	10.0	90.0	10.0
$F_5$	83.33	11.11	5.55	94.45	5.55
$F_6$	91.18	5.88	2.94	97.06	2.94
$F_7$	95.46	3.03	1.51	98.49	1.51
$F_8$	97.69	1.54	0.77	99.23	0.77
$F_9$	98.83	0.78	0.39	99.61	0.39
$F_{10}$	99.41	0.46	0.23	99.77	0.23
$F_{11}$	99.70	0.20	0.10	99.90	0.10
$F_{12}$	99.92	0.05	0.03	99.97	0.03
$F_{13}$	99.96	0.03	0.01	99.99	0.01
$F_\infty$	100.0	0.00	0.00	100.0	0.00

Vergleichung der panmiktischen ( $y = 100\%$ ) mit der autogamen ( $y = 0\%$ ) Population, welche beide in Figur 6 in graphischer Darstellung wiedergegeben sind, ergibt sofort, dass die Zahl der dominanten Typen in der panmiktischen Popu-

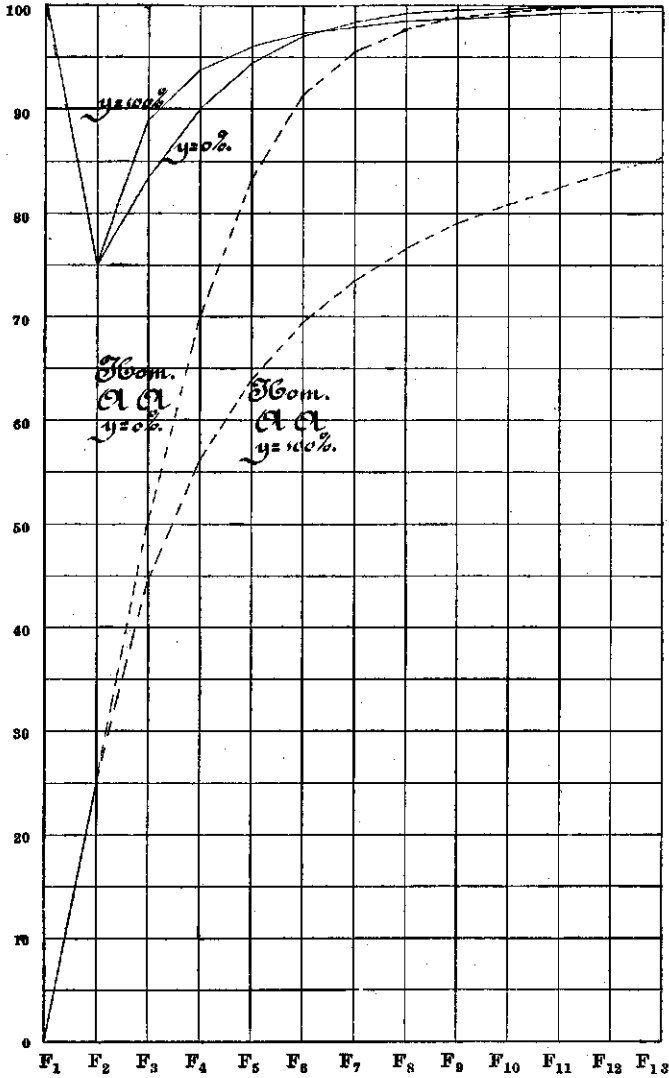


Fig. 6.

Kurven der theoretischen Verschiebung des dominanten A-Typus einer monohybriden Bastardierung mit  $y = 0\%$  und  $y = 100\%$  Fremdbestäubungen, sowie der Homozygoten (AA)-Zahlen bei  $y = 0\%$  und  $y = 100\%$  unter fortwährender Selektion des dominanten A-Typus.

lation zwar im Anfang schneller ansteigt, als in der autogamen, später aber, zwischen  $F_6$  und  $F_7$ , von der autogamen eingeholt wird, sodass diese in der  $F_8$  die 99% schon übersteigt, jene erst in der  $F_{10}$ . Die autogame Population erreicht also ihre praktische Homogenität früher als die panmiktische.

Die Kurven der Homozygotenzahl zeigten einen grösseren Unterschied: jene der panmiktischen Population erreicht in der  $F_{13}$  noch gar nicht die Zahl 90 %, welche von der autogamen Population in der  $F_6$  schon überschritten wird.

Die geringe Distanz zwischen den beiden Kurven des dominanten A-Typus hat zur Folge, dass es sehr wenig lohnend sein würde, auch die Frequenzzahlen unter wechselnder Kreuzbefruchtung ( $y = 10$  % u.s.w. bis  $y = 90$  %) zu berechnen und ihre Kurve darzustellen; dieses habe ich deswegen unterlassen.

Auf eine derartige Verschiebung der Zahlenverhältnisse bezieht sich die Arbeit HERIBERT NILSSONS (1921), der aus seiner Roggenbastardierung: gereifter Roggen (dominant)  $\times$  wachsfreier (rezessiv) eine glatte Bestätigung des Verlaufs einer panmiktischen Population herleiten konnte.

Meine eigenen diesbezüglichen Versuche sind mit den oben genannten Arten ausgeführt worden: Erbsen, Bohnen, Ackerbohnen und Mays. Die Arbeitsweise war dieselbe als diejenige in der vorigen Versuchsreihe, selbtsverständlich mit Ausnahme der jetzt immer vorgenommenen Selektion dominanter Individuen.

Die Ergebnisse können in nachfolgender Weise tabellarisch zusammengefasst werden. Zur Vergleichung sind jedesmal die theoretischen Zahlen der panmiktischen und der autogamen Population dazugefügt.

TABELLE X. ERBSEN. GELB  $\times$  GRÜN MIT SELEKTION DER DOMINANTEN.

	Gelb A	Grün a	% A	% a	% A Panm.	% A Autog.
$F_1$ (1914)	21	0	100.0	0.0	100.0	100.0
$F_2$ (1915)	689	227	75.22	24.78	75.0	75.0
$F_3$ (1916)	2509	481	83.63	16.37	88.89	83.34
$F_4$ (1917)	2713	287	90.43	9.57	93.75	90.0
$F_5$ (1918)	2830	170	94.33	5.67	96.0	94.45
$F_6$ (1919)	2913	87	97.10	2.90	97.23	97.06
$F_7$ (1920)	2957	43	98.57	1.43	97.96	98.49

TABELLE XI. BOHNEN, WAGENAAR × CITROEN MIT SELEKTION DER DOMINANTEN.

	Wag. A	Citr. a	% A	% a	% A Panm.	% A Autog.
F <sub>1</sub> (1916)	3	0	100.0	0.0	100.0	100.0
F <sub>2</sub> (1917)	46	12	79.31	20.69	75.0	75.0
F <sub>3</sub> (1918)	429	71	85.80	14.20	88.89	83.34
F <sub>4</sub> (1919)	458	42	91.60	8.40	93.75	90.0
F <sub>5</sub> (1920)	471	29	94.20	5.80	96.0	94.45
F <sub>6</sub> (1921)	479	21	95.80	4.20	97.23	97.06
F <sub>7</sub> (1922)	494	6	98.80	1.20	97.96	98.49

TABELLE XII. ACKERBOHNEN. SCHWARZNABEL × WEISSNABEL MIT SELEKTION DER DOMINANTEN.

	Schw. A	W. a	% A	% a	% A Panm.	% A Autog.
F <sub>1</sub> (1916)	6	0	100.0	0.0	100.0	100.0
F <sub>2</sub> (1917)	92	34	73.01	26.99	75.0	75.0
F <sub>3</sub> (1918)	437	63	87.20	12.80	88.89	83.34
F <sub>4</sub> (1919)	464	36	92.80	7.20	93.75	90.0
F <sub>5</sub> (1920)	477	23	95.40	4.60	96.0	94.45
F <sub>6</sub> (1921)	487	13	97.40	2.60	97.23	97.06
F <sub>7</sub> (1922)	492	8	98.40	1.60	97.96	98.49

TABELLE XIII. MAYS. BLAU × WEISS, MIT SELEKTION DER DOMINANTEN.

	Bl. A	W. a	% A	% a	% A Panm.	% A Autog.
F <sub>1</sub> (1918)	41	0	100.0	0.0	100.0	0.0
F <sub>2</sub> (1919)	7486	2514	74.86	25.14	75.0	75.0
F <sub>3</sub> (1920)	8879	1121	88.79	11.21	88.89	83.34
F <sub>4</sub> (1921)	9373	627	93.73	6.27	93.75	90.0
F <sub>5</sub> (1922)	9604	396	96.04	3.96	96.0	94.45

Aus diesen Zahlen folgt sofort, dass der Versuch mit Erbsen ein Resultat ergeben hat, welches mit der Erwartung für eine autogame Population eine befriedigende Uebereinstimmung zeigt; die meisten Zahlen sind zwar etwas zu hoch, aber doch sehr wenig; die Kurve (Fig. 7) deckt sich fast völlig mit derjenigen der Autogamie.

Die Mays-Zahlen bringen eine Bestätigung der panmiktischen Populationsänderung; die Uebereinstimmung der Kurven ist hier ja noch besser als bei den Erbsen. Dagegen halten die Versuche mit Bohnen und mit Ackerbohnen die Mitte zwischen

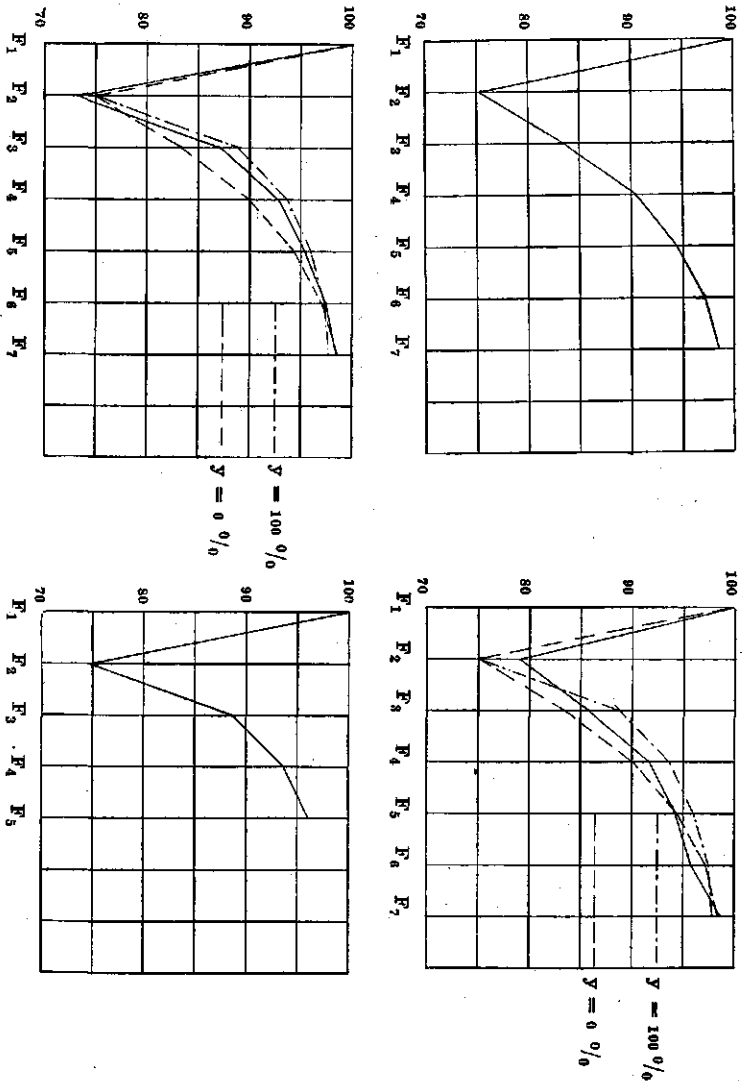


Fig. 7. 1—4.

Vier Kurven der experimentellen Verschiebung des dominanten A-Typus nach monohybrider Bastardierung (Erbsen, Bohnen, Ackerbohnen und Mays) unter fortwährender Selektion der Dominanten.

dem Fall der Autogamie und dem der Panmixie; wie die graphischen Darstellungen in Fig. 7 zeigen, hat sich die Kurve der Bohnen etwas mehr der der Autogamie genähert als diejenige



der Ackerbohnen, welche dichter neben der Panmixie-Kurve geht. Dieses ist in voller Uebereinstimmung mit dem oben gefundenen höheren Prozentsatz der Fremdbefruchtung bei Ackerbohnen.

\* \* \*

*c. Dihybride Bastardierung und die Nachkommenschaft ohne Selektion.*

Die mathematische Bearbeitung der Verschiebung, welche in einer aus bifaktorieller Bastardierung hervorgegangenen Population unter verschiedenen Fremdbefruchtungsfrequenzen stattfindet, verdanken wir wieder HEUKELS (1915 S. 309 ff). In einer solchen Population sind selbstverständlich 4 homozygote Typen (AABB, AAbb, aaBB, und aabb) vorhanden, sowie auch 4 monoheterozygote Typen (AaBB, Aabb, AABb und aaBb), während nur ein diheterozygoter Typus darin anwesend sein kann (AaBb). Die 4 erstgenannten Typen sind in gleicher, von HEUKELS p genannten Zahl, die 4 Monoheterozygoten auch in gleicher Zahl u.zw. je q und der diheterozygote Typus in r Individuen anwesend. Deshalb soll  $4p + 4q + r = 1$  sein und ist der Phaenotypus mit beiden dominanten Faktoren =  $p + 2q + r$ , jeder der A - oder B-Typen als  $p + q$  und die doppeltrezessive Form =  $p$ .

Durch genaue Berechnungen hat HEUKELS für die Werte p, q und r Formeln aufdecken können, welche hier wieder mit Transponierung der n-Bezeichnung wiedergegeben sind.

In der  $F_n$ -Generation ist

$$4p_n = \frac{(3x+2y)(x+y)}{(x+2y)(3x+4y)} - \left\{ \frac{x}{2(x+y)} \right\}^{n-2} \times \frac{x}{x+2y} + \left\{ \frac{x}{4(x+y)} \right\}^{n-2} \times \frac{3x}{4(3x+4y)}$$

$$4q_n = \frac{4y(x+y)}{(x+2y)(3x+4y)} + \left\{ \frac{x}{2(x+y)} \right\}^{n-2} \times \frac{x}{x+2y} - \left\{ \frac{x}{4(x+y)} \right\}^{n-2} \times \frac{3x}{2(3x+4y)}$$

$$r_n = \frac{y}{3x+4y} + \left\{ \frac{x}{4(x+y)} \right\}^{n-2} \times \frac{3x}{4(3x+4y)}$$

Für den uns hier interessierenden Spezialfall der Diheterozygote mit völlig unabhängiger Spaltung der beiden Faktorenpaaren und absoluter Selbstbefruchtung, bzw. absoluter Panmixie, sind selbstverständlich wohl einfachere Formeln anwendbar, deren mathematische Ableitung viel leichter ist. Als solche dürfen gelten:

Für absolute Selbstbefruchtung auf einem Total von  $2^{2n}$  Individuen wird  $p_n = (2^{n-1}-1)^2$ ,  $q_n = 2^{n-2}$  und  $r_n = 2^2$ .

Für absolute Panmixie bleibt die Population fortwährend dieselbe (wie dies auch für die Monoheterozygoten galt) u.zw. bleiben immer:

$p = 1$ ,  $q = 2$  und  $r = 4$  auf einem Total von 16 Individuen.

Mit Hilfe der von HEUKELS berechneten Formeln kann man auch hier also eine Tabelle zusammenstellen, worin für jeden Wert der Fremdbefruchtungsfrequenz ( $y = 0$ ,  $y = 10$ ,  $y = 20$  usw.) die dazugehörigen Werte der  $p$ ,  $q$  und  $r$ , sowie die prozentischen Frequenzen der Doppeldominanten, also des AB-Typus, der Einfachdominanten (Ab-oder aB-Typus) und der Rezessiven vom ab-Typus, angegeben sind:

TABELLE XIV.

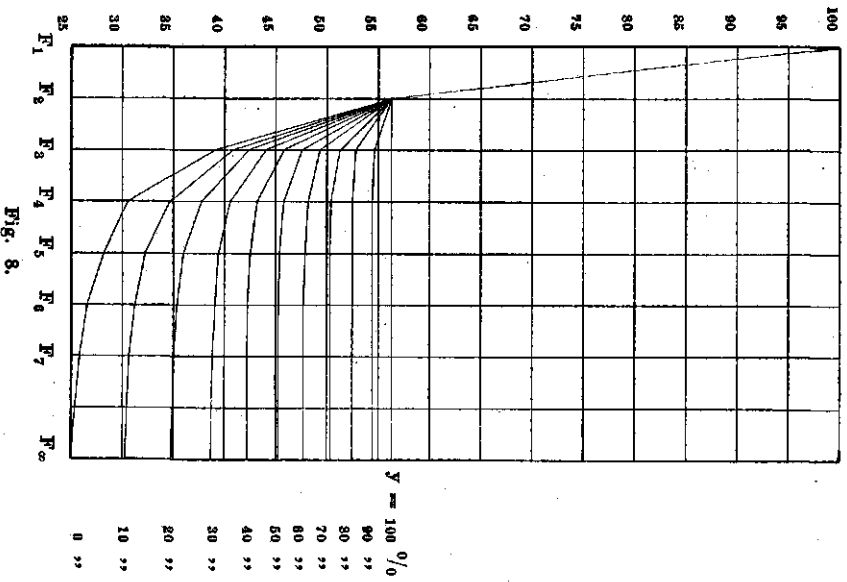
	p	q	r	AB-Typus	Ab-oder aB-Typus	ab-Typus
<b>y=100%</b>						
F <sub>1</sub>	0.0	0.0	100.0	100.0	0.0	0.0
F <sub>2</sub>	6.25	12.50	25.0	56.25	18.75	6.25
F <sub>3</sub>	6.25	12.50	25.0	56.25	18.75	6.25
F <sub>4</sub>	6.25	12.50	25.0	56.25	18.75	6.25
F <sub>5</sub>	6.25	12.50	25.0	56.25	18.75	6.25
F <sub>6</sub>	6.25	12.50	25.0	56.25	18.75	6.25
F <sub>7</sub>	6.25	12.50	25.0	56.25	18.75	6.25
F <sub>∞</sub>	6.25	12.50	25.0	56.25	18.75	6.25
<b>y=90%</b>						
F <sub>1</sub>	0.0	0.0	100.0	100.0	0.0	0.0
F <sub>2</sub>	6.25	12.50	25.0	56.25	18.75	6.25
F <sub>3</sub>	7.05	12.17	23.13	54.52	19.22	7.05
F <sub>4</sub>	7.08	12.16	23.08	54.44	19.24	7.08
F <sub>5</sub>	7.08	12.16	23.08	54.44	19.24	7.08
F <sub>6</sub>	7.08	12.16	23.08	54.44	19.24	7.08
F <sub>7</sub>	7.08	12.16	23.08	54.44	19.24	7.08
F <sub>∞</sub>	7.08	12.16	23.08	54.44	19.24	7.08
<b>y=80%</b>						
F <sub>1</sub>	0.0	0.0	100.0	100.0	0.0	0.0
F <sub>2</sub>	6.25	12.50	25.0	56.25	18.75	6.25
F <sub>3</sub>	7.82	11.88	21.22	52.80	19.69	7.82
F <sub>4</sub>	8.02	11.72	21.03	52.50	19.74	8.02
F <sub>5</sub>	8.03	11.70	21.02	52.49	19.74	8.03
F <sub>6</sub>	8.03	11.70	21.02	52.49	19.74	8.03
F <sub>7</sub>	8.03	11.70	21.02	52.49	19.74	8.03
F <sub>∞</sub>	8.03	11.70	21.02	52.49	19.74	8.03

	p	q	r	AB-Typus	Ab-oder aB-Typus	ab-Typus
<b>y=70%</b>						
F <sub>1</sub>	0.0	0.0	100.0	100.0	0.0	0.0
F <sub>2</sub>	6.25	12.50	25.0	56.25	18.75	6.25
F <sub>3</sub>	8.57	11.58	19.38	51.13	20.15	8.57
F <sub>4</sub>	9.03	11.24	18.96	50.43	20.27	9.03
F <sub>5</sub>	9.12	11.16	18.93	50.32	20.28	9.12
F <sub>6</sub>	9.15	11.15	18.93	50.29	20.28	9.15
F <sub>7</sub>	9.15	11.15	18.93	50.29	20.28	9.15
F <sub>∞</sub>	9.15	11.15	18.93	50.29	20.28	9.15
<b>y=60%</b>						
F <sub>1</sub>	0.0	0.0	100.0	100.0	0.0	0.0
F <sub>2</sub>	6.25	12.50	25.0	56.25	18.75	6.25
F <sub>3</sub>	9.38	11.25	17.50	49.38	20.62	9.38
F <sub>4</sub>	10.19	10.63	16.75	48.19	20.81	10.19
F <sub>5</sub>	10.38	10.45	16.68	47.96	20.83	10.38
F <sub>6</sub>	10.42	10.42	16.66	47.92	20.83	10.42
F <sub>7</sub>	10.42	10.42	16.66	47.92	20.83	10.42
F <sub>∞</sub>	10.42	10.42	16.66	47.92	20.83	10.42
<b>y=50%</b>						
F <sub>1</sub>	0.0	0.0	100.0	100.0	0.0	0.0
F <sub>2</sub>	6.25	12.50	25.0	56.25	18.75	6.25
F <sub>3</sub>	10.15	10.94	15.63	47.67	21.09	10.15
F <sub>4</sub>	11.43	9.95	14.46	45.79	21.39	11.43
F <sub>5</sub>	11.78	9.64	14.31	45.36	21.43	11.78
F <sub>6</sub>	11.88	9.55	14.29	45.26	21.43	11.88
F <sub>7</sub>	11.89	9.53	14.29	45.25	21.43	11.89
F <sub>∞</sub>	11.90	9.52	14.29	45.24	21.43	11.90
<b>y=40%</b>						
F <sub>1</sub>	0.0	0.0	100.0	100.0	0.0	0.0
F <sub>2</sub>	6.25	12.50	25.0	56.25	18.75	6.25
F <sub>3</sub>	10.95	10.62	13.74	45.93	21.56	10.95
F <sub>4</sub>	12.76	9.23	12.05	43.26	21.99	12.76
F <sub>5</sub>	13.39	8.66	11.80	42.51	22.05	13.39
F <sub>6</sub>	13.58	8.48	11.77	42.30	22.06	13.58
F <sub>7</sub>	13.64	8.42	11.76	42.24	22.06	13.64
F <sub>∞</sub>	13.65	8.40	11.76	42.33	22.06	13.65

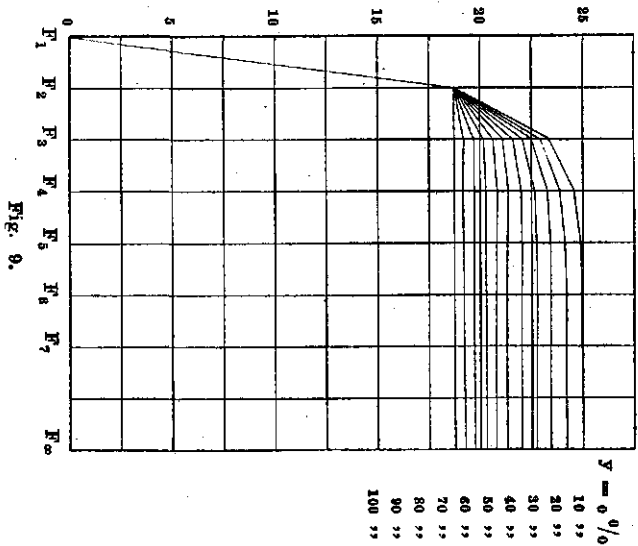
	p	q	r	AB- Typus	Ab-oder aB- Typus	ab-Typus
<b>y = 30%</b>						
F <sub>1</sub>	0.0	0.0	100.0	100.0	0.0	0.0
F <sub>2</sub>	6.25	12.50	25.0	56.25	18.75	6.25
F <sub>3</sub>	11.71	10.32	11.87	44.23	22.03	11.71
F <sub>4</sub>	14.20	8.41	9.57	40.58	22.61	14.20
F <sub>5</sub>	15.16	7.54	9.18	39.44	22.70	15.16
F <sub>6</sub>	15.52	7.20	9.11	39.04	22.72	15.52
F <sub>7</sub>	15.65	7.07	9.09	38.91	22.72	15.65
F <sub>∞</sub>	15.72	7.01	9.09	38.84	22.72	15.72
<b>y = 20%</b>						
F <sub>1</sub>	0.0	0.0	100.0	100.0	0.0	0.0
F <sub>2</sub>	6.25	12.50	25.0	56.25	18.75	6.25
F <sub>3</sub>	12.56	9.94	10.0	42.44	22.50	12.56
F <sub>4</sub>	15.76	7.49	7.0	37.74	23.25	15.76
F <sub>5</sub>	17.21	6.19	6.40	35.99	23.40	17.21
F <sub>6</sub>	17.82	5.61	6.28	35.32	23.43	17.82
F <sub>7</sub>	18.07	5.37	6.26	35.05	23.44	18.07
F <sub>∞</sub>	18.23	5.21	6.25	34.89	23.44	18.23
<b>y = 10%</b>						
F <sub>1</sub>	0.0	0.0	100.0	100.0	0.0	0.0
F <sub>2</sub>	6.25	12.50	25.0	56.25	18.75	6.25
F <sub>3</sub>	13.31	9.62	8.24	40.81	22.94	13.31
F <sub>4</sub>	17.41	6.51	4.36	34.77	23.91	17.41
F <sub>5</sub>	19.46	4.67	3.48	32.28	24.13	19.46
F <sub>6</sub>	20.44	3.74	3.29	31.20	24.18	20.44
F <sub>7</sub>	20.89	3.30	3.24	30.73	24.19	20.89
F <sub>∞</sub>	21.25	2.94	3.22	30.35	24.19	21.25
<b>y = 0%</b>						
F <sub>1</sub>	0.0	0.0	100.0	100.0	0.0	0.0
F <sub>2</sub>	6.25	12.50	25.0	56.25	18.75	6.25
F <sub>3</sub>	14.06	9.38	6.25	39.06	23.44	14.06
F <sub>4</sub>	19.14	5.47	1.56	31.64	24.61	19.14
F <sub>5</sub>	21.98	2.92	0.39	28.22	24.90	21.98
F <sub>6</sub>	23.46	1.52	0.10	26.58	24.98	23.46
F <sub>7</sub>	24.23	0.76	0.02	25.79	24.99	24.23
F <sub>∞</sub>	25.0	0.	0.	25.0	25.0	25.0

Der Verlauf des AB-Typus unter verschiedenen  $y$ -Werten ist in Figur 8, derjenige des Ab-oder des aB-Typus in Figur 9 wiedergegeben.

Kurven der theoretischen Verschiebung des doppeldominanten AB-Typus nach dihybrider Bastardierung mit  $y = 0\%$  usw. Fremdbestäubungen ohne Selektion.



Kurven der theoretischen Verschiebung der einfachdominanten Ab- und aB-Typen nach dihybrider Bastardierung mit  $y = 0\%$  usw. Fremdbestäubungen ohne Selektion.



In Beziehung zu solcher Verschiebung einer Diheterozygote sind zwei Versuchsreihen ausgeführt worden, u.zw. die Bastardierung einer gelbglaten mit einer grünrunzeligen Erbse sowie

diejenige einer blaurunzeligen mit einer weissglatten Mayspflanze. Die Mischung der Samen, sowie die ganze Methode war dieselbe wie in den Versuchen mit Monoheterozygoten ohne etwaige Selektion. Die Zahlenergebnisse können wie folgt tabellarisch zusammengestellt werden:

TABELLE XV. ERBSEN. GELBGLATT × GRÜN RUNZELIG,  
OHNE SELEKTION.

	AB. Ge.gl.	Ab. Ge.r.	aB. Gr.gl.	ab. Gr.r.	%AB	%Ab	%aB	%ab
F <sub>1</sub> (1914)	17	0	0	0	100.0	0.0	0.0	0.0
F <sub>2</sub> (1915)	329	103	109	32	57.42	17.98	19.02	5.58
F <sub>3</sub> (1916)	1197	682	714	407	39.90	22.73	23.80	13.57
F <sub>4</sub> (1917)	980	703	759	558	32.67	23.43	25.30	18.60
F <sub>5</sub> (1918)	867	729	758	646	28.90	24.30	25.27	21.53
F <sub>6</sub> (1919)	811	736	761	692	27.03	24.53	25.37	23.07
F <sub>7</sub> (1920)	788	741	753	719	26.27	24.70	25.10	23.97

TABELLE XVI. MAYS. BLAURUNZELIG × WEISSGLATT,  
OHNE SELEKTION.

	AB. Bl.gl.	Ab. Bl.r.	aB. W.gl.	ab. W.r.	%AB	%Ab	%aB	%ab
F <sub>1</sub> (1917)	19	0	0	0	100.0	0.0	0.0	0.0
F <sub>2</sub> (1918)	3283	1061	1121	349	56.47	18.25	19.28	6.00
F <sub>3</sub> (1919)	5703	1812	1907	578	57.03	18.12	19.07	5.78
F <sub>4</sub> (1920)	5686	1822	1903	589	56.86	18.22	19.03	5.89
F <sub>5</sub> (1921)	5707	1801	1927	565	57.07	18.01	19.27	5.65
F <sub>6</sub> (1922)	5660	1841	1898	601	56.60	18.41	18.98	6.01

Vergleicht man diese Ergebnisse mit dem für Erbsen nach dem  $y = 0\%$  - Schema erwarteten Verlauf, sowie mit dem für Mays als panmiktische Pflanzenart gültigen Schema, so wird sofort klar, dass im grossen Ganzen die Versuchszahlen mit den theoretischen in ziemlich gutem Einklang stehen. In einer Hinsicht jedoch kann auch hier eine Abweichung von der mathematischen Grundlage konstatiert werden: die Typen mit glatten Samen sind wie in den Erbsen, auch in den Maysversuchen in zu grosser Frequenz vorhanden. Die AB-Typen und die aB-Gruppen, welche also beide glatte Samen haben, überschreiten fortwährend die Erwartung, während demgegenüber die runzeligen Pflanzen (Ab- und ab- Klasse) in geringeren Zahlen ausgemendelt

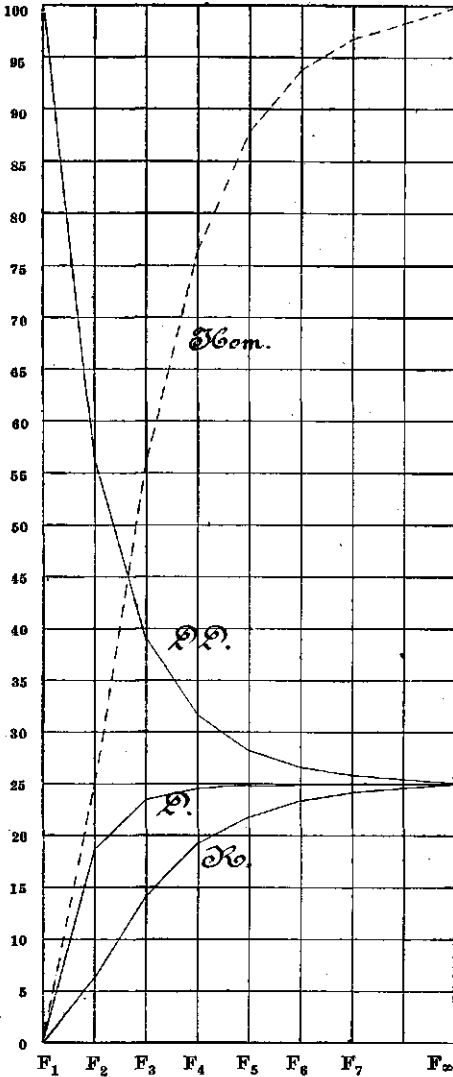


Fig. 10. 1.

Kurven der theoretischen Verschiebung des doppeldominanten (DD)-Typus, der einfachdominanten (D-)Typen, sowie des rezessiven (R-)Typus nach dihybrider Bastardierung mit  $\gamma = 0\%$  Fremdbestäubungen (absolute Autogamie) ohne Selektion. Die gestrichelte Linie (Hom.) stellt die Gesamtzahl der Homozygoten dar.

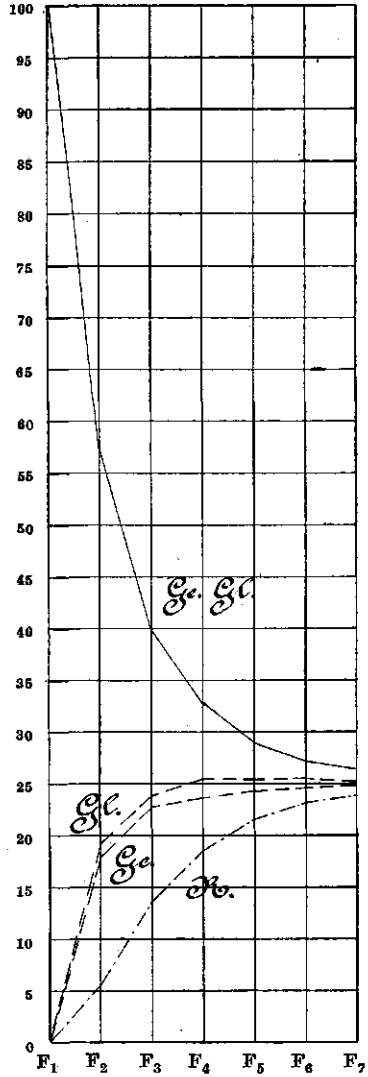


Fig. 10. 2.

Kurven der experimentellen Verschiebung der gelbglatten (GeGL.), der grünglatten (GL.), der gelbrunzeligen (Ge) und der grünrunzeligen (R) Nachkommen einer dihybriden Erbsenbastardierung ohne Selektion.

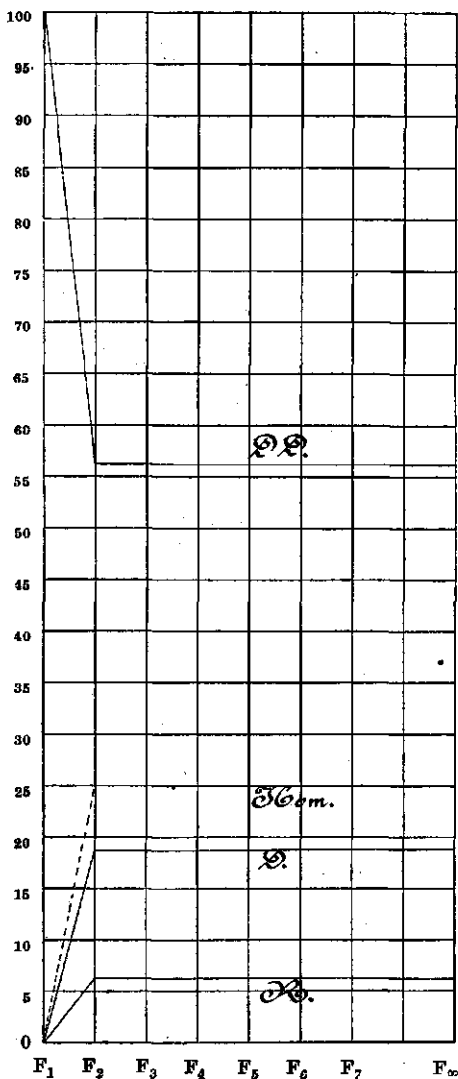


Fig. 11. 1.

Kurven der theoretischen Verschiebung des doppel-dominanten (DD-)Typus, der einfach-dominanten (D-)Typen sowie des rezessiven (R-)Typus nach dihybrider Bastardierung mit  $y = 100\%$  Fremdbestäubungen (völlige Panmixis) ohne Selektion. Die gestrichelte Linie, welche bei 25 weiter horizontal verläuft (Hom.) stellt die Gesamtzahl der Homozygoten dar.

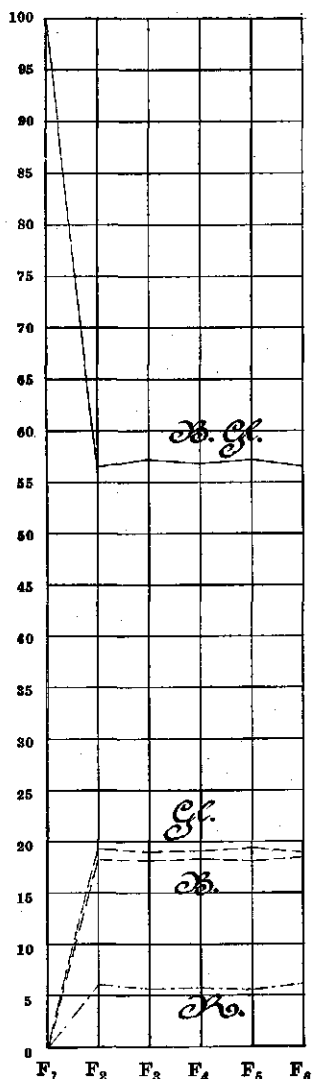


Fig. 11. 2.

Kurven der experimentellen Verschiebung der blauglatten (B.Gl.), der gelbglatten (Gl.), der blaurunzeligen (B) und der gelbrunzeligen (R) Nachkommen einer dihybriden Maysbastardierung ohne Selektion.



sind. Vielleicht ist hier also wieder ein Unterschied in Wachstumsgeschwindigkeit dafür die Ursache; die graphischen Darstellungen in den Figuren 10 und 11 zeigen die Ueberlegenheit der Ueberlegenheit der glatten Typen sehr deutlich. In Figur 10 sind die mathematischen Kurven des Doppeldominanten (AB), der Einfachdominanten (Ab- oder aB - Typus) und der Rezessiven (ab- Individuen) bei voller Autogamie, sowie die experimentellen *Pisum*-Kurven für Gelbglatt (Ge Gl), Gelbrunzlig (Ge), Grün glatt (Gl) und Grünrunzlig (R) abgebildet. Die Gl-Linie zeigt also fortwährend einen höheren Verlauf als die Ge-Linie. Und Fig. 11, welche die verschiedenen Linien bei absoluter Panmixie, sowie die experimentellen Mays-Kurven wiedergibt, lässt ebenso die Unterschiede der beiden „Glatt“ Linien den Runzeligen gegenüber deutlich an den Tag kommen.

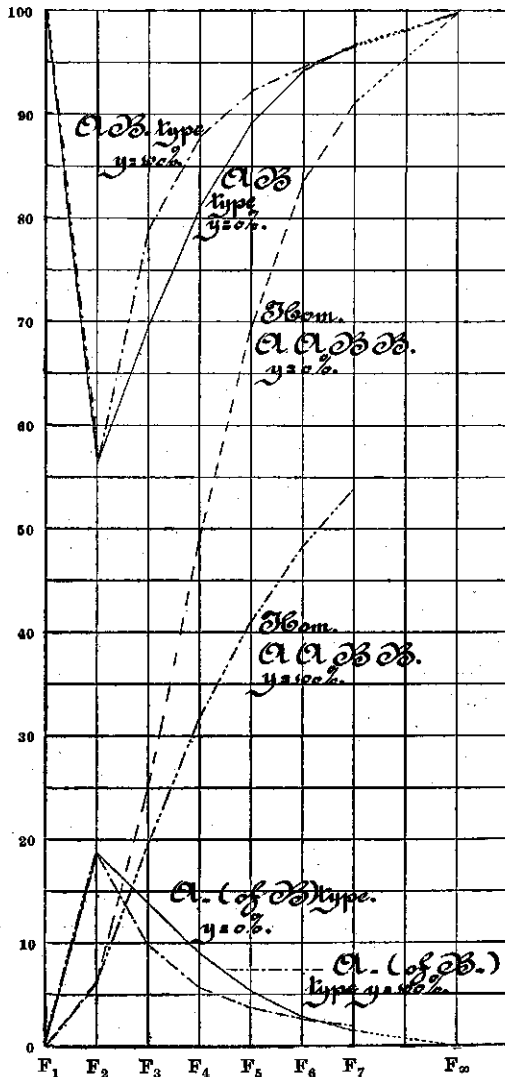


Fig. 12.

Kurven der theoretischen Verschiebung des doppeldominanten (AB)-Typus, und der einfachdominanten (Ab- oder aB)-Typen nach dihybrider Bastardierung mit  $y = 0\%$  und  $y = 100\%$  Fremdbestäubungen unter fortwährender Selektion der doppeldominanten (AB)-Typen. Die — — — Linie (Hom. AABB) stellt die Zahl der Homozygoten AABB dar bei  $0\%$ , die — — — — — Linie diejenige bei  $100\%$  Fremdbestäubungen dar.

\* \* \*

*d. Dihybride Bastardierung und ihre Nachkommen mit andauernder Auswahl der dop-*

*peldominanten, also AB-Pflanzen, während sämtliche ausspaltende Ab-, aB- und ab-Individuen beseitigt wurden.*

Die hier in Frage kommende Verschiebung einer dihybriden Population aus welcher nur die AB-Individuen zur Fortpflanzung ausgewählt werden, ist m.W. noch nicht mathematisch bearbeitet worden. Ich habe nicht versucht eine allgemeingültige Formel des Verlaufs einer verschiedenen zusammengesetzten Ausgangspopulation abzuleiten, sondern nur die für unsern Spezialfall einer Dihybride mit normaler Spaltung und nachheriger Selektion gültigen Formeln herauszufinden mich bemüht. Die Verschiebung unter völliger Autogamie und diejenige unter stetiger Panmixie sind in den Tabellen XVII bzw. XVIII (S. 35 bzw. 36) dargestellt; ihre graphische Wiedergabe findet sich in Figur 12.

Als allgemeine Formeln gelten also für diesen Verlauf:

	AB-Typus	Ab-oderaB-Typus	ab-Typus
bei voller Autogamie ( $y = 0 \%$ ): $(2^{n-1} + 1)^2$		$2^{n-1} + 1$	1
bei voller Panmixie ( $y = 100 \%$ ): $(n^2 - 1)^2$		$n^2 - 1$	1

Versuche über eine derartige Populationsänderung unter Mitwirkung der Selektion, wobei nur AB-Typen zur Fortpflanzung ausgewählt wurden, sind auch hier nur mit Erbsen und mit Mays-Bastardierungen vorgenommen worden, u.zw. mit den Hybriden: Gelbglatten Erbsen („Stam Krombek“) × grünrunzeligen („Wonder van Amerika“), sowie mit Blaurunzeligem Mays × weissglattem. Die aus diesen Versuchen hervorgegangenen Zahlen haben im allgemeinen wieder eine schöne Bestätigung der auf mathematischem Grunde gebauten Erwartungen ergeben; ihre Zusammenstellung findet sich in den nachstehenden Tabellen XIX und XX; ihre graphische Darstellung in Figur 13.

TABELLE XVII. DIHYBRIDE MIT AUTOGAMIE (Y = 0 %) UND SELEKTION DES AB-TYPUS.

Formel	OHNE DOMINANZ										VÖLIGE DOMINANZ					% Hom. des AB-Typus	% AB-Typus	% Ab-Typus	% ab-Typus
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	IX ab	V, VIII ab	III, VII Ab	I, IV, VI AB						
	AaBb	AaBb	AaBb	AABb	AaBb	AABB	AABb	AaBB	aabb										
F <sub>1</sub>	alle											alle							
F <sub>2</sub>	4	2	2	2	2	1	1	1	1		3	3	9						
F <sub>3</sub>	4	6	2	6	2	9	3	3	1		5	5	25						
F <sub>4</sub>	4	14	2	14	2	49	7	7	1		9	9	81						
F <sub>5</sub>	4	30	2	30	2	225	15	15	1		17	17	289						
F <sub>6</sub>	4	62	2	62	2	961	31	31	1		33	33	1089						
F <sub>7</sub>	4	126	2	126	2	3969	63	63	1		65	65	4225						
F <sub>∞</sub>						alle						alle							
F <sub>n</sub>	2 <sup>2</sup>	2 <sup>n</sup> -2	2	2 <sup>n</sup> -2	2	(2 <sup>n</sup> -1) <sup>2</sup> -1	2 <sup>n</sup> -1	2 <sup>n</sup> -1	1		2 <sup>n</sup> -1	2 <sup>n</sup> -1	(2 <sup>n</sup> -1) <sup>2</sup> +1						

$$(2^{n-1} + 2)^2$$

$$(2^{n-1} + 2)^2$$

TABELLE XVIII. DIHYBRIDE MIT PANMIXIE (Y = 100%) UND SELEKTION DES AB-TYPUS.

For- mel	OHNE DOMINANZ									VOLLIGE DOMINANZ				% Hom. des AB- Typus	% AB- Typus	% Ab- Typus	% ab- Typus	% ab- Typus	
	I AaBb	II AaBB	III Aabb	IV AaBb	V aaBb	VI AaBB	VII Aabb	VIII aaBB	IX aabb	I, II, IV, VI AB	III, VII Ab	V, VIII aB	IX ab						
F <sub>1</sub>	alle									alle				0.0	100.0	0.0	0.0	0.0	
F <sub>2</sub>	4	2	2	2	2	1	1	1	1	9	3	3	1	6.25	56.25	18.75	18.75	6.25	
F <sub>3</sub>	16	16	4	16	4	16	4	4	1	64	8	8	1	19.75	79.00	9.99	9.99	1.02	
F <sub>4</sub>	36	54	6	54	6	81	9	9	1	225	15	15	1	31.64	87.89	5.86	5.86	0.39	
F <sub>5</sub>	64	128	8	128	8	256	16	16	1	576	24	24	1	40.09	92.16	3.84	3.84	0.16	
F <sub>6</sub>	100	250	10	250	10	625	25	25	1	1225	35	35	1	48.23	94.52	2.70	2.70	0.08	
F <sub>7</sub>	144	432	12	432	12	1296	36	36	1	2304	48	48	1	53.89	95.96	2.00	2.00	0.04	
F <sub>∞</sub>						alle			0	alle	0	0	0	100.0	100.0	0.0	0.0	0.0	
F <sub>n</sub>	$4(n-1)^2$	$2(n-1)^2$	$2(n-1)$	$2(n-1)^2$	$2(n-1)$	$(n-1)^4$	$(n-1)^2$	$(n-1)^2$	1	$(n^2-1)^2$	$n^2-1$	$n^2-1$	1						

n<sup>4</sup>

n<sup>4</sup>

TABELLE XIX. ERBSEN. GELBGLATT × GRÜNRUNZELIG  
MIT SELEKTION DER GELBGLATTEN (AB-TYPUS).

	AB. Ge.gl.	Ab. Ge.r.	aB. Gr.gl.	ab. Gr.r.	%AB	%Ab	%aB	%ab
F <sub>1</sub> (1914)	19	0	0	0	100.0	0.0	0.0	0.0
F <sub>2</sub> (1915)	302	85	103	29	58.19	16.38	19.84	5.59
F <sub>3</sub> (1916)	2095	402	439	64	69.83	13.40	14.64	2.13
F <sub>4</sub> (1917)	2452	260	265	23	81.73	8.67	8.83	0.77
F <sub>5</sub> (1918)	2704	120	169	7	90.13	4.00	5.63	0.24
F <sub>6</sub> (1919)	2836	72	89	3	94.53	2.40	2.97	0.10
F <sub>7</sub> (1920)	2918	38	43	1	97.27	1.27	1.43	0.03

TABELLE XX. MAYS. BLAURUNZELIG × WEISSGLATT MIT  
SELEKTION DER BLAUGLATTEN (AB-TYPUS).

	AB. Bl.gl.	Ab. Bl.r.	aB. W.gl.	ab. W.r.	%AB	%Ab	%aB	%ab
F <sub>1</sub> (1917)	21	0	0	0	100.0	0.0	0.0	0.0
F <sub>2</sub> (1918)	3392	1121	1134	374	56.34	18.62	18.83	6.21
F <sub>3</sub> (1919)	7925	978	1000	97	79.25	9.78	10.0	0.97
F <sub>4</sub> (1920)	8807	562	596	35	88.07	5.62	5.96	0.35
F <sub>5</sub> (1921)	9252	343	393	12	92.52	3.43	3.93	0.12
F <sub>6</sub> (1922)	9493	228	274	5	94.93	2.28	2.74	0.05

Die auch in den vorigen Versuchen beobachtete Erhöhung der Klassenfrequenzen der glattsamigen Individuen ausgenommen, haben also auch diese Selektionsversuche eine schöne Bestätigung der mathematischen Berechnungen ergeben.

\* \* \*

#### Zusammenfassung.

In obiger Arbeit sind mathematische Formeln zusammengestellt worden, welche die Verschiebungen in Populationen, welche monohybriden und dihybriden Kreuzungen ihre Entstehung verdanken und ohne jede Auswahl oder mit Selektion der Dominanten ((bzw. Doppeldominanten) Individuen sich vermehren, darstellen.

Dazu sind mit Erbsen, Bohnen, Ackerbohnen und Mays Kulturversuche vorgenommen worden, welche einerseits dienen sollten zur Kontrolle der Verwirklichung dieser mathematischen

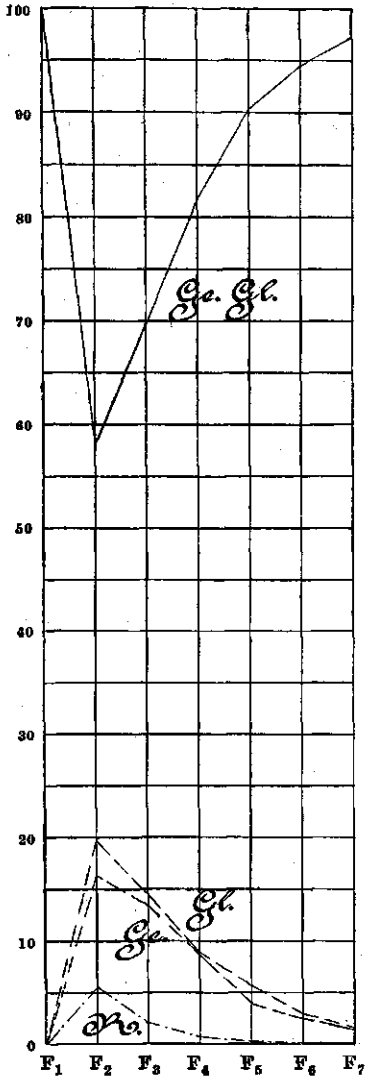


Fig. 13. 1.

Kurven der experimentellen Verschiebung der gelbglatten (Ge.Gl.), der grüinglatten (Gl.), der gelbrunzeligen (Ge), sowie der grünrunzeligen (R) Nachkommen einer dihybriden Erbsenbastardierung unter fortwährender Selektion der gelbglatten Samen.

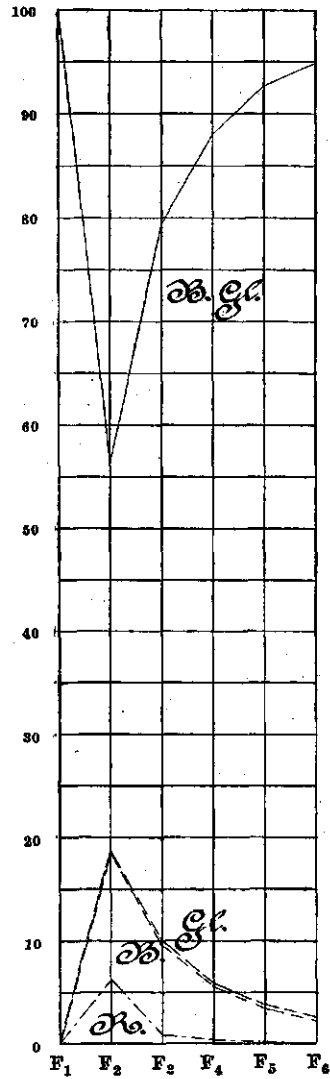


Fig. 13. 2.

Kurven der experimentellen Verschiebung der blauglatten (B.Gl.), der weisglatten (Gl.), der blaurunzeligen (B), sowie der weisrunzeligen (R) Nachkommen einer dihybriden Mayabastardierung unter fortwährender Selektion der blauglatten Samen.

Berechnungen in der Pflanzenzüchtung; andererseits zur Feststellung der Fremdbefruchtungsfrequenzen in diesen Pflanzenarten.

Die Versuche mit Erbsen gingen sämtlich daraufhin, dass sie die Erbse als eine sehr stark autogame Pflanze charakterisieren; nur traten in allen Bastardierungen die glattsamigen Individuen in zu grosser Frequenz hervor, welche Abweichungen vielleicht einem Unterschiede in Wachstumsgeschwindigkeit der beiden Pollenarten zugerechnet werden sollen.

Die mit Bohnen angestellten Versuche haben die ziemlich starke Fremdbefruchtung dieser Pflanzenart (10 bis 20 %) erwiesen; eine Zahl welche höher ist als die in der bisherigen Litteratur angegebene.

Die Fremdbefruchtungsfrequenzen der Ackerbohnen haben sich als noch höher gezeigt; aus den erhaltenen Zahlen darf wohl auf eine Fremdbefruchtung von 30 bis 40 % geschlossen werden.

Mays hat sich schliesslich als eine völlig panmiktische Pflanze gezeigt; auch hier jedoch waren in allen Versuchsreihen die glatten Samen den runzeligen an Zahl überlegen.

Im übrigen haben die erhaltenen Versuchszahlen, welche auch in graphischen Darstellungen wiedergegeben sind, die mathematisch berechneten Verschiebungen vollauf bestätigen können.

## LITTERATUR.

- BAAS BECKING, L. H., 1918. Some numerical proportions in panmictic populations (Rec. Trav. bot. néerl. XV, S. 337—365).
- BAAS BECKING, L. H., 1919. Over limietverhoudingen in Mendelsche populaties (Genetica I, S. 443—456).
- CORRENS, C., 1902. Scheinbare Ausnahmen von der Mendelschen Spaltungsregel für Bastarde (Berichte Deutsche Botan. Gesellsch. XX, S. 159—172).
- CORRENS, C., 1917. Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses (Sitzungsber. Kgl. preuss. Akad. Wiss. 1917, S. 685—717).
- EMERSON, R. A., 1902. Preliminary account of variation in bean hybrids (15th Ann. Report Nebraska Agr. Expt. Station, S. 30—43).
- EMERSON, R. A., 1916. A genetic study of plant height in *Phaseolus vulgaris* (Nebr. Agr. Expt. Stat. Res. Bull. 7).
- HARDY, G. H., 1908. Mendelian proportions in a mixed population (Science, N. S. XXVIII, S. 49—50).
- HEUKELS, H. and H. B. BONE, 1915. Kreuz- und Selbstbefruchtung und die Vererbungslehre (Rec. Trav. botan. néerl. XII, S. 278—339).
- JENNINGS, H. S., 1912. The production of pure homozygotic organisms from heterozygotes by self-pollination (Amer. Natur. XLV, S. 487—491).
- JENNINGS, H. S., 1916. The numerical results of diverse systems of breeding (Genetics, I, S. 53—89).
- JONES, D. F., 1920. Selective fertilization in pollenmixtures (Biological Bulletin, XXXVIII, S. 251—289. Auszug in Proc. Nation. Acad. Sc. VI, S. 66—70).
- KRISTOFERSSON, K. B., 1921. Spontaneous crossing in the garden-bean, *Phaseolus vulgaris* (Hereditas, II, S. 395—400).
- LENZ, F., 1921. Ueber spontane Fremdbefruchtung bei Bohnen mit Bemerkungen zur Psychologie und Erkenntnistheorie der biologischen Forschung. — Zur weiteren Fragestellung über die Befruchtungsart der Bohnen. (Zschr. indukt. Abst. u. Vererb. Lehre, XXV, S. 222—231, 251—253).
- MAYER GMELIN, H., 1916. Croisements spontanés chez le haricot commun (Arch. néerl. Sc. ex. et natur. Série III B. T. III, S. 43—56).
- NILSSON, H. HERIBERT, 1921. Selektive Verschiebung der Gametenfrequenz in einer Kreuzungspopulation von Roggen (Hereditas, II, S. 364—369).
- PEARSON, K., 1904. On a generalized theory of alternative inheritance with special reference to Mendel's laws (Phil. Trans. Roy. Soc. A. CCIII, S. 53—86).
- SCHIEHMANN, E., 1921. Fremd- und Selbstbefruchtung bei Bohnen nach Ausleseversuchen (Zschr. ind. Abst. u. Vererb. Lehre, XXV, S. 232—251).
- WENTWORTH, E. N. and R. M. REMICK, 1916. Some properties of the generalized Mendelian population (Genetics I, S. 608—616).
- WHITE, O. E., 1916. Inheritance studies in *Pisum*, I. Inheritance of cotyledon color (Americ. Natural. L. S. 530—547).