Die Kreuz- und Selbstbefruchtung und die Vererbungslehre

von

H. HEUKELS.

Unter Bezugnahme auf die Abhandlung Burck's über Kleistogamie (Rec. des trav. Bot. Néerl. 2. 1906 (37—164)) sagt Neger in seiner Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage (p. 675): „Wird die allgemeine Bedeutung der Wechselbestäubung durch solche Betrachtungen hinfällig, so wird es allerdings notwendig sein unsere gegenwärtige Auffassung über die auf Sicherung der Wechselbestäubung hinzielenden Einrichtungen der Blüten einer gründlichen Revision zu unterziehen."

Ich möchte im Nachfolgenden zu zeigen versuchen, dass auch in Bezug auf unser gegenwärtiges Wissen, hinsichtlich der Erblichkeitsgesetze, eine solche Revision im höchsten Grade notwendig ist, und dass wir nicht mehr festhalten können am Knight-Darwin'schen Gesetze in der Blütenbiologie.

Der Begriff Art. Der Begriff Art ist immer einigermassen schwankend gewesen, wenn auch Linné getrachtet hat durch seine Definition: „Die Arten sind die von Gott geschaffenen Einheiten des Systems", erwähntem Begriff eine grosse Festigkeit zu geben. Dass dieser Begriff so wenig fest stand, braucht uns nicht zu wundern, denn durch das Zusammenfügen von lebenden Wesen zu einer

Art, wollte man eine starke Verwandtschaft zwischen diesen ausdrücken, ohne dass man diese Verwandtschaft anders zu beurteilen wusste, als durch die äusserliche Uebereinstimmung. Tatsächlich sind wir in Betreff des Begriffes Verwandtschaft jetzt besser daran, da jetzt die Grundzüge der Erblichkeitslehre bekannt sind und wir jetzt wissen, dass es die Gene sind, welche die Verwandtschaft bestimmen und dass isogene Individuen einander am nächsten verwandt sind und nur in äusserlichen Eigenschaften unterschieden sein können, welche durch den Einfluss des Milieus entstehen, doch nicht durch Vererbung auf die Nachkommen übergehen.

Sind 2 Individuen verschieden in einem oder mehr Genen, so ist die Verwandtschaft geringer.

Prüft man den Begriff isogen an den Individuen, welche wir gewohnt sind zu einer Art zu rechnen, so können wir wohl mit Gewissheit sagen, dass die Individuen einer Art nicht alle isogen sind. Die Anwesenheit von Varietäten in einer Art, die Spaltung von *Erophila verna* durch Jordan in verschiedene kleine Arten, das Züchten von reinen Linien durch Johannsen aus Individuen einer Art, dies alles sind genügende Beweise, dass wir die Arten nicht als isogen betrachten dürfen.

Wir dürfen also ohne Bedenken voraussetzen, dass Individuen einer Art sich in einem oder mehreren Genen unterscheiden können, obgleich wir nicht wissen in wie vielen.

Wohl wissen wir mit Gewissheit zu sagen, dass, wo der Begriff Art so relativ willkürlich ist, die Anzahl Gene, wodurch die Individuen einer Art sich unterscheiden können, in einem Falle grösser sein wird wie im andern.

Terminologie. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung entsteht die befruchtete Eizelle, die Zygote, durch Verschmelzung von befruchtungsfähigen Keimzellen, die Gameten, die männliche und die weibliche. Die Gameten sind die Träger der Gene, der erblichen Anlagen, welche in Stande sind, bestimmte Eigenschaften beim Individuum, dass sich aus der Zygote entwickelt, entstehen zu lassen.

Die Gene werden durch Buchstaben angegeben.

Haben die beiden Gametenarten dieselben Gene für ein bestimmtes Merkmal oder für eine bestimmte Serie von Merkmalen, so nennt man das aus der Zygote entstandene Individuum homozygotisch, und weil die in der einen Gamete anwesenden Gene durch A oder a, B oder b u.s.w. angedeutet werden und diese in der andern Gamete dieselben sind, ist also die Erbformel eines Homozygoten AABBCCDD . . . . . . oder z.B. aaBBccDD . . . . . . Wie viel Genenpaare für die Punkte kommen müssen, wissen wir ganz und gar nicht.

Giebt es in den Gameten, welche verschmelzen sollen zur Zygote, ein ungleiches Genenpaar, doch sind die andern gleich, so heisst das entstehende Individuum monoheterozygotisch und ist die Erbformel z.B. AaBBCCDD...... Giebt es 2 ungleiche Genenpaare, so heisst es diheterozygotisch zB. AaBbCCDD . . . . . . u.s.w. Die durch dieselben Buchstaben angedeuteten Gene stammen also her von verschiedenen Gameten, kommen in der Zygote zusammen, bleiben auch in den Pflanzenzellen bei einander, doch werden beim Entstehen der Keimzellen der Pflanze wieder getrennt, so dass sie niemals in derselben Gamete vorkommen. Wir nennen sie darum Genenpaare. So sind also A und A, A und a, a und a solche Genenpaare. A und A, auch a und a sind gleiche Genenpaare, A und a ungleiche. In einer Homozygote sind also alle Genenpaare gleich, in einer Heterozygote sind ein oder mehr Paare ungleich.

Zwei Individuen nennt man, ob sie homozygotisch oder heterozygotisch sind, isogen, wenn die Erbformel dieselbe ist für beide. Ist das nicht der Fall, so nennt man sie nicht isogen.

Man ist gewohnt die Eltern als P-Generation zu bezeichnen und die daraus entstehende Generation F_1-Generation zu nennen, die folgende F_2-Generation, u.s.w.

Zusammensetzung einer Art, hinsichtlich der Genen.

In einer Art können vereinigt sein:

1°. Verschiedene isogene Homozygoten (Reine Linien von Johannsen).

2°. Verschiedene nicht isogene Homozygoten.

3°. Verschiedene isogene Mono-, Di-, Tri- oder Polyheterozygoten.

4°. Verschiedene nicht isogene Mono-, Di-, Tri- oder Polyheterozygoten.

5°. Verschiedene Homozygoten und Heterozygoten.

Wie wird in diesen verschiedenen Fällen die F_1-Generation aussehen?

1. Befruchtung von 2 isogenen Homozygoten gibt natürlich als F_1-Generation dieselben Homozygoten. Eine „reine Linie" giebt also bei Selbst-, aber auch bei Kreuzbestäubung durch eine andere Pflanze derselben Linie eine vollkommen konstante Nachkommenschaft.

2. Befruchtung von 2 nicht isogenen Homozygoten.

Beispiel.

P-Generation	AABBCC	aaBBcc . . . .
Gameten	ABC	aBc . . . .
F_1-Generation	AaBBCc	

Das Resultat ist also eine heterozygotische F_1-Generation, welche heterozygotisch ist für alle ungleichen Genenpaare in der P-Generation.

3. Befruchtung von 2 isogenen Heterozygoten.

a. Es sind Monoheterozygoten.

Beispiel.

P-Generation	AaBBCC	AaBBCC . . . .
Gameten	ABC . . und aBC . .	ABC . . und aBC . .
F_1-Generation	AABBCC . . . . $\frac{1}{4}$	
	AaBBCC . . . . $\frac{1}{2}$	
	aaBBCC . . . . . $\frac{1}{4}$	

Das Resultat ist also eine Mischung von einer gleichen Zahl von Homo- und Heterozygoten.

b. Es sind Diheterozygoten.

Beispiel.

P-Generation AaBbCC . . . . AaBbCC . . . .

Gameten ABC . ., AbC . ., aBC . ., abC . . ABC . ., AbC . ., aBC . ., abC . .

F_1-Generation

AABBCC	$\frac{1}{16}$
AABbCC	$\frac{2}{16}$
AAbbCC	$\frac{1}{16}$
AaBBCC	$\frac{2}{16}$
AaBbCC	$\frac{4}{16}$
AabbCC	$\frac{2}{16}$
aaBBCC	$\frac{1}{16}$
aaBbCC	$\frac{2}{16}$
aabbCC	$\frac{1}{16}$

Das Resultat ist also eine Mischung von Homo- und Heterozygoten, und zwar ist die Zahl der verschiedenen Homozygoten $\frac{1}{4} = (\frac{1}{2})^2$, die der verschiedenen Monoheterozygoten $\frac{1}{2}$, die Zahl der Diheterozygoten $\frac{1}{4}$.

c. Es sind Triheterozygoten.

Macht man auf dieselbe Weise wie oben die Berechnung, so gibt sie als Resultat, dass die F_1-Generation besteht aus $\frac{1}{8} = (\frac{1}{2})^3$ verschiedenen Homozygoten, aus $\frac{3}{8}$ verschiedenen Monoheterozygoten, aus $\frac{3}{8}$ verschiedenen Diheterozygoten und aus $\frac{1}{8}$ Triheterozygoten.

d. Es sind Polyheterozygoten (*n*-Heterozygoten).

Die F_1-Generation besteht dann aus verschiedenen Homozygoten (zusammen $(\frac{1}{2})^n$), aus *n*-Heterozygoten, auch $(\frac{1}{2})^n$, aus verschiedenen Mono-, Di-, Tri- u. s. w. bis $(n-1)$Heterozygoten, jede $\dfrac{1 - (\frac{1}{2})^n \times 2}{n - 1}$.

4. Befruchtung von 2 nicht isogenen Heterozygoten.

a. Es sind 2 Monoheterozygoten.

Beispiel. P-Generation AaBBCC.... AABbCC....
Gameten ABC.. und aBC.. ABC.. und AbC..
F_1-Generation AABBCC .... $\frac{1}{4}$
AABbCC .... $\frac{1}{4}$
AaBBCC .... $\frac{1}{4}$
AaBbCC..... $\frac{1}{4}$

Das Resultat ist also, dass die F_1-Generation besteht aus $\frac{1}{4} = (\frac{1}{2})^2$ Homozygoten, aus $\frac{1}{2}$ Monoheterozygoten und aus $\frac{1}{4}$ Diheterozygoten.

b. Es sind eine Monoheterozygote und eine Diheterozygote.

Beispiel. P-Generation
AaBBCCDD.... AABbCcDD....
Gameten ABCD.. und aBCD.., ABCD.., ABcD.., AbCD.. und AbcD.

F_1-Generation AABBCCDD .... $\frac{1}{8}$
AABBCcDD .... $\frac{1}{8}$
AABbCCDD .... $\frac{1}{8}$
AABbCcDD..... $\frac{1}{8}$
AaBBCCDD .... $\frac{1}{8}$
AaBBCcDD..... $\frac{1}{8}$
AaBbCCDD..... $\frac{1}{8}$
AaBbCcDD ..... $\frac{1}{8}$

Das Resultat ist also, dass die F_1-Generation besteht aus $\frac{1}{8} = (\frac{1}{2})^3$ Homozygoten, aus $\frac{3}{8}$ Monoheterozygoten, aus $\frac{3}{8}$ Diheterozygoten und aus $\frac{1}{8}$ Triheterozygoten.

c. Es sind 2 Diheterozygoten.

Beispiel. P-Generation AaBbCCDD.... AABbCcDD....
Gameten ABCD .. ABCD ..
AbCD .. ABcD ..
aBCD .. AbCD ..
abCD... AbcD. ..

F-Generation AABBCCDD.... $\frac{1}{16}$ AaBBCCDD.... $\frac{1}{16}$
AABBCcDD .... $\frac{1}{16}$ AaBBCcDD .... $\frac{1}{16}$
AABbCCDD .... $\frac{2}{16}$ AaBbCCDD .... $\frac{2}{16}$

AABbCcDD ....$\frac{2}{16}$ AaBbCcDD ....$\frac{2}{16}$
AAbbCCDD ....$\frac{1}{16}$ AabbCCDD ....$\frac{1}{16}$
AAbbCcDD ....$\frac{1}{16}$ AabbCcDD ....$\frac{1}{16}$

Das Resultat ist also, dass die F_1--Generation besteht aus $\frac{1}{8} = (\frac{1}{2})^3$ Homozygoten, aus $\frac{3}{8}$ Monoheterozygoten, aus $\frac{3}{8}$ Diheterozygoten und $\frac{1}{8}$ Triheterozygoten.

d. Mit Tri-und Polyheterozygoten wird die Berechnung sehr komplicirt, da eine so grosse Anzahl Formen entsteht. Für uns genügt es auch, zu wissen, dass die Anzahl Homozygoten, die entsteht in der F_1-Generation sehr klein, n.l. $(\frac{1}{2})^n$ wird, in Hinsicht der grossen Anzahl der Heterozygoten von allen Arten.

5. Befruchtung von Homozygoten mit verschiedenen Arten von Heterozygoten.

A. Es sind eine Homozygote und eine Monoheterozygote.

Beispiel. P-Generation AABBCC .... AaBBCC ....
Gameten ABC .. ABC .. und aBC ..
F_1-Generation AABBCC .... $\frac{1}{2}$
AaBBCC .... $\frac{1}{2}$

Das Resultat ist also, dass eine gleiche Anzahl von Homozygoten und Monoheterozygoten entsteht.

b. Es sind eine Homozygote und eine Diheterozygote.

Beispiel.P-Generation AABBCC .... AaBbCC ....
Gameten ABC .. ABC .., AbC .., aBC .. und abC ..
F_1-Generation AABBCC .... $\frac{1}{4}$
AABbCC .... $\frac{1}{4}$
AaBBCC .... $\frac{1}{4}$
AaBbCC..... $\frac{1}{4}$

Das Resultat ist also, dass entstanden sind $\frac{1}{4}$ Homozygoten, $\frac{1}{2}$ Monoheterozygoten und $\frac{1}{4}$ Diheterozygoten.

c. Es sind eine Homozygote und eine Triheterozygote.

Beispiel.P-Generation AABBCC .... AaBbCc ....
Gameten ABC .. ABC .., aBC .., ABc .., aBc ..,
AbC .., abC .., Abc .. und abc ..

F_1-Generation	AABBCC	.... $^1/_8$
	AABBCc	.... $^1/_8$
	ABBbCC	.... $^1/_8$
	AABbCc	..... $^1/_8$
	AaBBCC	.... $^1/_8$
	AaBBCc	..... $^1/_8$
	AaBbCC	..... $^1/_8$
	AaBbCc	..... $^1/_8$

Das Resultat ist also, dass die F_1-Generation besteht aus $\frac{1}{8}$ Homozygoten, $\frac{3}{8}$ Monoheterozygoten, $\frac{3}{8}$ Diheterozygoten und $\frac{1}{8}$ Triheterozygoten.

d. Es sind eine Homozygote und eine Poly-(*n*-) Heterozygote.

Jetzt ist das Resultat, dass die F_1-Generation besteht aus $(\frac{1}{2})^n$ Homozygoten, also aus $1-(\frac{1}{2})^n$ Heterozygoten.

Zusammenfassung der Resultate für die F_1-Generation.

Es zeigt sich, dass die F_1-Generation besteht aus:

A. Einer bestimmten homozygotischen Linie, wenn 2 isogene Homozygoten einander befruchten.

B. Einer bestimmten heterozygotischen Linie, wenn 2 nicht isogene Homozygoten einander befruchten.

C. Einer gleichen Anzahl Homo- und Heterozygoten, wenn 2 isogene Monoheterozygoten oder eine Homozygote und eine Monoheterozygote einander befruchten.

D. Homozygoten $\frac{1}{4}$, Heterozygoten $\frac{3}{4}$, wenn 2 isogene Diheterozygoten oder eine Homozygote und eine Diheterozygote oder 2 nicht isogene Monoheterozygoten einander befruchten.

E. Homozygoten $\frac{1}{8}$, Heterozygoten $\frac{7}{8}$, wenn 2 isogene Triheterozygoten oder eine Homozygote und ,eine Triheterozygote oder eine Mono- und eine Diheterozygote oder 2 nicht isogene Diheterozygoten einander befruchten.

F. Homozygoten $(\frac{1}{2})^n$, Heterozygoten $1-(\frac{1}{2})^n$, wenn 2 isogene *n*-Heterozygoten oder eine Monoheterozygote und eine *(n-1)* Heterozygote oder eine Diheterozygote und eine

(n-2) Heterozygote u.s.w. . . . . oder zwei (n-1) Heterozygoten oder eine Homozygote und eine n-Heterozygote einander befruchten.

Alle genannten Fälle können in der Natur innerhalb des beschränkten Gebietes einer Art vorkommen.

Nehmen wir jetzt ein bestimmtes Individuum, so kann das homozygotisch oder heterozygotisch sein.

Ist es eine Homozygote, dann werden also alle daraus entstehenden Pflanzen, welche durch Selbstbestäubung, durch Bestäubung mit Blütenstaub einer andern Blüte derselber Pflanze (Stockbestäubung, Geitonogamie), durch ungeschlechtliche Fortpflanzung oder durch Bestäubung mit Pollen einer isogenen Pflanze, entstehen, isogen sein mit der Mutterpflanze.

Wird die Homozygote bestäubt mit Pollen einer andern nicht-isogenen homozygotischen Pflanze, dann entsteht eine Heterozygote (Fall 2). Wird sie aber bestäubt mit Pollen einer heterozygotischen Pflanze, dann ist die Anzahl Homozygoten $(\frac{1}{2})^n$, wenn es eine n-heterozygotische Pflanze war, welche den Pollen lieferte (Fall 5).

Ist es eine n-heterozygotische Pflanze, dann werden von allen Pflanzen, welche durch Selbst-, durch Stockbestäubung, durch Befruchtung einer isogenen Pflanze entstehen, $(\frac{1}{2})^n$ Homozygoten und 1-$(\frac{1}{2})^n$ Heterozygoten sein (Fall 3).

Pflanzt sich die Pflanze ungeschlechtlich fort, dann sind die Nachkommen isogen mit der Mutterpflanze.

Wird die Pflanze bestäubt mit Pollen einer andern, sei es eine homozygotische oder eine nicht isogene heterozygotische Pflanze, dann ist die Zahl der entstehenden Homozygoten höchstens die Hälfte, doch meistens viel geringer, namentlich wenn die Zahl der ungleichen Genenpaare gross ist.

Selbst- und Kreuzbefruchtung. In früherer Zeit wurde unter Selbstbestäubung nur Bestäubung durch Pollen derselben Blüte verstanden und wurden alle anderen Arten der Bestäubung zusammengefasst unter den Namen Kreuzbestäubung (Allogamie).

Wohl behandelt man in den letzten Jahren in den Arbeiten über Blütenbiologie die Stockbestäubung (Geitonogamie) als besonderes Kapitel, doch dies geschieht meiner Meinung nach grössenteils unter den Einflusz unsrer gegenwärtigen Ansichten über die Vererbungsgesetze.

Es geht aus Obengesagtem hervor, dass der Erfolg der Stockbestäubung dem der Selbstbestäubung ganz ähnlich ist; auch ergiebt sich, dass echte Kreuzbestäubung zwischen isogenen Pflanzen der Selbstbestäubung gleichgesetzt werden muss.

Die Begriffe Selbst- und Kreuzbestäubung sind also nicht im Stande zu bestimmen, wie die Konstitution der Nachkommenschaft sein wird. Es gibt nur einen Fall, wo man ohne Weiteres gewiss sein kann, dass die Nachkommenschaft isogen sein wird mit der Mutterpflanze, nämlich wenn sie ungeschlechtlich daraus entstanden ist (es sei dann, dass eine Knospenvariation stattgefunden hat).

Anstatt bei der Fortpflanzung Selbst- und Kreuzbestäubung in den Vordergrund zu schieben und diese als Grundlagen zu nehmen um zu eruieren, welche die Konstitution der Nachkommen sein wird, ist es eher angebracht, die folgenden Fälle zu unterscheiden:

1. Die Nachkommenschaft ist in ihrer Konstitution ganz den Eltern gleich.

a. Bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung, sowohl bei Homo- als bei Heterozygoten.

b. Bei Befruchtung von 2 isogenen Homozygoten (also bei Selbst- und Stockbestäubung von einem Homozygoten, bei Bestäubung von 2 willkürlichen isogenen Homozygoten).

2. Die Nachkommenschaft ist zum Teil oder ganz den Eltern in der Konstitution ungleich.

a. Bei Befruchtung von 2 nicht-isogenen Homozygoten.

b. Bei Befruchtung von Homo- und Heterozygoten oder von Heterozygoten wechselseitig.

Nachkommen einer Population. Bis jetzt haben wir nur die Nachkommenschaft einer Pflanze betrachtet, nun werden wir untersuchen, wie diese sein wird, wenn eine Anzahl Pflanzen derselben Art dicht oder relativ dicht bei einander stehen (eine Population formen) und diese sich geschlechtlich, bei ausdauernden Pflanzen auch ungeschlechtlich, fortpflanzen. Es wird sich ergeben, dass über die Konstitution dieser Nachkommenschaft durch Berechnung etwas zu sagen ist. Bevor wir aber mit diesen Berechnungen anfangen, werden wir erst die Hypothese voranschicken, welche genügt zur Erklärung der auf dem Gebiete der Befruchtung genommenen Versuche. Sie lautet:

Homozygoten sind nicht alle gleich kräftig, Heterozygoten eben sowenig, doch sind die letzteren im allgemeinen kräftiger als die Homozygoten.

Die Individuen aber, welche den stärksten Grad der Heterozygotie haben sind am kräftigsten.

Bei den Berechnungen werden wir folgende 2 Hauptfälle unterscheiden:

I. Die Population besteht aus Selbstbestäubern, d.h. die geschlechtliche Fortpflanzung geschieht nur dadurch, dass Pollen derselben Blüte auf die Narbe gebracht wird.

Wir werden, um so viel als möglich die Sache im allgemeinen zu behandeln, voraussetzen, dass die Population besteht aus Pflanzen von allen in diesem Falle möglichen Konstitutionen.

a. Die Pflanzen sind nur höchstens in einem Genenpaare verschieden. Sie können also sein: AABBCC . . . . ., AaBBCC . . . . . und aaBBCC . . . .

Die Berechnungen von H. S. Jennings lehren uns, dass nach *n* Generationen die Zahl der Homozygoten ist

$\frac{2^n - 2}{2^n} = 1 - (\frac{1}{2})^{n-1}$. Dies geht, wenn n eine grosse Zahl ist, praktisch darauf hinaus, dass es nur Homozygoten gibt.

b. Die Pflanzen der Population sind höchstens in 2 Genenpaaren verschieden. Jetzt ist die Zahl der Homozygoten $\{1 - (\frac{1}{2})^{n-1}\}^2$.

c. Die Pflanzen der Population sind in k Genenpaaren verschieden. Die Zahl der Homozygoten ist jetzt nach n Generationen $\{1 - (\frac{1}{2})^{n-1}\}^k$.

Wir sehen also, dass in allen Fällen, wo Selbstbestäubung stattfindet, nach Ablauf einer grossen Anzahl Generationen, praktisch gesagt, die Population nur aus Homozygoten besteht.

Es folgt aber noch nicht daraus, dass eine solche Population auch isogen geworden ist. Dies ist nur der Fall, wenn die Population ursprünglich nur bestand aus isogenen Homozygoten. In jedem andern Falle wird sie bestehen aus so vielen Arten Homozygoten als möglich ist bei einer bestimmten Zahl verschiedener Genenpaare.

Sind die Pflanzen z.B. verschieden in 3 Genenpaaren, dann besteht die Population aus AABBCCDD . . . ., AABBccDD . . . ., AAbbCCDD . . . ., AAbbccDD . . . ., aaBBCCDD . . . ., aaBBccDD . . . ., aabbCCDD . . . . und aabbccDD . . . ., also aus $(2)^3$ homozygotischen Linien, oder bei k verschiedenen Genenpaaren aus $(2)^k$ homozygotischen Linien.

Eine homozygotische Linie ist, was Johannsen eine „reine Linie" nennt. Er erhielt diese, ausgehend von einem Individuum bei Pflanzen, wobei, wie bei Erbsen und Bohnen, Selbstbestäubung Regel ist, durch fortwährende Selbstbestäubung.

Unwillkürlich kommt man auf den Gedanken, dass die sogenannten „kleine Arten" von *Erophila verna* (eine selbstbestäubende Pflanze) von Jordan, auch als Representanten von verschiedenen homozygotischen Linien zu betrachten sind, es müsste denn sein, dass sie, wie Rosen (Berichte der Deutschen Bot. Ges. XXVII. 243—250) wahrscheinlich macht, als Bastarde betrachtet werden müssen.

Bei einer Pflanzenart, welche sich fortwährend befruchtet durch Selbstbestäubung, besteht die Population aus verschiedenen homozygotischen Linien (oder wie Johannsen sagt, aus verschiedenen reinen Linien).

Wir wollen jetzt sehen, was die Versuche, insoweit Selbstbestäubung in Betracht kommt, uns lehren.

Zuvor aber noch die Bemerkung, dass sich später ergeben wird, dass bei Kreuzbestäubung die Pflanzen zum grössten Teile Heterozygoten sind.

Die Versuche basieren fast ausschliesslich auf *Zea Mays* (Mais) und sind durch Shull und East ausgeführt worden.

Mais ist eine Pflanze, welche in der freien Natur fast immer durch Fremdbestäubung sich fortpflanzt und beide Untersucher haben sie während einer Reihe von Generationen durch Selbstbestäubung vermehrt. Shull fand, dass, während in gewöhnlichen Umständen der mittlere Ertrag 80 Bushels pro Acre an Körnern war, er durch Inzucht eine Reihe von Biotypen isolierte, die alle viel weniger leisteten. East fand diesbezüglich Erträge von 25,4 und 41,3 Bushels.

Wir wissen jetzt, dass die ursprüngliche Generation, von welcher wir ausgingen, hauptsächlich aus Heterozygoten bestand, doch dass durch Selbstbestäubung homozygotische Linien entstanden sind.

Die Versuche lehren also:

1. dass die Heterozygoten im allgemeinen kräftiger sind als die Homozygoten (hierüber später mehr).

2. dass die homozygotischen Linien nicht alle gleich kräftig sind.

Auch haben East und Hayes Experimente gemacht mit *Nicotiana*-Arten (*Nicotiana*-Arten vermehren sich gewöhnlich durch Selbstbestäubung) und dabei isolierten sie bei Selbstbestäubung schwache Biotypen, welche, wenn auf dieselbe Weise fortgepflanzt, schwach blieben.

Der behandelte Fall, dass die Pflanzen sich ausschliesslich (oder fast ausschliesslich) durch Selbstbestäubung fortpflanzen, kommt in der Natur auch vor. Als Beispiele nennen wir nur Pflanzen mit kleistogamen Blüten, verschiedene *Papilionaceae*, z.B. *Erbse* und *Bohne*, weiter *Nicotiana*-Arten und weiter eine Anzahl von Pflanzen mit kleinen Blüten, welche nicht durch die Zusammenfügung zu grossen, kolorirten Blütenständen auffallen.

In jenen Fällen besteht also, jedenfalls theoretisch, die Population aus so vielen homozygotischen Linien als möglich ist bei einer Zahl verschiedener Genenpaare in den Individuen.

In Wirklichkeit wird es aber wohl anders sein. Wir sahen doch, dass es unter den homozygotischen Linien einige mit kräftigen, andere mit schwächeren Individuen gibt und jetzt wird die Selektion, Konkurrenz u.s.w. die Individuen der schwächeren Linien hindern an ihrer Entwicklung und diese werden aussterben oder jedenfalls zurückgedrängt werden und nur die kräftigsten homozygotischen Linien werden übrig bleiben.

Wir kommen also zum folgenden Resultate:

Eine Pflanzenart, welche sich nur durch Selbstbestäubung vermehrt, wird eine Population entstehen lassen, welche nur aus den kräftigsten homozygotischen Linien besteht.

Ueber Stockbestäubung, welche, wie wir wissen, dasselbe Resultat hat wie die Selbstbestäubung, ist hier nicht gesprochen worden, weil sie in der Natur, als ausschliessliche Fortpflanzungsweise, wohl nicht vorkommt. Sie geht immer zusammen mit echter Kreuzbestäubung. d.h. mit dem Uebergehen von Pollen von anderen Pflanzen.

Stock- und Kreuzbestäubung. Jetzt erst einige Worte über das Verhalten der Stock- und Kreuzbestäubung zu einander.

Darwin und seine 2 bedeutendsten Mitarbeiter bei der Begründung der Blütenbiologie: Delpino und Hildebrand glaubten annehmen zu müssen, dass Stockbestäubung nicht so vorteilhaft sei wie Kreuzbestäubung, aber doch besser als Selbstbestäubung und diese Regel ist denn auch in den meisten blütenbiologischen Arbeiten als so gut wie feststehend angenommen worden. Darwin selbst hat aber später in seinem, in 1876 erschienenem Buche „The effects of cross- and self-fertilisation in the vegetable kingdom" Versuche bekannt gemacht, woraus sich ergab, dass die Nachkommen aus einer Stockbefruchtung denjenigen aus einer Selbstbefruchtung entstandenen nicht überlegen sind und dies reimt sich auch ganz mit den Grundlagen der Erblichkeitslehre.

Wenn also in den blütenbiologischen Werken manchmal eine scharfe Trennung gemacht wird zwischen Selbst- und Kreuzbestäubung und unter Kreuzbestäubung sowohl Stockbestäubung (Geitonogamie) als Bestäubung mit Pollen von andern Individuen (Xenogamie) verstanden wird, so ergibt sich also, dass diese Verteilung nicht in Uebereinstimmung ist mit den Resultaten der Versuche und ebenfalls nicht mit dem, was die Erblichkeitslehre uns lehrt. Die Ergebnisse der Geitonogamie sind doch ganz dieselben wie die der Selbstbestäubung und daneben, oder besser demgegenüber, stehen die der Xenogamie.

Geitonogamie wird zu Stande gebracht durch den Wind, durch Insekten, durch das sich Anschmiegen belegungsfähiger Narben an die pollenbedeckten Antheren von Nachbarblüten und durch Pollenfall, Xenogamie aber nur durch den Wind und durch die Insekten (die wenigen Fälle, dass Wasser oder Vögel Xenogamie zu Stande bringen, betrachten wir hier nicht näher).

Wind und Insekten können also sowohl Geitonogamie wie Xenogamie zu Stande bringen und es ist jetzt für uns von grossem Belang zu wissen, ob Wind und Insekten mehr für die eine oder für die andere sorgen.

In Betreff des Windes kann man ruhig voraussetzen, dass die Wahrscheinlichkeit, dass der Pollen von Nachbarpflanzen herüber gebracht wird, grösser ist als die, dass er andere Blüten derselben Pflanze erreicht. Doch kommt Buchenau bei seinen ausführlichen Beobachtungen über die *Juncaceae*, die alle protogynisch sind, zu dem Schluss, dass bei diesen windblütigen Pflanzen fast nur Selbst- oder Stockbestäubung stattfindet.

In Betreff der Insektenbestäubung ist es bekannt, dass ein Insekt in der Regel nicht jedesmal nur eine Blüte einer Pflanze besucht, um dann auf eine Blüte einer andern Pflanze über zu gehen, sondern dass es hinter einander die verschiedenen Blüten eines Blütenstandes besucht um dann über zu gehen auf andere Blütenstände derselben Pflanze. Erst, nachdem es die meisten Blüten besucht hat, pflegt das Insekt auf eine andere Pflanze derselben Art oder auf einer ganz anderen Art überzugehen.

Die Insekten führen also mehr Stock- als echte Kreuzbestäubung herbei (natürlich ist die Wahrscheinlichkeit für echte Kreuzbestäubung grösser bei Pflanzen, die nur eine oder wenige Blüten tragen, dagegen ist aber auch wieder einzuwenden, dass das Uebergehen auf andere Pflanzen der Selbstbestäubung gleich kommt, wenn die Nachbarpflanzen ungeschlechtlich von der andern abstammen).

Das Resultat, wozu wir also kommen, ist, dass bei denjenigen Pflanzen, deren Blüten so eingerichtet sind, dass sie nur oder fast nur durch Pollen von anderen Blüten bestäubt werden können (einhäusige, dichogame und herkogame Pflanzen) in der Regel viel mehr Stock- als echte Kreuzbestäubung stattfinden wird.

Bei zweihäusigen Pflanzen kann natürlich nur Kreuzbestäubung geschehen und weiter wird diese noch am meisten vorkommen bei Pflanzen, die nur eine oder wenige Blüten haben, oder wo Windbestäubung stattfindet. Dagegen komt fast nur Stockbestäubung vor bei vielblütigen Pflanzen mit kleinen Blüten, die vereinigt sind zu dicht auf einander stehenden grossen Blütenständen (*Compositae, Umbelliferae*).

Gesetzt auch, dass Darwin's Annahme meist zutrifft, dass, wo eine Narbe Pollen empfängt von derselben und auch von einer andern Pflanze; letztere überwiegend wirkt, so darf dabei nicht verschwiegen werden, dass Gaertner zum entgegengesetzten Resultate kommt und dass es, auch wenn Darwin Recht hätte, doch ohne wesentlichen Einfluss auf die folgende Regel wäre:

Bei Pflanzen, deren Blüten grössenteils angewiesen sind auf Fremdbestäubung ist grosse Wahrscheinlichkeit, das viel des empfangenen Pollens in Konstitution übereinkommt mit dem derselben Blüte.

II. Die Population besteht aus Pflanzen, deren Blüten nur oder fast nur befruchtet werden durch Pollen aus anderen Blüten.

Hier sei noch besonders bemerkt, dass wo weiter im Text das Wort Stockbestäubung erwähnt wird, in diesem Begriff eingeschlossen ist auch die eventuelle Selbstbestäubung und die Bestäubung mit Pollen von Pflanzen, welche ungeschlechtlich von der anderen abstammen.

Wir werden jetzt bei unsern Berechnungen voraussetzen, dass x Stockbestäubungen gegen y Kreuzbestäubungen stattfinden, so dass der $\frac{x}{x+y}^{\text{te}}$ Teil der Bestäubungen Stock-, der $\frac{y}{x+y}^{\text{te}}$ Teil Kreuzbestäubungen sind.

Da wir die Zusammensetzung der Population, in Betreff der Konstitution ihrer Glieder, nicht kennen und also nicht wissen wieviel Exemplare von jeder möglichen Konstitution da sind, kennen wir auch nicht das Verhältniss, womit der Pollen von Pflanzen der verschiedenen Konstitutionen an der Bestäubung teilnimmt.

Wir werden bei unsern Berechnungen aber voraussetzen, dass Pflanzen von jeder möglichen Konstitution in gleichem Verhältniss beitragen zur Kreuzbestäubung und dies, weil die Berechnungen bei der vermutlich sich der Wirklichkeit mehr annähernden Annahme, dass ein bestimmtes Individuum gleiche Wahrscheinlichkeit hat durch jedes der anderen Individuen bestäubt zu werden allzu zusammengesetzt werden (Herr Bone hat im Anhang gezeigt, dass wenigstens wenn die Pflanzen nur in einem Genenpaare unterschieden sind, die Resultate in beiden Fällen dieselben sind).

a. Die Pflanzen der Population sind nur in einem Genenpaare verschieden. Sie können also sein AABBCC . . . ., AaBBCC . . . . und aaBBCC . . . .

Wir werden weiter nur die gleichen Genenpaare weglassen und die Population also beschreiben als bestehend aus

AA, Aa und aa.

Fall 1. Die Pflanzen AA werden bestäubt von x Stock- gegen y Kreuzbestäubungen, die letzteren finden also zum dritten Teil durch AA, zum dritten Teil durch Aa, zum dritten Teil durch aa statt.

Das Ergebniss der x Stockbestäubungen ist, dass in der F_1-Generation vorkommen $\frac{x}{x+y}$ AA Pflanzen.

Das Ergebniss der y Kreuzbestäubungen ist folgendes

$\frac{1}{3}$ AA durch AA bestäubt, gibt $\frac{1}{3}$ AA

$\frac{1}{3}$ AA durch Aa bestäubt, gibt $\frac{1}{6}$ AA und $\frac{1}{6}$ Aa.

$\frac{1}{3}$ AA durch aa bestäubt, gibt $\frac{1}{3}$ Aa.

Die y Kreuzbestäubungen geben also $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}$ AA

und $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}$ Aa

Die F_1-Generation besteht also aus

$$AA: \frac{x}{x+y} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2} = \qquad Aa: \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2} =$$

$$= \frac{2x+y}{2(x+y)} = p \qquad = \frac{y}{2(x+y)} = q$$

$$p + q \text{ ist also } = 1.$$

Nennen wir die Anzahl AA in der F_1-Generation p, die Anzahl Aa q, dann müssen wir jetzt die F_2-Generation feststellen.

Das Resultat der Stockbestäubungen ist für AA

$$\frac{x}{x+y} \times p \text{ AA}.$$

Das Resultat der Stockbestäubungen ist für Aa

$$\frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4} q \text{ AA}, \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{2} q \text{ Aa und } \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4} q \text{ aa}.$$

Das Resultat der Kreuzbestäubungen ist für die

$$\frac{y}{x+y} \times p \text{ AA}$$

$\frac{1}{3}$ der AA werden bestäubt durch AA und geben $\frac{1}{3}$ AA.
$\frac{1}{3}$ der AA werden bestäubt durch Aa und geben $\frac{1}{6}$ AA und $\frac{1}{6}$ Aa.
$\frac{1}{3}$ der AA werden bestäubt durch aa und geben $\frac{1}{3}$ Aa

also zusammen $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p$ AA und $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p$ Aa.

Das Resultat der Kreuzbestäubungen ist für die

$$\frac{y}{x+y} \times q \text{ Aa}$$

$\frac{1}{3}$ der Aa werden bestäubt durch AA und geben $\frac{1}{6}$ AA und $\frac{1}{6}$ Aa.

$\frac{1}{3}$ der Aa werden bestäubt durch Aa und geben $\frac{1}{12}$ AA, $\frac{1}{6}$ Aa und $\frac{1}{12}$ aa.

$\frac{1}{3}$ der Aa werden bestäubt durch aa und geben $\frac{1}{6}$ Aa und $\frac{1}{6}$ aa also zusammen $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}q$ AA, $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}q$ Aa und $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}q$ aa.

Die F_2-Generation besteht also aus

$$AA: \frac{x}{x+y} \times p + \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}p + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q =$$
$$= \frac{2x+y}{2(x+y)} \times p + \tfrac{1}{4}q = p_1.$$
$$Aa: \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{2}q + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}p + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}q =$$
$$= \frac{x}{2(x+y)} \times q + \frac{y}{2(x+y)} = q_1.$$
$$aa: \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q = \tfrac{1}{4}q = r_1$$

$p_1 + q_1 + r_1$ ist also $= 1$.

Und jetzt die F_3-Generation.

Das Resultat der Stockbestäubungen ist für

$$AA: \frac{x}{x+y} \times p_1 \text{ AA},$$

für Aa: $\frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q_1$ AA, $\frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{2}q_1$ Aa und $\frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q_1$ aa.

für aa : $\frac{x}{x+y} \times r_1$ aa.

Das Resultat der Kreuzbestäubungen ist für

AA : $\frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}p_1$ AA und $\frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}p_1$ Aa.

Aa : $\frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q_1$ AA, $\frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}q_1$ Aa und $\frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q_1$ aa.

aa : $\frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}\, r_1$ Aa und $\frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}r_1$ aa.

Die F_3-Generation besteht also aus

$$AA: \frac{x}{x+y} \times p_1 + \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q_1 + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}p_1 + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4}q_1 =$$
$$\frac{2x+y}{2(x+y)} \times p_1 + \tfrac{1}{4}q_1 = p_2.$$
$$Aa: \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{2}q_1 + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}p_1 + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}q_1 + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}r_1 =$$
$$\frac{x}{2(x+y)} \times q_1 + \frac{y}{2(x+y)} = q_2.$$

aa : $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4}q_1 + \frac{x}{x+y} \times r_1 + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}q_1 + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}r_1 =$

$$\frac{2x+y}{2(x+y)} \times r_1 + \frac{1}{4}q_1 = r_2.$$

Kommen wir jetzt zur F_4-Generation, dann haben wir um die Anzahl AA, Aa und aa zu wissen, nur p_1, q_1 und r_1 aus der F_3-Generation zu vertauschen mit p_2, q_2 und r_2. Da wir nur das Verhältnis zwischen der Anzahl Homo- und Heterozygoten zu wissen brauchen, bestimmen wir nur die Anzahl Aa und kennen die Anzahl der Heterozygoten. Die Zahl der Homozygoten ergiebt sich dann durch Subtraction dieser Anzahl von 1.

In der F_4-Generation ist die Anzahl Aa =

$$\frac{x}{2(x+y)} \times q_2 + \frac{y}{2(x+y)} =$$

$$= \frac{x}{2(x+y)} \left\{ \frac{x}{2(x+y)} \times q_1 + \frac{y}{2(x+y)} \right\} + \frac{y}{2(x+y)} =$$

$$\frac{x^2}{4(x+y)^2} \times q_1 + \frac{xy}{4(x+y)^2} + \frac{y}{2(x+y)} =$$

$$= \frac{x^2}{4(x+y)^2} \left\{ \frac{x}{2(x+y)} \times q + \frac{y}{2(x+y)} \right\} + \frac{xy}{4(x+y)^2} + \frac{y}{2(x+y)} =$$

$$= \frac{x^3}{8(x+y)^3} \times q + \frac{x^2y}{8(x+y)^3} + \frac{xy}{4(x+y)^2} + \frac{y}{2(x+y)} = q_3$$

und da $q = \frac{y}{2(x+y)}$ ist, ist die Anzahl Aa = $\frac{x^3y}{16(x+y)^4} +$ $+ \frac{x^2y}{8(x+y)^3} + \frac{xy}{4(x+y)^2} + \frac{y}{2(x+y)}$.

In der F_n-Generation wird also die Anzahl Aa sein:

$$q_{n-1} = \frac{x^{n-1}y}{2^n(x+y)^n} + \frac{x^{n-2}y}{2^{n-1}(x+y)^{n-1}} + \ldots + \frac{xy}{4(x+y)^2} + \frac{y}{2(x+y)}$$

Dies ist eine geometrische Reihe, deren erstes Glied ist $\frac{y}{2(x+y)}$, die Proportion $\frac{x}{2(x+y)}$ und die Anzahl Glieder n.

Die Summe ist also

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

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

So gross ist also die Anzahl der Heterozygoten. Die Anzahl der Homozygoten ist

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

Fall 2. Die Pflanzen Aa werden bestäubt durch x Stock- gegen y Kreuzbestäubungen, die letzteren finden also zum dritten Teil durch AA, zum dritten Teil durch Aa, zum dritten Teil durch aa statt.

Das Ergebniss der x Stockbestäubungen ist, dass in der F_1-Generation vorkommen

$$\frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}\ \text{AA}, \quad \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{2}\ \text{Aa und} \quad \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}\ \text{aa}.$$

Das Ergebniss der y Kreuzbestäubungen ist

$$\frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4}\ \text{AA}, \quad \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2}\ \text{Aa und} \quad \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4}\ \text{aa}.$$

Die F_1-Generation besteht also aus

$$\text{AA:}\ \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4} = \tfrac{1}{4} = p$$

$$\text{Aa:}\ \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{2} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2} = \tfrac{1}{2} = q$$

$$\text{aa:}\ \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4} = \tfrac{1}{4} = p$$

Jetzt ist $2p + q = 1$.

Nennen wir wieder die Anzahl AA der F_1Generation p, die Anzahl Aa q und die Anzahl aa wieder p.

Stellen wir jetzt wieder die F_2-Generation fest.

Das Resultat der Stockbestäubungen ist für AA

$$\frac{x}{x+y} \times p \text{ AA},$$

für Aa $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4} q$ AA, $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{2} q$ Aa und $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4} q$ aa,

für aa $\frac{x}{x+y} \times p$ aa.

Das Resultat der y Kreuzbestäubungen ist

für AA: $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p$ AA und $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p$ Aa.

für Aa: $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}q$ AA, $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}q$ Aa und $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}q$ aa.

für aa: $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p$ Aa und $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p$ aa.

Die F_2-Generation besteht also aus

$$\text{AA: } \frac{x}{x+y} \times p + \frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4}q + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}q =$$

$$= \frac{2x+y}{2(x+y)} \times p + \frac{1}{4}q = p_1$$

$$\text{Aa: } \frac{x}{x+y} \times \frac{1}{2}q + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}q + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p =$$

$$= \frac{x}{2(x+y)} \times q + \frac{y}{2(x+y)} = q_1$$

$$\text{aa: } \frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4}q + \frac{x}{x+y} \times p + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}q + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p =$$

$$= \frac{2x+y}{2(x+y)} \times p + \frac{1}{4}q = p_1$$

Wieder ist $2p_1 + q_1 = 1$.

Jetzt die F_3-Generation.

Das Resultat der Stockbestäubungen ist für AA:

$$\frac{x}{x+y} \times p_1 \text{ AA}.$$

für Aa: $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4}q_1$ AA, $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{2}q_1$ Aa und $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4}q_1$ aa.

fur aa: $\frac{x}{x+y} \times p_1$ aa.

Das Resultat der Kreuzbestäubungen ist für

AA: $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p_1$ AA und $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p_1$ Aa.

Aa; $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}q_1$ AA, $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}q_1$ Aa und $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}q_1$ aa.

aa: $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p_1$ AA und $\frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p_1$ aa.

Die F_3-Generation besteht also aus

$$\text{AA:} \frac{x}{x+y} \times p_1 + \frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4}q_1 + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p_1 + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}q_1 =$$
$$= \frac{2x+y}{2(x+y)} \times p_1 + \frac{1}{4}q_1 = p_2$$

$$\text{Aa:} \frac{x}{x+y} \times \frac{1}{2}q_1 + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p_1 + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}q_1 + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p_1 =$$
$$= \frac{x}{2(x+y)} \times q_1 + \frac{y}{2(x+y)} = q_2$$

$$\text{aa:} \frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4}q_1 + \frac{x}{x+y} \times p_1 + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}q_1 + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}p_1 =$$
$$= \frac{2x+y}{2(x+y)} \times p_1 + \frac{1}{4}q_1 = p_2$$

F_4-Generation.

Um die Anzahl AA, Aa und aa zu wissen, brauchen wir nur p_1 und q_1 aus der F_3-Generation zu vertauschen mit p_2 und q_2.

Auch hier genügt es wieder, dass wir, wie in Fall 1, die Anzahl Aa bestimmen.

Diese Anzahl ist $= \frac{x}{2(x+y)} \times q_2 + \frac{y}{2(x+y)} =$

$$= \frac{x}{2(x+y)} \left\{ \frac{x}{2(x+y)} \times q_1 + \frac{y}{2(x+y)} \right\} + \frac{y}{2(x+y)} =$$

$$= \frac{x^2}{4(x+y)^2} \times q_1 + \frac{xy}{4(x+y)^2} + \frac{y}{2(x+y)} =$$

$$= \frac{x^2}{4(x+y)^2} \left\{ \frac{x}{2(x+y)} \times q + \frac{y}{2(x+y)} \right\} + \frac{xy}{4(x+y)^2} + \frac{y}{2(x+y)} =$$

$$= \frac{x^3}{8(x+y)^3} \times q + \frac{x^2y}{8(x+y)^3} + \frac{xy}{4(x+y)^2} + \frac{y}{2(x+y)} =$$

$$= \frac{x^3}{8(x+y)^3} \times \tfrac{1}{2} + \frac{y}{2(x+y)} \left\{ \frac{x^2}{4(x+y)^2} + \frac{x}{2(x+y)} + 1 \right\} = q_3.$$

In der F_n-Generation wird also die Anzahl Aa sein

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

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

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

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

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

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

So gross ist also die Anzahl der Heterozygoten.
Die Anzahl der Homozygoten is dann

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

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

Fall 3. Die Pflanzen aa werden bestäubt durch x Stock- gegen y Kreuzbestäubungen, die letzteren finden also zum dritten Teil durch AA, zum dritten Teil durch Aa, zum dritten Teil durch aa statt.

Das Resultat wird hier ganz dasselbe sein wie in Fall 1, unter der Voraussetzung, dass wir statt AA aa und statt aa AA stellen. Was die Anzahl Aa betrifft, so wird sie dieselbe sein wie in Fall 1.

Das Resultat der ganzen Berechnung ist also einigermassen verschieden in Fall 2, im Vergleich zu den Fällen 1 und 3.

Wenn aber die Zahl n gross ist, haben in allen Fällen die zweiten Glieder einen Wert, der so klein ist, dass wir ruhig sagen können, dass die Formel für die Zahl der Homozygoten in allen Fällen $\frac{x+y}{x+2y}$ und für die Heterozygoten $\frac{y}{x+2y}$ ist.

Wenn die Pflanzen einer Population, welche nur in einem Genenpaare verschieden sind, in vielen auf einander folgenden Generationen x Stock- und y Kreuzbestäubungen ausgesetzt sind, dann ist schliesslich die Anzahl Homozygoten $\frac{x+y}{x+2y}$, die Anzahl Heterozygoten $\frac{y}{x+2y}$.

b. Die Pflanzen der Population sind verschieden in 2 Genenpaaren.

Sie können also sein AABBCC . . . ., AABbCC . . . ., AAbbCC . . . . ., AaBBCC . . . . ., AaBbCC . . . . ., AabbCC . . . ., aaBBCC . . . ., aaBbCC . . . . und aabbCC . . . .

Auch jetzt werden wir wieder die gleichen Genenpaare weglassen und die Population beschreiben, als bestehend aus

AABB, AABb, AAbb, AaBB, AaBb, Aabb,
aaBB, aaBb, aabb.

Da die Anzahl der in ihrer Konstitution verschiedenen Individuen hier viel grösser ist als bei *a*, werden wir hier

2 Tabellen voranschicken, welche bei den weiteren Berechnungen gebraucht werden können.

I. Tabelle für Selbstbestäubung, wenn 2 Genenpaare verschieden sind.

	AABB	AABb	AAbb	AaBB	AaBb	Aabb	aaBB	aaBb	aabb
AABB	1								
AABb	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$						
AAbb			1						
AaBB	$\frac{1}{4}$			$\frac{1}{2}$			$\frac{1}{4}$		
AaBb	$\frac{1}{16}$	$\frac{2}{16}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{2}{16}$	$\frac{4}{16}$	$\frac{2}{16}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{2}{16}$	$\frac{1}{16}$
Aabb			$\frac{1}{4}$			$\frac{1}{2}$			$\frac{1}{4}$
aaBB							1		
aaBb							$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$
aabb									1

Diese Tabelle zeigt, dass, wenn z.B. AABB durch Selbstbestäubung befruchtet wird, alle entstehenden Pflanzen AABB sind und wenn z.B. AaBb auf dieselbe Weise befruchtet wird, die folgende Generation bestehen wird aus $\frac{1}{16}$ AABB, $\frac{2}{16}$ AABb, $\frac{1}{16}$ AAbb, $\frac{2}{16}$ AaBB, $\frac{4}{16}$ AaBb, $\frac{2}{16}$ Aabb, $\frac{1}{16}$ aaBB, $\frac{2}{16}$ aaBb und $\frac{1}{16}$ aabb.

II. Tabelle für Kreuzbestäubung, wenn 2 Genenpaare verschieden sind.

Diese Tabelle zeigt, dass, wenn z.B. AABB durch Kreuzbestäubung befruchtet wird durch alle Konstitutionen der Population, entstehen werden $\frac{1}{4}$ AABB, $\frac{1}{4}$ AABb, $\frac{1}{4}$ AaBB und $\frac{1}{4}$ AaBb.

	AABB	AABb	AAbb	AaBB	AaBb	Aabb	aaBB	aaBb	aabb
AABB	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$		$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$				
AABb	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$			
AAbb		$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$		$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$			
AaBB	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$		$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$		$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	
AaBb	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{16}$
Aabb		$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$		$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$		$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$
aaBB				$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$		$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	
aaBb				$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$
aabb					$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$		$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$

Wir werden jetzt anfangen zu berechnen, wie die auf einander folgenden Generationen aussehen werden, welche entstehen, wenn AaBb durch x Stock- und y Kreuzbestäubungen befruchtet wird.

F_1-Generation.

AABB $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16} + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{16} = \frac{1}{16} = p$

AABb $\frac{x}{x+y} \times \frac{2}{16} + \frac{y}{x+y} \times \frac{2}{16} = \frac{2}{16} = q$

AAbb $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16} + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{16} = \frac{1}{16} = p$

AaBB $\frac{x}{x+y} \times \frac{2}{16} + \frac{y}{x+y} \times \frac{2}{16} = \frac{2}{16} = q$

AaBb $\frac{x}{x+y} \times \frac{4}{16} + \frac{y}{x+y} \times \frac{4}{16} = \frac{4}{16} = r$

Aabb $\frac{x}{x+y} \times \frac{2}{16} + \frac{y}{x+y} \times \frac{2}{16} = \frac{2}{16} = q$

aaBB $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16} + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{16} = \frac{1}{16} = p$

aaBb $\frac{x}{x+y} \times \frac{2}{16} + \frac{y}{x+y} \times \frac{2}{16} = \frac{2}{16} = q$

aabb $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16} + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{16} = \frac{1}{16} = p$

Die F_1-Generation besteht also aus $\frac{1}{4}$ Homozygoten, $\frac{1}{2}$ Monoheterozygoten und $\frac{1}{4}$ Diheterozygoten.

F_2-Generation.

Selbstbestäubungstabelle.

	AABB	AABb	AAbb	AaBB	AaBb	Aabb	aaBB	aaBb	aabb
AABB	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16}$								
AABb	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$						
AAbb			$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16}$						
AaBB	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$			$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16}$			$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$		
AaBb	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{64}$
Aabb			$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$			$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16}$			$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$
aaBB							$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16}$		
aaBb							$\frac{x}{x \times y} \times \frac{1}{32}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{32}$
aabb									$\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{16}$
Zusammen	$\frac{x}{x+y} \times \frac{9}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{6}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{9}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{6}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{4}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{6}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{9}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{6}{64}$	$\frac{x}{x+y} \times \frac{9}{64}$

Kreuzbestäubungstabelle.

	AABB	AABb	AAbb	AaBB	AaBb	Aabb	aaBB	aaBb	aabb
AABB	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$		$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$				
AABb	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{32}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{32}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$			
AAbb		$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$		$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$			
AaBB	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$		$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{32}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{32}$		$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	
AaBb	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{32}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{32}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{16}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{32}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{32}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$
Aabb		$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$		$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{32}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{32}$		$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$
aaBB				$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$		$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	
aaBb				$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{32}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{32}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$
aabb					$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$		$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{1}{64}$
Zusammen	$\frac{y}{x+y}\times\frac{4}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{8}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{4}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{8}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{16}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{8}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{4}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{8}{64}$	$\frac{y}{x+y}\times\frac{4}{64}$

Die F_2-**Generation** besteht also aus

$$\text{AABB}\ \tfrac{4}{64} + \frac{x}{x+y} \times \tfrac{5}{64}$$

$$\text{AABb}\ \tfrac{6}{64} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{2}{64}$$

$$\text{AAbb}\ \tfrac{4}{64} + \frac{x}{x+y} \times \tfrac{5}{64}$$

$$\text{AaBB}\ \tfrac{6}{64} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{2}{64}$$

$$\text{AaBb}\ \tfrac{4}{64} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{12}{64}$$

$$\text{Aabb}\ \tfrac{6}{64} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{2}{64}$$

$$\text{aaBB}\ \tfrac{4}{64} + \frac{x}{x+y} \times \tfrac{5}{64}$$

$$\text{aaBb}\ \tfrac{6}{64} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{2}{64}$$

$$\text{aabb}\ \tfrac{4}{64} + \frac{x}{x+y} \times \tfrac{5}{64}$$

Hieraus erhellt, dass die 4 Homozygotenarten in der F_1- und F_2-Generation stets in gleicher Anzahl vorkommen; gleichfalls die 4 Monoheterozygoten, während es nur eine Diheterozygotenart giebt.

Nennen wir bei der F_1-Generation die Anzahl AABB p, dann ist dies also auch die Anzahl AAbb, aaBB und aabb. Nennen wir die Anzahl AABb q, dann ist auch die Anzahl AaBB, Aabb und aaBb q. Die Anzahl AaBb nennen wir r, dann ist also $4p + 4q + r = 1$.

Benutzen wir diese p, q und r um die Anzahl jeder Art in der F_2-Generation auszudrücken, dann finden wir

$$\text{AABB:}\ \frac{x}{x+y}(p + \tfrac{1}{2}q + \tfrac{1}{16}r) + \frac{y}{x+y}(\tfrac{1}{4}p + \tfrac{1}{4}q + \tfrac{1}{16}r) =$$

$$= \frac{x}{x+y}(p + \tfrac{1}{2}q + \tfrac{1}{16}r) + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{16} = p_1$$

AABb: $\frac{x}{x+y}(\frac{1}{2}q + \frac{1}{8}r) + \frac{y}{x+y}(\frac{1}{2}p + \frac{1}{2}q + \frac{1}{8}r) =$

$= \frac{x}{x+y}(\frac{1}{2}p + \frac{1}{8}r) + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{8} = q_1$

AAbb: wie AABB.
AaBB: wie AABb.

AaBb: $\frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4}r + \frac{y}{x+y}(p + q + \frac{1}{4}r) =$

$= \frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4}r + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4} = r_1$

Aabb: wie AABb.
aaBB: wie AABB.
aaBb: wie AABb.
aabb: wie AABB.

F_3-Generation.

In der F_3-Generation ist also

$$p_2 = \frac{x}{x+y}(p_1 + \tfrac{1}{2}q_1 + \tfrac{1}{16}r_1) + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{16}$$

$$q_2 = \frac{x}{x+y}(\tfrac{1}{2}q_1 + \tfrac{1}{8}r_1) + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{8}$$

und $r_2 = \frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4}r_1 + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}$.

So wird also nun auch in der F_n-Generation

$$p_{n-1} = \frac{x}{x+y}(p_{n-2} + \tfrac{1}{2}q_{n-2} + \tfrac{1}{16}r_{n-2}) + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{16}$$

$$q_{n-1} = \frac{x}{x+y}(\tfrac{1}{2}q_{n-2} + \tfrac{1}{8}r_{n-2}) + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{8}$$

$r_{n-1} = \frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4}r_{n-2} + \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}$ sein.

Es ist uns darum zu tun, die Anzahl Homozygoten in dieser Generation kennen zu lernen, also $4p_{n-1}$. Man kann aber diese Anzahl auch finden, wenn wir die Anzahl Heterozygoten (also $4q_{n-1} + r_{n-1}$) berechnen und diese Zahl von 1 abziehen. Die letztgenannte Berechnung ist etwas einfacher, deshalb machen wir diese hier.

$$r_{n-1} = \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4} r_{n-2} + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4} =$$

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

$$= \frac{x^2}{4^2(x+y)^2} \times r_{n-3} + \frac{y}{4(x+y)} \left\{ \frac{x}{4(x+y)} + 1 \right\} =$$

$$= \left(\frac{x}{4(x+y)} \right)^2 \left\{ \frac{x}{4(x+y)} \times r_{n-4} + \frac{y}{4(x+y)} \right\} + \frac{y}{4(x+y)} \left\{ \frac{x}{4(x+y)} + 1 \right\} =$$

$$= \left(\frac{x}{4(x+y)} \right)^3 \times r_{n-4} + \frac{y}{4(x+y)} \left\{ \left(\frac{x}{4(x+y)} \right)^2 + \frac{x}{4(x+y)} + 1 \right\}.$$

u. s. w.

$$= \left(\frac{x}{4(x+y)} \right)^{n-1} \times r + \frac{y}{4(x+y)} \left\{ \left(\frac{x}{4(x+y)} \right)^{n-2} + \ldots + \frac{x}{4(x+y)} + 1 \right\} =$$

$$= \left(\frac{x}{4(x+y)} \right)^{n-1} \times r + \frac{y}{4(x+y)} \times \frac{1 - \left(\frac{x}{4(x+y)} \right)^{n-1}}{1 - \frac{x}{4(x+y)}} \text{ und da } r \ \tfrac{1}{4} \text{ ist}$$

$$= \left(\frac{x}{4(x+y)} \right)^{n-1} \times \tfrac{1}{4} + \frac{y}{3x+4y} \times \left\{ 1 - \left(\frac{x}{4(x+y)} \right)^{n-1} \right\} =$$

$$= \frac{y}{3x+4y} + \left(\frac{x}{4(x+y)} \right)^{n-1} \left\{ \tfrac{1}{4} - \frac{y}{3x+4y} \right\} =$$

$$= \frac{y}{3x+4y} + \left(\frac{x}{4(x+y)} \right)^{n-1} \times \frac{3x}{4(3x+4y)}.$$

Berechnen wir jetzt q_{n-1}

$$q_{n-1} = \frac{x}{2(x+y)} \times q_{n-2} + \frac{x}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} r_{n-2} + \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4}$$

und da $q_{n-2} = \frac{x}{2(x+y)} \times q_{n-3} + \frac{x}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} r_{n-3} +$ $+ \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4}$ ist, also $q_{n-1} = \left(\frac{x}{2(x+y)} \right)^2 \times q_{n-3} + \left(\frac{x}{2(x+y)} \right)^2 \times$ $\times \tfrac{1}{4} r_{n-3} + \frac{x}{2(x+y)} \times \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} + \frac{x}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} r_{n-2} +$ $+ \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4}$ und da $q_{n-3} = \frac{x}{2(x+y)} \times q_{n-4} +$ $+ \frac{x}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} r_{n-4} + \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4}$ ist, also

$$q_{n-1} = \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^3 \times q_{n-4} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^3 \times \tfrac{1}{4} r_{n-4} +$$

$$+ \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^2 \times \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^2 \times \tfrac{1}{4} r_{n-3} +$$

$$+ \frac{x}{2(x+y)} \times \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} + \frac{x}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} r_{n-2} + \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} =$$

$$= \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^3 \times q_{n-4} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^3 \times \tfrac{1}{4} r_{n-4} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^2 \times$$

$$\times \tfrac{1}{4} r_{n-3} + \frac{x}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} r_{n-2} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^2 \times \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} +$$

$$+ \frac{x}{2(x+y)} \times \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4} + \frac{y}{2(x+y)} \times \tfrac{1}{4}. \text{ u.s.w.}$$

$$q_{n-1} = \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times q + \frac{x}{8(x+y)} \left\{ \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-2} \times r + \right.$$

$$\left. + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-3} \times r_1 + \ldots\ldots + r_{n-2} \right\} +$$

$$+ \frac{y}{8(x+y)} \left\{ \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-2} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-3} + \ldots + \frac{x}{2(x+y)} + 1 \right\}$$

und da

$$r = \frac{y}{3x+4y} + \frac{3x}{4(3x+4y)},\ r_1 = \frac{y}{3x+4y} + \frac{x}{4(x+y)} \times \frac{3x}{4(3x+4y)},$$

$$r_2 = \frac{y}{3x+4y} + \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^2 \times \frac{3x}{4(3x+4y)}, \ldots\ldots\ldots\ldots$$

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

$$q_{n-1} = \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times q + \frac{x}{8(x+y)} \times \frac{y}{3x+4y} \times$$

$$\left\{ \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-2} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-3} + \ldots + \frac{x}{2(x+y)} + 1 \right\} +$$

$$+ \frac{x}{8(x+y)} \times \frac{3x}{4(3x+4y)} \times \left\{ \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-2} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-2} \times \right.$$

$$\left. \times \tfrac{1}{2} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-2} \times \tfrac{1}{4} + \ldots \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-2} \times (\tfrac{1}{2})^{n-2} \right\} +$$

$$+ \frac{y}{8(x+y)} \left\{ \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-2} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-3} + \ldots + \frac{x}{2(x+y)} + 1 \right\}$$

und da $q = \frac{1}{8}$ ist $q_{n-1} = \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{1}{8} + \frac{x}{8(x+y)} \times \frac{y}{3x+4y} \times$

$$\times \frac{1 - \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1}}{1 - \frac{x}{2(x+y)}} + \frac{x}{8(x+y)} \times \frac{3x}{4(3x+4y)} \times$$

$$\times \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-2} \left\{1 + \tfrac{1}{2} + \ldots (\tfrac{1}{2})^{n-2}\right\} + \frac{y}{8(x+y)} \times$$

$$\times \frac{1 - \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1}}{1 - \frac{x}{2(x+y)}} = \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times \tfrac{1}{8} + \frac{x}{4(x+2y)} \times$$

$$\times \frac{y}{3x+4y} \times \left\{1 - \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1}\right\} + \frac{x}{8(x+y)} \times \frac{3x}{4(3x+4y)} \times$$

$$\times \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-2} \times \left(\frac{1 - (\frac{1}{2})^{n-1}}{1 - \frac{1}{2}}\right) + \frac{y}{4(x+2y)} \times \left\{1 - \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1}\right\} =$$

$$= \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times \tfrac{1}{8} + \frac{x}{4(x+2y)} \times \frac{y}{3x+4y} - \frac{x}{4(x+2y)} \times$$

$$\times \frac{y}{3x+4y} \times \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} + \tfrac{1}{2} \times \frac{3x}{4(3x+4y)} \times \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} -$$

$$- \tfrac{1}{2} \times \frac{3x}{4(3x+4y)} \times \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times (\tfrac{1}{2})^{n-1} +$$

$$+ \frac{y}{4(x+2y)} - \frac{y}{4(x+2y)} \times \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} =$$

$$= \frac{xy}{4(x+2y)(3x+4y)} + \frac{y}{4(x+2y)} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1}$$

$$\left\{\tfrac{1}{8} - \frac{xy}{4(x+2y)(3x+4y)} + \tfrac{1}{2} \times \frac{3x}{4(3x+4y)} -\right.$$

$$\left. - \tfrac{1}{2} \times \frac{3x}{4(3x+4y)} \times (\tfrac{1}{2})^{n-1} - \frac{y}{4(x+2y)}\right\} =$$

$$= \frac{xy + 3xy + 4y^2}{4(x+2y)(3x+4y)} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times$$

$$\times \left\{\frac{3x^2+10xy+8y^2-2xy+3x^2+6xy-6xy-8y^2-3x(x+2y)(\frac{1}{2})^{n-1}}{8(x+2y)(3x+4y)}\right\} =$$

$$= \frac{y(x+y)}{(x+2y)(3x+4y)} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{6x^2+8xy}{8(x+2y)(3x+4y)} -$$

$$- \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{3x}{8(3x+4y)} \times (\tfrac{1}{2})^{n-1} =$$

$$= \frac{y(x+y)}{(x+2y)(3x+4y)} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{x}{4(x+2y)} -$$

$$- \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{3x}{8(3x+4y)}.$$

Also ist

$$4q_{n-1} = \frac{4y(x+y)}{(x+2y)(3x+4y)} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{x}{x+2y} - \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{3x}{2(3x+4y)}$$

$$r_{n-1} = \frac{y}{3x+4y} \qquad\qquad + \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{3x}{4(3x+4y)}$$

$$4q_{n-1} + r_{n-1} = \frac{y(5x+6y)}{(x+2y)(3x+4y)} + \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{x}{x+2y} - \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{3x}{4(3x+4y)}$$

also $4p_{n-1} = 1 - (4q_{n-1} + r_{n-1})$

$$4p_{n-1} = \frac{(3x+2y)(x+y)}{(x+2y)(3x+4y)} - \left(\frac{x}{2(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{x}{x+2y} +$$

$$+ \left(\frac{x}{4(x+y)}\right)^{n-1} \times \frac{3x}{4(3x+4y)}.$$

So gross ist also die Anzahl Homozygoten.

Ist n eine einigermassen grosse Zahl, dann sind die letzten 2 Glieder so klein, dass sie keinen Einfluss haben. Wir können also sagen, dass die Anzahl der Homozygoten ist:

$$\frac{(x+y)}{(x+2y)} \times \frac{(3x+2y)}{(3x+4y)}$$

und die Anzahl der Heterozygoten:

$$\frac{y}{(x+2y)} \times \frac{(5x+6y)}{(3x+4y)}$$

Wir sind hierbei ausgegangen von den Pflanzen AaBb. Genau genommen, müssten wir auch dieselben Berechnungen machen, wenn wir ausgingen von Pflanzen anderer Konstitutionen, aber dies ist überflüssig, denn wo die Pflanzen nur in 1 Genenpaar verschieden sind, hat sich ergeben, dass das Resultat ganz dasselbe ist, ob man von der einen oder einer anderen Konstitution ausgeht und das wird auch hier wohl der Fall sein.

Wir kommen also zur folgenden Regel:—

Wenn die Pflanzen einer Population, die in 2 Genenpaaren verschieden sind, in vielen auf einander folgenden Generationen x Stock- und y Kreuzbestäubungen durch alle andere Pflanzen ausgesetzt sind, ist die Anzahl Homozygoten $\frac{x+y}{x+2y} \times \frac{3x+2y}{3x+4y}$ und die Anzahl Heterozygoten $\frac{y}{x+2y} \times \frac{5x+6y}{3x+4y}$.

Nach vielen Generationen war die Anzahl Homozygoten bei Pflanzen, welche nur in einem Genenpaare verschieden sind, $\frac{x+y}{x+2y}$; bei Pflanzen, welche in 2 Genenpaaren differieren, beläuft sich die Anzahl auf $\frac{x+y}{x+2y} \times \frac{3x+2y}{3x+4y}$, ist also kleiner.

Da die Berechnung bei Pflanzen, welche in 3 Genenpaaren verschieden sind, allzu kompliciert wird, werden wir hier das Resultat der im Anhang gegebenen mathematischen Entwicklung geben. Es zeigt sich, dass in diesem Falle die Anzahl Homozygoten ist

$$\frac{(x+y)}{(x+2y)} \times \frac{21x^2+28xy+8y^2}{(3x+4y)(7x+8y)}.$$

Die Anzahl Homozygoten beläuft sich also nach einer grossen Anzahl Generationen

	Bei einem Genenpaare Differenz.	Bei 2 Genenpaaren Differenz.	Bei 3 Genenpaaren Differenz.
Nach nur Selbstbestäubung $x = 1$ $y = 0$	1	1	1
Nach 20 Stockbestäubungen gegen 1 Kreuzbestäubung $x = \frac{20}{21}$ $y = \frac{1}{21}$	0,955	0,925	0,904
Nach 1 Stockbestäubung gegen 1 Kreuzbestäubung $x = \frac{1}{2}$ $y = \frac{1}{2}$	0,667	0,476	0,362
Nach nur Kreuzbestäubung $x = 0$ $y = 1$	0,500	0,250	0,125

Echte Kreuzbestäubung. Für unsere weiteren Folgerungen müssen wir auch wissen, wie die Population aussehen wird bei ausschliesslich echter Kreuzbestäubung. Aus obenstehender Tabelle ergibt sich, dass nach einer grossen Anzahl Generationen bei einem Genenpaare Differenz die Zahl der Homozygoten $\frac{1}{2}$ ist, bei 2 und 3 Genenpaaren Differenz resp. $\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{8}$ und hieraus folgt, dass bei k verschiedenen Genenpaaren die Zahl der Homozygoten $(\frac{1}{2})^k$ sein wird, also sehr klein, wenn k ziemlich gross ist.

Versuche über Stock- und Kreuzbestäubung. Jetzt werden wir untersuchen, ob die Ergebnisse der Versuche über Stock- und Kreuzbestäubung im Zusammenhang mit unsern Berechnungen uns auch noch etwas mehr lehren können über Homo- und Heterozygoten.

Es sind wieder hauptsachlich die Versuche von Shull und noch mehr die von East und Hayes mit Mais, welche hier zu besprechen sind.

Mais wird durch den Wind bestäubt und der Platz der männlichen Blüten hinsichtlich der weiblichen ist so, dass Stockbestäubung wenig, echte Kreuzbestäubung am meisten vorkommen wird.

Die genannten Untersucher bestäubten, wie wir schon wissen, die Maispflanzen künstlich mit eigenem Blütenstaube und dabei fanden sie, dass die Population sowohl in vegetativer Kraft als in Fruchtbarkeit (gemessen durch den Körnerertrag) abnahm.

Ein Paar Beispiele noch, entlehnt aus E. M. East and H. K. Hayes. Heterozygosis in evolution and in plant breeding (U. S. Department of Agriculture, Bureau of Plantindustry, Bulletin 243).

Eine Maisrasse hatte 1908 ein Ertrag an Körnern pro Acre von 70,5 Bushels. Das Material wurde jetzt der Inzucht unterworfen und in den Jahren 1909, 1910, 1911 war der Ertrag 56,0, 67,0 und 39,1 Bushels.

Eine andere Rasse gab in 1905 einen Ertrag von Körnern pro Acre von 88,0 Bushels. Bei Selbstbestäubung wurden diese Erträge in den Jahren 1906, 1907, 1908, 1909, 1910 und 1911 60,9, 59,3, 46,0, 59,7, 65,5 und 33,3 Bushels (hierbei muss bemerkt werden, dass 1909 ein einigermassen, 1911 ein sehr ungünstiges Jahr war, in Bezug auf die Witterung).

Wenn wir aber die Konstitution eines Maisfeldes in der freien Natur kennen wollen, müssen wir die Resultate einer andern Serie Versuche mitteilen.

Wir wissen schon aus unsern Berechnungen, dass ein Maisfeld, dass fast ausschliesslich durch Kreuzbestäubung befruchtet wird, etwa $(\frac{1}{2})^k$ an Homozygoten zählt und obwohl wir nicht wissen, wie gross k in einem solchen Felde ist, so dürfen wir doch wohl voraussetzen, dass diese Zahl nicht sehr klein sein wird. Wir können also wohl sagen, dass das Feld grossenteils aus Heterozygoten von verschiedener Konstitution bestehen wird.

Und jetzt die Versuche. Die Untersucher kreuzten die Homozygoten, welche durch Inzucht entstanden waren, wieder. Ein Beispiel entlehnt bei Shull ist das folgende.

Eine Rasse, welche durchschnittlich bei Fremdbestäubung 80 Bushels pro Acre gab, wurde während einigen Generationen selbstbestäubt. Dabei entstanden verschiedene Biotypen, u.A. ein Paar sehr wenig ertragreiche von etwa 14, bezw. 12 Bushels. Diese wurden gekreuzt und die F_1-Generation gab sofort einen Ertrag, der dem der ursprunglichen Generation ähnlich war.

East's Versuche hatten dasselbe Resultat, wie aus folgender Tabelle sich ergibt

P-Biotypen.	F_1-Generation.	Mittel der P-Biotypen.	Steigerung.
25,4 × 26,0	48,9	25,7	23,2 = 90 %
25,4 × 27,7	67,4	26,6	40,8 = 153 %
26,0 × 27,7	37,3	26,9	10,4 = 39 %
41,3 × 27,7	58,0	34,5	23,5 = 68 %

Aus diesen Versuchen ergibt sich

1°. Nicht alle Heterozygoten sind gleich kräftig.

2°. Die kräftigsten Homozygoten sind weniger kräftig als die kräftigsten Heterozygoten.

3°. Das ursprungliche Feld bestand aus sehr kräftigen Heterozygoten.

Ueber das zuletzt genannte Resultat brauchen wir uns nicht zu wundern.

Ein Maisbestand in der freien Natur besteht, wie wir oben sahen, hauptsächlich aus Heterozygoten von verschiedener Konstitution, also auch, wie sich oben (1°) ergab, von verschiedener Kraft. Bei den auf einander folgenden Generationen werden also die weniger kräftigen Hetero- und Homozygotenkombinationen durch die Selektion ausgemerzt und die kräftigsten Heterozygoten (wahrscheinlich gemischt mit einigen sehr kräftigen Homozygoten) werden übrig bleiben.

Noch ein Resultat von Shull's Versuchen sei hier erwähnt. Er fand nämlich, dass die F_1-Generation, welche gegen 80 Bushels ergab und die entstanden war durch Kreuzung von 2 P-Generationen mit Erträgen von 14 und 12 Bushels, als F_2-Generation eine deutliche Abnahme der Leistungsfähigkeit zeigte und in anderen Fällen blieb die F_2-Generation noch viel weiter hinter F_1 zurück.

Dieses erklärt er wie folgt: Eine F_1-Generation, welche entstanden ist aus 2 Homozygoten, ist heterozygotisch für alle Genenpaare, wodurch die Homozygoten von einander verschieden waren. So entsteht aus AABBcc und aabbCC AaBbCc. Bei Paarung dieser für die F_2-Generation entstehen wohl wieder dieselben Heterozygoten, doch auch andere nicht so stark heterozygotische.

Seine Versuche ergaben also das Resultat:

Die Individuen mit maximaler Heterozygotie sind kräftiger als die nicht so stark heterozygotischen.

Stimmen die gefundenen Resultate nun auch überein mit den Ergebnissen der Versuche von East und Hayes mit Tabak, einer Pflanze, welche sich in der Natur gewöhnlich durch Selbstbestäubung vermehrt, so dass ein Feld aus verschiedenen der kräftigsten homozygotischen Linien besteht?

East und Hayes kreuzten 2 einander sehr ähnliche Biotypen, wovon also zu erwarten war, dass sie nicht in vielen Genenpaaren von einander verschieden wären und sie fanden, dass die F_1-Generation nicht oder nicht viel kräftiger war.

. In diesem Falle entstanden also Heterozygoten, welche nicht stark heterozygotisch waren und es ist klar, in Beziehung auf Obengesagtes, dass sie nicht oder nicht viel kräftiger waren als die kräftigen Homozygoten, aus welchen sie entstanden sind.

Auch kreuzten sie 2 Biotypen, welche einander weniger ähnlich waren, da sie zu verschiedenen Varietäten gehörten, nämlich *Nicotiana rustica scabra* und *Nicotiana rustica brazilia* und sie fanden, dass, während für *scabra* die mittlere Höhe 53,84 inches war und für *brazilia* 30,53 inches, die F_1-Generation als Mittelmass 65,18 inches erreichte, also eine grosse Steigerung über das Mittelmass der beiden P-Biotypen. Auch dieses Resultat stimmt ganz zu unsern Voraussetzungen, denn hier entstanden stark heterozygotische Pflanzen, die also kräftiger waren als die ursprünglichen Homozygoten.

Jetzt bleibt noch übrig zu überlegen ob Darwin's Versuche über Kreuz- und Selbstbestäubung auch zu erklären sind mit Hilfe der Voraussetzungen, welche wir bis jetzt gemacht haben.

Wie bekannt ist, meinte Darwin, wenigstens in seinen ersten Arbeiten, dass kein organisches Wesen sich eine unbegrenzte Zahl von Generationen hindurch durch Selbstbefruchtung zu erhalten vermag, sondern dass gelegentlich eine Kreuzung mit getrennten Individuen unerlässliche Bedingung für dauernde Forterhaltung der Art sei (Gesetz von Knight-Darwin).

Später ist er bei seinen ausführlichen Kreuzungsexperimenten bei selbstbestäubenden Planzen und seinen Selbstbestäubungsversuchen bei Pflanzen, welche gewöhnlich kreuzbestäubt wurden, davon einigermassen zurückgekommen. Er fand, dass bei Pflanzen, die sich gewöhnlich durch Selbstbestäubung vermehren, wie *Pisum sativum*, *Lathyrus odoratus*, *Canna Warssewiczi*, *Primula sinensis*, *Nicotiana Tabacum*, *Apium Petroselinum*, *Passiflora* *gracilis, Ononis minutissima, Adonis aestivalis, Hibiscus africanus, Vandellia nummularifolia*, bei Kreuzbestäubung keine kräftigeren Pflanzen entstanden. Dieses stimmt gut zu den Resultaten der Kreuzbestäubung von East und Hayes mit wenig verschiedenen Tabaksbiotypen.

Weiter fand er, dass bei Pflanzen, die sich gewöhnlich durch Kreuzbestäubung fortpflanzen, wie *Ipomoea purpurea, Mimulus luteus, Digitalis purpurea, Iberis umbellata, Dianthus Caryophyllus, Petunia violacea, Viola tricolor, Cyclamen persicum, Anagallis collina, Lobelia ramosa* u. A. Selbstbestäubung nachteilig war.

Bei diesen Pflanzen geschieht die Bestäubung durch Insekten und ist also eine grosse Wahrscheinlichkeit, dass abgesehen von möglicher Selbstbestäubung, viele Stockbestäubungen stattfinden und nur von Zeit zu Zeit wirkliche Kreuzbestäubung. Die Population wird also bestehen aus einer grossen Anzahl Homozygoten, doch werden auch einige Heterozygoten dabei sein.

Wenn es zutrifft, dass die Heterozygoten im allgemeinen kräftiger sind als die Homozygoten und dass die am meisten heterozygotischen Pflanzen am kräftigsten sind, dann ist zu erwarten, dass durch die Selektion die meist heterozygotischen Pflanzen gewiss vertreten sein werden gemischt mit einzelnen etwas weniger kräftigen Hetero- und Homozygoten.

Findet hier nun Selbstbestäubung statt, dann entstehen mehrere Homozygoten von verschiedenen Linien und da diese im Durchschnitt weniger kräftig sind als die kräftigen Hetero- und Homozygoten, woraus die ursprüngliche Population bestand, braucht es uns nicht zu wundern, dass die Resultate der künstlichen Selbstbestäubung nicht so gut sind als die der Kreuzbestäubung.

Es ergiebt sich also, dass die gemachte Hypothese vollständig genügt zur Erklärung aller Versuche. Sie lautet:

Homozygoten sind nicht alle gleich kräftig, es giebt mehr oder weniger kräftige, Heterozygoten sind gleichfalls nicht alle gleich kräftig, doch im allgemeinen sind sie kräftiger als die Homozygoten. Die am meisten heterozygotischen Pflanzen sind am kräftigsten.

Grundsätze der Blütenbiologie. Jetzt werden wir noch versuchen die Frage zu beantworten, ob die Grundsätze der Blütenbiologie noch immer als richtig an zu nehmen sind.

Sie sind wesentlich die folgende:

1. Aus der Tatsache, dass Kreuzbestäubung kräftigere Pflanzen liefert als Selbstbestäubung, folgt die Schädlichkeit der Selbstbestäubung.

2. Der Bau der meisten Blüten ist so, dass Selbstbestäubung verhindert wird, während Wind und Insekten für Kreuzbestäubung sorgen.

Bei 1. ist zu bemerken, dass es, wie wir sahen, für sehr viele Pflanzen nicht gilt, dass Kreuzbestäubung kräftigere Pflanzen liefert als Selbstbestäubung. Abgesehen davon ist dies für andere Pflanzen wohl bewiesen, aber daraus folgt noch nicht die Schädlichkeit der Selbstbestäubung, aber wohl die vorteilhafte Wirking der Kreuzung bei jenen Pflanzen.

Dass Selbstbestäubung an und für sich nicht schädlich ist, ergibt sich

1°. aus der Tatsache, dass es so viele Pflanzen giebt, welche sich stets durch Selbstbestäubung fortpflanzen.

2°. aus der Tatsache, dass auch bei Bestäubung durch Pollen von anderen Blüten, so manchmal Stockbestäubung stattfindet, welche letztere im Erfolg übereinstimmt mit Selbstbestäubung.

3°. daraus, dass die Pflanzen, welche entstehen, wenn Kreuzbestäuber selbstbefruchtet werden und die Selbstbestäubung in verschiedenen Generationen durchgeführt wird, nicht sehr nennenswert an Kraft zurückgehen (man vergleiche die Tabelle für *Ipomoea purpurea* in Darwin's Arbeit: The effects of cross- and self-fertilisation in the vegetable kingdom. Sec. edit. Chapter II p. 52.).

Statt I. müsste man also sagen:

Bei Pflanzen, welche in der Natur sich durch Selbstbestäubung vermehren, wirkt Kreuzung nicht oder wenig vorteilhaft; bei Pflanzen, bei welche in der Natur ziemlich regelmässig auch Kreuzbestäubung vorkommt, wirkt reine Selbstbestäubung schädlich.

Wie es kommt, dass diese 2 sich scheinbar wiedersprechenden Tatsachen, als auf einer Grundlage beruhend, zu erklären sind, ist oben erwogen.

Bei 2. ist zu bemerken, dass man es in der Blütenbiologie meistens so darstellt, als ob die Blüten sich in ihrer Einrichting allmählich an Kreuzbestäubung angepasst haben, weil diese vorteilhafter war als Selbstbestäubung.

So erklärt man durch jene Anpassung die wunderschönen Einrichtungen, welche bei Windblüten, und speziell bei Insektenblüten da sind, um zu sorgen, dass der Pollen durch den Wind oder durch die Insekten übertragen wird auf andere Blüten.

Wohl ist es eine Tatsache, dass Blüten, welche durch Diklinie, Dichogamie oder Herkogamie nicht zur Selbstbestäubung gebaut sind, den Wind oder die Insekten brauchen um Bestäubung aus anderen Blüten zu bewirken, und dass also die genannten kunstvollen Einrichtungen für jene Pflanzen eine grosse Bedeutung haben.

Eine andere Frage ist es aber, ob, wie die Blütenbiologie uns lehrt, die Diklinie, die Dichogamie und die Herkogamie durch Anpassung erworbene Charaktere sind oder ob sie auf eine andere Weise entstanden sind.

W. Burck meint in seiner Abhandlung: Darwin's Kreuzungsgesetz und die Grundlagen der Blütenbiologie (Rec. des Trav. Bot. Néerl. 4. 1908,

p. 17—118) bewiesen zu haben, dass sie nicht als nützliche Anpassungen betrachtet werden müssen. Doch wo sie einmal da sind, ist Bestäubung durch andere Blüten notwendig, und haben die Blüten sich daran angepasst dadurch, dass sie entweder Einrichtungen bekommen haben, welche Bestäubung durch den Wind ermöglichen oder Einrichtungen, wodurch Insektenbestäubung möglich wird.

Die Blütenbiologie sollte also auf folgenden Grundlagen ruhen:

1. Sowohl Selbst- als Kreuzbestäubung können kräftige Pflanzen liefern.

2. Blüten, welche so eingerichtet sind, dass Selbstbestäubung stattfinden kann, sind darauf angewiesen.

3. Blüten, wobei durch Diklinie, Dichogamie oder Herkogamie keine Selbstbestäubung stattfinden kann, sind gebaut für Bestäubung durch andere Blüten. Sie sind entweder gebaut für Bestäubung durch den Wind oder für Bestäubung durch Insekten.

ANHANG.

Mein Kollege, Herr H. B. Bone, ist so freundlich gewesen, meine mathematische Ableitung, in Betreff der Anzahl Homo- und Heterozygoten, wenn die Population aus Pflanzen, deren Blüten nur oder fast nur befruchtet werden durch Pollen aus anderen Blüten, besteht, zu kontrollieren. Er ist zu einer anderen mathematischen Ableitung gelangt, welche, obwohl sie für die meisten Biologen wohl nicht so einfach sein wird wie die meinige, doch tatsächlich auf einfachere Weise nicht nur zu meinen Resultaten führt, sondern auch für mehr als 2 Genenpaare die Ableitung der Anzahl Homozygoten auf bequeme Weise möglich macht.

Ich möchte seine Ableitung darum gerne als Anhang meiner Arbeit hinzufügen.

I. Behandlung des Problems unter der Voraussetzung, dass es für eine bestimmte Pflanze im gleichen Maasse warscheinlich ist, d a s s d i e K r e u z b e s t ä u b u n g s o w o h l d u r c h e i n e P f l a n z e d e r e i n e n a l s d u r c h e i n e d e r a n d e r e n K o n s t i t u t i o n s t a t t f i n d e t.

Fall 1. Die Pflanzen sind nur in einem Genenpaare verschieden.

Sie sind also AA, Aa und aa.

Die F_n-Generation besteht aus unendlich vielen Individuen; die Anzahlen der AA, Aa und aa mögen sich verhalten wie $p_n : q_n : r_n$, wo $p_n + q_n + r_n = 1$ angenommen wird, m. a. w. die Wahrscheinlichkeit, wenn die Wahl dem Zufall überlassen ist, für das Wählen einer AA aus der Population in diesem Stadium ist p_n, die für eine Aa q_n, die für eine aa r_n.

Welche werden die Wahrscheinlichkeiten p_{n+1}, q_{n+1}, r_{n+1} für eine Pflanze von jeder der 3 Sorten in der folgenden Generation F_{n+1} sein?

Eine AA entsteht: aus AA durch Stockbestäubung.

Wahrscheinlichkeit $= p_n \times \frac{x}{x+y} \times 1.$

Eine AA entsteht: aus AA durch Kreuzbestäubung.

Wahrscheinlichkeit $= p_n \times \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{2}.$

Eine AA entsteht: aus Aa durch Stockbestäubung.

Wahrscheinlichkeit $= q_n \times \frac{x}{x+y} \times \frac{1}{4}.$

Eine AA entsteht: aus Aa durch Kreuzbestäubung.

Wahrscheinlichkeit $= q_n \times \frac{y}{x+y} \times \frac{1}{4}.$

also Wahrscheinlichkeit für das Entstehen einer AA

$$p_{n+1} = p_n \times \frac{2x+y}{2(x+y)} + \tfrac{1}{4} q_n \quad \ldots \quad (1)$$

Auf ähnliche Weise findet man

$$q_{n+1} = p_n \times \frac{y}{2(x+y)} + \tfrac{1}{2} q_n + r_n \times \frac{y}{2(x+y)} \quad . \quad (2)$$

$$\text{und } r_{n+1} = \tfrac{1}{4} q_n + r_n \times \frac{2x+y}{2(x+y)} \quad . \; . \; . \quad (3)$$

Um die Limiten von p_n, q_n und r_n für unendlich grosses n zu finden, welche Limiten wir bez. p, q und r nennen, stellen wir die Bedingungen dafür auf, dass die Zusammensetzung der Population sich nicht mehr ändert und nehmen also in (1), (2), (3): $p_{n+1} = p_n = p$, $q_{n+1} = q_n = q$, $r_{n+1} = r_n = r$ wodurch wir bekommen

$$\left.\begin{array}{ll} \text{aus (1) } \frac{y}{2(x+y)} \times p = \frac{1}{4} q, \text{ also } p : q = (x+y) : 2y & (4) \\ \text{aus (3) } \frac{y}{2(x+y)} \times r = \frac{1}{4} q, \text{ also } q : r = 2y : (x+y) & (5) \\ \text{aus (2) } \frac{1}{2} q = \frac{y}{2(x+y)} \times (p+r), \text{ also } (p+r) : q = (x+y) : y & (6) \end{array}\right\}$$

(4), (5) und (6) stimmen gehörig mit einander überein und geben:

$$p : q : r = (x+y) : 2y : (x+y)$$

also, weil $p + q + r = 1$

$$p = \frac{x+y}{2(x+2y)} = r \; . \quad . \quad (7) \text{ und } q = \frac{y}{x+2y} \quad . \quad (8)$$

Resultat: Welches auch der Anfangszustand war, stets nähern sich die Homozygotenarten immer mehr der Gleichheit in Anzahl (oder genauer: die Wahrscheinlichkeit ist für beide Sorten schliesslich dieselbe) und zwar wird die ganze Anzahl der Homozygoten zum Schluss $p + r = \frac{x+y}{x+2y} \times$ die ganze Anzahl Pflanzen, die der Heterozygoten $\frac{y}{x+2y} \times$ die ganze Anzahl.

Fall 2. Die Pflanzen sind höchstens in m Genenpaaren verschieden.

Es giebt also 3^m Sorten: AABB ... LL, AABB ... Ll, ... aabb .... ll.

Wir nennen r-Heterozygote eine Pflanze, welche heterozygotisch ist in r Genenpaaren, während sie homozygotisch ist für die andere; z.B. ist AABbCCddEe eine Diheterozygote.

Es wird klar sein, dass die Anzahl verschiedener r-Heterozygotensorten ist $\binom{m}{r} 2^{m-r}$, wenn, wie gewöhnlich $\binom{m}{r}$ die Anzahl Kombinationen von je r aus m Elementen vorstellt, also gleich ist $\frac{m!}{r!\,(m-r)!}$ [z.B. für $m = 3$ giebt es $\binom{3}{2} \cdot 2^1 = 6$ Diheterozygoten, nämlich AABbCc, aaBbCc, AaBBCc, AabbCc, AaBbCC und AaBbcc].

Wir setzen jetzt voraus, dass in F_n die Vertreter von allen Sorten r-Heterozygoten ganz gleiche Wahrscheinlichkeit haben. Später werden wir zeigen, dass diese Voraussetzung für unsre Resultate in Betreff der ganzen Anzahl r-Heterozygoten nicht wesentlich ist.

Die Wahrscheinlichkeit in F_n um ein Individuum einer bestimmten r-Heterozygote zu bekommen, bezeichnen wir mit $p_n^{(r)}$, sodass die Wahrscheinlichkeit für eine r-Heterozygote (gleichgültig von welcher Sorte) beträgt

$$\binom{m}{r} \times 2^{m-r} \times p_n^{(r)}.$$

Wir haben dann natürlich die Beziehung

$$\sum_{r=0}^{m} \binom{m}{r} \times 2^{m-r} \times p_n^{(r)} = 1 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (9)$$

Diese Relation können wir symbolisch schreiben

$$(2p_n + q_n)^m = 1 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (10)$$

wenn wir verabreden, nach der Entwicklung der $m$ten Potenz links

$$p_n^{m-r}\, q_n^r \text{ zu ersetzen durch } p_n^{(r)} \quad . \ . \ (11)$$

Die hier eingeführte Symbolik ist für die Fortsetzung von grossem Belang.

Fragen wir jetzt nach $p_{n+1}^{(r)}$.

Damit, wenn Stockbestäubung einer bestimmten Pflanze einmal feststeht, dadurch eine Pflanze einer bestimmten Sorte entstehe, muss aus dem ersten Genenpaare der Pflanze das gewünschte erste Genenpaar, aus dem zweiten Genenpaare das gewünschte zweite u. s. w. entstehen; die Erfüllungen dieser m Bedingungen sind von einander ganz unabhängig, also:

Die Wahrscheinlichkeit, dass aus einer bestimmten Pflanze durch Stockbestäubung eine Pflanze der gewünschten Sorte entstehe, ist gleich dem Produkt der Wahrscheinlichkeiten für die richtige Abänderung der einzelnen Genenpaare; diese Wahrscheinlichkeiten sind dieselben, wie in Fall 1, da wir sobald wir nur auf ein Genenpaar acht geben, zu diesem Falle zurückkehren.

Dasselbe gilt natürlich auch, wenn Kreuzbestäubung einer bestimmten Pflanze feststeht. In so weit ist Fall 1 fundamental. Die Recursionsformeln (1), (2) und (3) für diesen Fall können wir, acht gebend auf unsere Voraussetzung $p_n = r_n$ (welche wir für Fall 1 schon bewiesen haben für n unendlich gross) und wenn wir die Beiträge aus Stock- und Kreuzbestäubung trennen, also schreiben:

$$p_{n+1} = \frac{x}{x+y}\left(p_n + \tfrac{1}{4}q_n\right) + \frac{y}{x+y}\left(\tfrac{1}{2}p_n + \tfrac{1}{4}q_n\right) =$$

$$= \frac{x}{x+y}\left(p_n + \tfrac{1}{4}q_n\right) + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4} \quad . \ . \quad (12)$$

$$q_{n+1} = \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{2} q_n + \frac{y}{x+y} (p_n + \tfrac{1}{2} q_n) =$$

$$= \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{2} q_n + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{2} \quad . \quad . \quad (13)$$

1. Stockbestäubung.

Eine bestimmte r-Heterozygotensorte entsteht in F_{n+1} durch Stockbestäubung aus einer mindestens r-Heterozygote; die r gemischten Genenpaare der gefragten r-Heterozygoten müssen n.l. aus gemischten Genenpaaren hervorgehen, die übrigen $(m-r)$ Genenpaare können es. Die letzteren können aber auch aus denselben uniformen Genenpaaren entstehen.

Nehmen wir an, es entstehen s uniforme Genenpaare aus gemischten Paaren, so dass unsere r-Heterozygote entsteht aus einer $(r+s)$-Heterozygote in F_n. Die Wahrscheinlichkeit für eine solche $(r+s)$-Heterozygote, deren r bestimmte gemischte Paare und die Sorte der uniformen Paaren vorgeschrieben sind, ist in F_n offenbar

$$\binom{m-r}{s} p_n^{(r+s)}$$

Die Wahrscheinlichkeit, dass die uniformen Paare unverändert bleiben, ist für alle $= 1$, die, dass die s gemischten Paare abgeändert werden in die gewünschsten uniforme für alle $= \frac{1}{4}$, die, dass die r gemischten Paare unverändert bleiben, ist für alle $= \frac{1}{2}$, also das Produkt der Wahrscheinlichkeiten

$$\binom{m-r}{s} p_n^{(r+s)} \cdot (\tfrac{1}{4})^s \cdot (\tfrac{1}{2})^r.$$

also die ganze Wahrscheinlichkeit, dass eine bestimmte r-Heterozygote in F_{n+1} durch Stockbestäubung aus F_n entstehe, ist

$$\frac{x}{x+y} \sum_{s=0}^{m-r} \binom{m-r}{s} p_n^{(r+s)} \cdot (\tfrac{1}{4})^s \cdot (\tfrac{1}{2})^r \quad . \quad . \quad (14)$$

Führen wir in diesen Ausdruck die in (11) angedeutete Symbolik ein, so wird er

$$\frac{x}{x+y} \sum_{s=o}^{m-r} \binom{m-r}{s} \cdot p_n^{m-r-s} \cdot q_n^{r+s} \cdot (\tfrac{1}{4})^s \cdot (\tfrac{1}{2})^r =$$

$$= \frac{x}{x+y} (\tfrac{1}{2}q_n)^r \sum_{s=o}^{m-r} \binom{m-r}{s} p_n^{m-r-s} \cdot (\tfrac{1}{4}q_n)^s =$$

$$= \frac{x}{x+y} (p_n + \tfrac{1}{4}q_n)^{m-r} \times (\tfrac{1}{2}q_n)^r \quad . \quad . \quad . \quad (15)$$

2. Kreuzbestäubung.

Eine bestimmte r-Heterozygote M entsteht durch Kreuzbestäubung aus einer Pflanze L, in welcher die gemischten Paare von M je ersetzt sind durch ein willkürliches der 3 möglichen Paare und die uniformen Paare von M je durch dasselbe uniforme Paar oder durch ein gemischtes Paar.

Nehmen wir an:

von den r gemischten Paaren in M entstehen s aus gemischten Paaren und von den m-r uniformen Paaren in M entstehen t aus gemischten Paaren, so dass unsre r-Heterozygote M entsteht aus einer $(s+t)$-Heterozygote L. Die Anzahl der $(s+t)$-Heterozygotensorten, wie hier gemeint, woraus M entstehen kann, ist offenbar

$$\binom{m-r}{t} \binom{r}{s} \cdot 2^{r-s},$$

die Wahrscheinlichkeit in F_n für ein Individuum der gemeinten Sorte, welches M erzeugen kann, ist also

$$\binom{m-r}{t} \binom{r}{s} \cdot 2^{r-s} \cdot p_n^{(s+t)}$$

Die Wahrscheinlichkeit, dass jedes der s gemischten Paare von L in das richtige umgesetzt wird, ist $\tfrac{1}{2}$.

Die Wahrscheinlichkeit, dass jedes der $(r-s)$ uniformen Paare von L in das richtige umgesetzt wird, ist $\tfrac{1}{2}$.

Die Wahrscheinlichkeit, dass jedes der t gemischten Paare von L in das richtige umgesetzt wird, ist $\tfrac{1}{4}$.

Die Wahrscheinlichkeit, dass jedes der $(m - r - t)$ uniformen Paare von L in das richtige umgesetzt wird, ist $\frac{1}{2}$, also das Produkt der Wahrscheinlichkeiten ist $(\frac{1}{2})^r.(\frac{1}{4})^t.$ $(\frac{1}{2})^{m-r-t}$, also die ganze Wahrscheinlichkeit der Kreuzbestäubung

$$\frac{y}{x+y} \sum_{s=o}^{r} \sum_{t=o}^{m-r} \binom{m-r}{t}\binom{r}{s} . 2^{r-s} . p_n^{(s+t)} . (\tfrac{1}{2})^{m-t} . (\tfrac{1}{4})^t . \quad (16)$$

Führen wir hier wieder die mehrgenannte Symbolik ein, so entsteht aus (16)

$$\frac{y}{x+y} \sum_{s=o}^{r} \sum_{t=o}^{m-r} \binom{m-r}{t}\binom{r}{s} . 2^{r-s} . 2^{t-m} . p_n^{m-s-t} . q_n^{s+t} (\tfrac{1}{4})^t =$$

$$= \frac{y}{x+y} \sum_{s=o}^{r} \binom{r}{s} p_n^{r-s} (\tfrac{1}{2}q_n)^s \times \sum_{t=o}^{m-r} \binom{m-r}{t} (\tfrac{1}{2}p_n)^{m-r-t} . (\tfrac{1}{4}q_n)^t =$$

$$= \frac{y}{x+y} (p_n + \tfrac{1}{2}q_n)^r \times (\tfrac{1}{2}p_n + \tfrac{1}{4}q_n)^{m-r} =$$

$$= \frac{y}{x+y} . (\tfrac{1}{4})^{m-r} . (\tfrac{1}{2})^r . (2p_n + q_n)^m$$

oder gemäss der Identität (10)

$$\frac{y}{x+y} \times (\tfrac{1}{4})^{m-r} \times (\tfrac{1}{2})^r \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (17)$$

Die ganze Wahrscheinlichkeit für eine bestimmte r-Heterozygote in F_{n+1} ist aus (15) und (17)

$$p_{n+1}^{(r)} = \frac{x}{x+y} (p_n + \tfrac{1}{4}q_n)^{m-r} . (\tfrac{1}{2}q_n)^r + \frac{y}{x+y} . (\tfrac{1}{4})^{m-r} . (\tfrac{1}{2})^r \quad (18)$$

Vergleichen wir dieses Resultat mit (12) und (13) und führen für $p_{n+1}^{(r)}$ auch die symbolische Bezeichnungsweise $p_{n+1}^{m-r} q_{n+1}^{r}$ ein, so ergibt sich, dass wir alle Gleichungen für die Wahrscheinlichkeiten in unserm allgemeinen Falle 2 symbolisch vorstellen können durch die Gleichungen (12) und (13) von Fall 1, in dem Sinne, dass man die Wahrscheinlichkeit in F_{n+1}, um eine bestimmte

r-Heterozygote zu bekommen, erhält, wenn man jede der Brüche $\frac{x}{x+y}$ und $\frac{y}{x+y}$ multiplicirt mit dem Produkt aus der $(m-r)^{\text{ten}}$ Potenz des bezüglichen Faktors in (12) und der r^{ten} Potenz des bezüglichen Faktors in (13) und dann die Produkte addiert; die Glieder m^{ten} Grades in p_n und q_n müssen dann wieder als Symbole aufgefasst werden.

Folgende Beispiele mögen die Methode verdeutlichen.

Beispiel 1. Die Pflanzen sind in höchstens 2 Genenpaaren verschieden.

Aus (12) und (13) folgen die symbolischen Gleichungen

$$p^2_{n+1} = \frac{x}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{4}q_n)^2 + \frac{y}{x+y} \times (\tfrac{1}{4})^2$$

$$p_{n+1}\,q_{n+1} = \frac{x}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{4}q_n)\,.\,\tfrac{1}{2}q_n + \frac{y}{x+y}\,.\,\tfrac{1}{4}\,.\,\tfrac{1}{2}$$

$$q^2_{n+1} = \frac{x}{x+y}\,.\,(\tfrac{1}{2}q_n)^2 + \frac{y}{x+y}\,.\,(\tfrac{1}{2})^2$$

oder explizit

$$\left.\begin{aligned} p^{(o)}_{n+1} &= \frac{x}{x+y}\left(p^{(o)}_n + \tfrac{1}{2}p'_n + \tfrac{1}{16}p''_n\right) + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{16} \quad (19)\\ p'_{n+1} &= \frac{x}{x+y}\left(\tfrac{1}{2}p'_n + \tfrac{1}{8}p''_n\right) + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{8} \quad \ldots \quad (20)\\ p''_{n+1} &= \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{4}p''_n + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (21) \end{aligned}\right\}$$

Zur Bestimmung der Limiten setzen wir

$$p^{(o)}_{n+1} = p^{(o)}_n = p,\ p'_{n+1} = p'_n = q,\ p''_{n+1} = p''_n = r$$

und finden so aus (21)

$$\frac{3x+4y}{4(x+y)}\,.\,r = \frac{y}{4(x+y)} \text{ also } r = \frac{y}{3x+4y} \quad . \quad . \quad (22)$$

Aus (20)

$$\frac{x+2y}{2(x+y)}\,.\,q = \frac{xr+y}{8(x+y)} \text{ also, mittelst (22)}$$

$$q = \frac{y(x+y)}{(x+2y)(3x+4y)} \quad . \quad (23)$$

Aus (19)

$$\frac{y}{x+y} \cdot p = \frac{8x \cdot q + xr + y}{16(x+y)}$$ also, mittelst (22) und (23)

$$p = \frac{(x+y)(3x+2y)}{4(x+2y)(3x+4y)} \quad . \quad . \quad . \quad (24)$$

Man verifiziert leicht die aus der symbolischen $(2p_n + q_n)^2 = 1$ folgende explizite Identität $4p + 4q + r = 1$ . . . (25)

Die Wahrscheinlichkeit für eine Homozygote beliebiger Sorte ist

$$4p = \frac{(x+y)(3x+2y)}{(x+2y)(3x+4y)},$$

die für eine Monoheterozygote beliebiger Sorte $4q = \frac{4y(x+y)}{(x+2y)(3x+4y)}$, die für eine Diheterozygote (nur eine Sorte) $r = \frac{y}{3x+4y}$.

Beispiel 2. Die Pflanzen sind in höchstens 3 Genenpaaren verschieden. Die symbolischen Gleichungen sind

$$\left.\begin{aligned}
p^3_{n+1} &= \frac{x}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{4}q_n)^3 + \frac{y}{x+y} \times (\tfrac{1}{4})^3 \\
p^2_{n+1}\,q_{n+1} &= \frac{x}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{4}q_n)^2 \times \tfrac{1}{2}q_n + \frac{y}{x+y} \times (\tfrac{1}{4})^2 \times \tfrac{1}{2} \\
p_{n+1}\,q^2_{n+1} &= \frac{x}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{4}q_n) \times (\tfrac{1}{2}q_n)^2 + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{4} \times (\tfrac{1}{2})^2 \\
q^3_{n+1} &= \frac{x}{x+y} \times (\tfrac{1}{2}q_n)^3 + \frac{y}{x+y} \times (\tfrac{1}{2})^3
\end{aligned}\right\}$$

oder explizit

$$\left.\begin{aligned}
p^{(o)}_{n+1} &= \frac{x}{x+y}\left(p^{(o)}_n + \tfrac{3}{4}p'_n + \tfrac{3}{16}p''_n + \tfrac{1}{64}p'''_n\right) + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{64} \quad (26) \\
p'_{n+1} &= \frac{x}{x+y}\left(\tfrac{1}{2}p'_n + \tfrac{1}{4}p''_n + \tfrac{1}{32}p'''_n\right) + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{32} \quad . \quad . \quad (27) \\
p''_{n+1} &= \frac{x}{x+y}\left(\tfrac{1}{4}p''_n + \tfrac{1}{16}p'''_n\right) + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{16} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (28) \\
p'''_{n+1} &= \frac{x}{x+y} \times \tfrac{1}{8}p'''_n + \frac{y}{x+y} \times \tfrac{1}{8} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (29)
\end{aligned}\right\}$$

Zur Bestimmung der Limiten setzen wir

$$p^{(o)}_{n+1} = p^{(o)}_n = p, \quad p'_{n+1} = p'_n = q, \quad p''_{n+1} = p''_n = r,$$

$$p'''_{n+1} = p'''_n = s.$$

Aus (29)

$$\frac{7x + 8y}{8(x + y)} \cdot s = \frac{y}{8(x + y)}$$

$$xs + y = \frac{8y(x + y)}{7x + 8y} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (30)$$

$$\text{also } s = \frac{y}{7x + 8y} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (31)$$

Aus (28)

$$\frac{3x + 4y}{4(x + y)} \cdot r = \frac{xs + y}{16(x + y)} = \text{sehe } (30) = \frac{y}{2(7x + 8y)},$$

$$\text{also } r = \frac{2y(x + y)}{(3x + 4y)(7x + 8y)} \quad . \quad (32)$$

Aus der ersten Hälfte der vorigen Zeile

$$xs + y = 4(3x + 4y)r \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (33)$$

Aus (27)

$$\frac{x + 2y}{2(x + y)} \cdot q = \frac{8xr + xs + y}{32(x + y)}, \text{ also mittelst } (33) = \frac{(5x + 4y)r}{8(x + y)}$$

$$\text{also mittels (32) } q = \frac{y(x + y)(5x + 4y)}{2(x + 2y)(3x + 4y)(7x + 8y)} \quad . \quad (34)$$

Aus (26) finden wir mittelst (31), (32) und (33)

$$p = \frac{(x + y)(21x^2 + 28xy + 8y^2)}{8(x + 2y)(3x + 4y)(7x + 8y)} \quad . \quad . \quad . \quad (35)$$

Man verifiziert leicht die aus $(2p_n + q_n)^3 = 1$ folgende Identität

$$8p + 12q + 6r + s = 1.$$

Die Wahrscheinlichkeit für eine Homozygote beliebiger Sorte ist

$$8p = \frac{(x + y)(21x^2 + 28xy + 8y^2)}{(x + 2y)(3x + 4y)(7x + 8y)}$$

ebenso findet man aus (34), (32) und (31) die Wahrscheinlichkeiten für Mono-, Di- und Tri-Heterozygoten beliebiger Sorten n.l. bez. $12q$, $6r$, s.

Nachdem wir im Vorhergehenden die Symbolik kennen gelernt haben, welche uns gestattet, unter der Voraussetzung gleicher Wahrscheinlichkeit aller Sorten von r-Heterozygoten für gegebene r, wenigstens die linearen Gleichungen unmittelbar nieder zu schreiben, von deren Lösung das ganze Problem abhängt, ist es nunmehr ein Leichtes den noch ausstehenden Beweis zu erbringen für die Unwesentlichkeit jener Voraussetzung.

Um die der Gleichung (18) analoge Gleichung zu erhalten ohne genannte Voraussetzung zu gebrauchen, müssen wir offenbar **erstens** statt von (12) und (13) ausgehen von (1), (2) und (3), geschrieben in den Formen

$$p_{n+1} = \frac{x}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{4}q_n) + \frac{y}{x+y}(\tfrac{1}{2}p_n + \tfrac{1}{4}q_n) \quad . \quad . \quad . \quad (36)$$

$$q_{n+1} = \frac{x}{x+y} \cdot \tfrac{1}{2}q_n + \frac{y}{x+y} \cdot \tfrac{1}{2}(p_n + q_n + r_n) \quad . \quad . \quad (37)$$

$$r_{n+1} = \frac{x}{x+y}(r_n + \tfrac{1}{4}q_n) + \frac{y}{x+y}(\tfrac{1}{2}r_n + \tfrac{1}{4}q_n) \quad . \quad . \quad . \quad (38)$$

und **zweitens** das kommutative Gesetz der Multiplikation nicht gelten lassen, also z.B. $p_n r_n q_n$ als etwas von $p_n q_n r_n$ Verschiedenes ansehen; das erste Symbol bezeichnet im Resultat die Wahrscheinlichkeit einer AAbbCc, das zweite die einer AABbcc.

Im Uebrigen müssen wir zur Bildung der Recursionsformeln ganz wie vorher zu Werke gehen.

Wir wollen jetzt unter $p_n^{(r)}$ die **mittlere** Wahrscheinlichkeit für eine r-Heterozygote **bestimmter** Art in F_n verstehen, also der Quotient der Wahrscheinlichkeit für eine r-Heterozygote **beliebiger** Art dividiert durch die Anzahl $\binom{m}{r} . 2^{m-r}$ der Arten.

Denken wir uns nun in bekannter Weise aus (36), (37),

(38) die Formeln für die Wahrscheinlichkeit jeder der r-Heterozygotenarten für sich aufgestellt und addieren alle erhaltenen Gleichungen, dann entsteht, wie man leicht ersieht

$$\binom{m}{r} \cdot 2^{m-r} \cdot p_{n+1}^{(r)} = \frac{x}{x+y} \Sigma (p_n + r_n + \tfrac{1}{2} q_n)^{m-r} (\tfrac{1}{2} q_n)^r +$$

$$+ \frac{y}{x+y} \binom{m}{r} (\tfrac{1}{2})^m \cdot (p_n + q_n + r_n)^m \quad . \quad (39)$$

indem wir allgemein unter $\Sigma a^k b^l$ hier die Summe aller Produkte verstehen, die sich aus k Faktoren a und l Faktoren b bilden lassen [z.B. $\Sigma a^2 b^3$ = aabbb + ababb + abbab + abbba + baabb + babab + babba + bbaab + bbaba + bbbaa].

In (39) ist aber $(p_n + q_n + r_n)^m = 1$ zu setzen und denkt man sich übrigens rechts die Produkte entwickelt, so leuchtet ein, dass die Gleichung so geschrieben werden kann:

$$\binom{m}{r} \cdot 2^{m-r} p_{n+1}^{(r)} = \frac{x}{x+y} \left[\binom{m}{r} 2^{m-r} \cdot (\tfrac{1}{2})^r \cdot p_n^{(r)} + \right.$$

$$+ \binom{m}{r+1} \cdot 2^{m-r-1} \cdot \binom{r+1}{1} \cdot (\tfrac{1}{2})^{r+1} \cdot p_n^{(r+1)} +$$

$$\left. + \binom{m}{r+2} \cdot 2^{m-r-2} \cdot \binom{r+2}{2} \cdot (\tfrac{1}{2})^{r+2} p_n^{(r+2)} + \ldots \right] + \frac{y}{x+y} \binom{m}{r} (\tfrac{1}{2})^m,$$

also

$$p_{n+1}^{(r)} = \frac{x}{x+y} \left[(\tfrac{1}{2})^r p_n^{(r)} + (\tfrac{1}{2})^{r+2} \binom{m-r}{1} p_n^{(r+1)} + \right.$$

$$\left. + (\tfrac{1}{2})^{r+4} \binom{m-r}{2} p_n^{(r+2)} + \ldots \right] + \frac{y}{x+y} (\tfrac{1}{2})^{2m-r} =$$

$$= \frac{x}{x+y} \sum_{s=0}^{m-r} \binom{m-r}{s} p_n^{(r+s)} \cdot (\tfrac{1}{4})^s \cdot (\tfrac{1}{2})^r + \frac{y}{x+y} \cdot (\tfrac{1}{4})^{m-r} \cdot (\tfrac{1}{2})^r .$$

Hierin erkennen wir aber die früheren Ausdrücke (14) und (17) wieder.

Unsere Behauptung ist mithin erwiesen.

II. Sehen wir jetzt zu, was es mit der n^{ten} Generation für eine Bewandtniss hat, wenn wir die vermutlich sich der Wirklichkeit mehr annähernde Annahme machen, dass ein bestimmtes Individuum gleiche Wahrscheinlichkeit hat durch jedes der anderen Individuen bestäubt zu werden.

Leider sind wir vorläufig nicht im Stande das Problem hier allgemein zu lösen, wenn die Pflanzen in höchstens n Genenpaaren sich unterscheiden und werden uns daher mit dem Falle $n = 1$ begnügen, uns vorbehaltend auf diesen Punkt später zurückzukommen.

Die Population bestehe wieder aus unendlich vielen Individuen und in F_n sei die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens einer AA p_n, einer Aa q_n, einer aa r_n.

Offenbar sind diese Zahlen, bei unsrer neuen Annahme, zugleich die Wahrscheinlichkeiten für Bestäubung durch AA, Aa, aa bez., wenn Kreuzbestäubung einmal feststeht.

Denkt man sich ein willkürliches Individuum herausgegriffen und aus diesem willkürlich eine der zwei Genen gewählt, so ist die Wahrscheinlichkeit, dass diese eine A ist, offenbar $p_n + \frac{1}{2}q_n$, dass sie eine a ist $\frac{1}{2}q_n + r_n$.

Hieraus folgt leicht, dass die Wahrscheinlichkeit des Zusammenkommens in einer neuen, durch Kreuzbestäubung entstehenden Pflanze zweier A ist $(p_n + \frac{1}{2}q_n)^2$, einer A mit einer a: $2(p_n + \frac{1}{2}q_n) . (r_n + \frac{1}{2}q_n)$ und zweier a: $(r_n + \frac{1}{2}q_n)^2$.

Danach erkent man ohne Weiteres die Gültigkeit folgender Recursionsformeln:

$$p_{n+1} = \frac{x}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{4}q_n) + \frac{y}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{2}q_n)^2 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (\alpha)$$

$$q_{n+1} = \frac{x}{x+y} . \tfrac{1}{2}q_n + \frac{y}{x+y} . 2(p_n + \tfrac{1}{2}q_n)(r_n + \tfrac{1}{2}q_n) \quad . \quad (\beta)$$

$$r_{n+1} = \frac{x}{x+y}(r_n + \tfrac{1}{4}q_n) + \frac{y}{x+y}(r_n + \tfrac{1}{2}q_n)^2 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (\gamma)$$

mithin

$$p_{n+1} + \tfrac{1}{2}q_{n+1} = \frac{x}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{2}q_n) +$$

$$+ \frac{y}{x+y}(p_n + \tfrac{1}{2}q_n)(p_n + q_n + r_n) = p_n + \tfrac{1}{2}q_n$$

und folglich $r_{n+1} + \frac{1}{2}q_{n+1} = r_n + \frac{1}{2}q_n$.

Hieraus erhellt, dass die Wahrscheinlichkeit der Wahl einer A oder einer a, wenn man ein willkürliches Individuum und aus diesem eine beliebige Gene herausgreift, sich von Generation zu Generation nicht ändert.

Nennen wir diese Wahrscheinlichkeiten im Anfangsstadium bez. P, Q, so folgt aus (β), wenn wir wieder zur Grenze übergehen mit $q_{n+1} = q_n = q$:

$$\frac{x+2y}{2(x+y)}\,q = \frac{y}{x+y}\,.\,2PQ \text{ also}$$

$$q = \frac{4y}{x+2y}\,.\,PQ \quad \ldots\ldots \quad (\delta)$$

Natürlich ist $P + Q = 1$.

Die Gleichung (α) ergibt jetzt des Weiteren

$$p = \frac{(x + 2P\,.\,y)P}{x+2y} \quad \ldots\ldots \quad (\varepsilon)$$

und Gleichung (γ)

$$r = \frac{(x + 2Q\,.\,y)Q}{x+2y} \quad \ldots\ldots \quad (\zeta)$$

Die Wahrscheinlichkeit einer Heterozygote nähert sich also $\frac{4y}{x+2y}PQ$, die Wahrscheinlichkeit einer Homozygote der Grösse

$$p + r = \frac{x + 2(P^2 + Q^2)y}{x+2y}.$$

Somit haben wir das bemerkenswerte Resultat, dass bei der neuen Annahme der Endzustand nicht unabhängig vom Anfangszustand ist. Wenn freilich im Anfang $P = Q = \frac{1}{2}$, das heisst, wenn ursprünglich die beiden Homozygotenarten gleiche Wahrscheinlichkeit haben, so ist der Endzustand gleich demjenigen der ersten Hypothese.

Was noch den Fall eines Unterschiedes in mehreren Genenpaaren anbelangt, möge bemerkt werden, dass sich zeigen lässt, dass die Wahrscheinlichkeit der Wahl einer bestimmten Gene, wenn man eine Pflanze und aus dieser eine der beiden betreffenden Genen willkürlich herausgreift, sich auch hier im Laufe der Generationen als constant erweist. Der Nachweis hierfür soll aber um so mehr unterbleiben, weil die Bemerkung zur vollständigen Lösung des allgemeinen Problems ja doch nicht ausreicht.