

Frage für den Obst-, Wald- und Walnußbau bejaht werden. PASINETTI beschreibt die Anwendung der Röntgenographie für den Olivenbau.

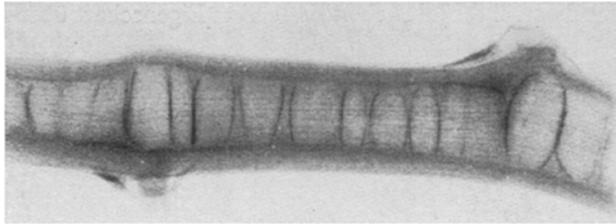


Abb. 3. Röntgenbild eines reisigkranken Triebes der *Vinifera*-Sorte Silvaner. Die Querbrücken im Mark und die Auflösung des Diaphragmas sind für eine starke Erkrankung typisch. (n. BREIDER 1953).

Bevor jedoch den Ergebnissen die richtige Bedeutung beigemessen werden soll, muß sich der jeweilige Untersucher mit den Röntgenstrahlen wie mit der

Röntgentechnik näher vertraut machen. Für technische Darstellungen ist in dieser Zeitschrift nicht der richtige Platz.

#### Literatur.

1. BREIDER, H.: Problemas de asimilación y adaptación de la vid injertada y medios radiográficos de investigación. (El Primer Congreso Antifiloxerico y de Sanidad viticola, Mendoza). Kongreßbericht (1952). — BREIDER, H.: Se puede utilizar la radiografia para observar injertos en la vid. Mundo Agrario, Juniheft (1952). — BREIDER, H.: Verwendungsmöglichkeiten von Röntgenstrahlen im Weinbau. Die Umschau, Dezember (1952). — 4. BREIDER, H.: Über die Bedeutung des Diaphragmas in der Rebenveredlung. Der Deutsche Weinbau, Heft 14, (1953). — 5. BREIDER, H.: Die Bedeutung des Holz/Mark-Verhältnisses in der Rebenveredlung. Der Deutsche Weinbau, Heft 21, (1953). — 6. BREIDER, H.: Untersuchungen an Reben mittels Röntgenstrahlen. Landw. Jahrbuch f. Bayern, H. 9/10 (1953). — PASINETTI, L.: La Röntgendiagnostica applicata alla fitografia ed alla fitopatologia. Ann. di Fitopatol. 1, 5—25 (1952).

(Aus dem Institut für Kulturpflanzenforschung der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Gatersleben.)

## Mutationsversuche an Kulturpflanzen.

### III. Über genetische Vorstufen der Kapuzengerste mit variabler Manifestierung bei röntgeninduzierten Mutanten.

Von G. BANDLOW, Kleinwanzleben.

Mit 7 Textabbildungen.

Unter den vielen röntgeninduzierten Gerstenmutanten der letzten Jahre (STUBBE u. BANDLOW 1947, BANDLOW 1951) traten 1948 in zwei verschiedenen Nachkommenschaften zwei einander ähnliche Formen auf, deren eine stark ausgeprägte in die Richtung der Kapuzengerste wies, während die zweite schwächer manifestiert war und Ähnlichkeit mit dem *inflatum*-Typ der Weizenspelze hatte. Beide Mutanten schienen vielleicht nur im Grad der Merkmalsausprägung verschieden zu sein und erweckten den Eindruck von morphologischen Vorstufen der Kapuzengerste. Zur Klärung der Beziehungen zwischen diesen drei Typen begann ich im Jahre 1949 eine genetische Analyse, über die ich hier berichten will.

GUSTAFSSON hat 1944 eine grundsätzlich gleiche, wenn auch im einzelnen etwas variierte, spontane Gerstenmutante gefunden und sie *calcaroides*<sup>1</sup> genannt. Ich habe diese Bezeichnung für unsere stärker manifestierte Form zunächst übernommen<sup>2</sup> und der zweiten Mutante ihrem schwächeren Ausprägungsgrad entsprechend den Namen *subcalcaroides* gegeben. Auch in dem von FREISLEBEN und LEIN aufgebauten und von W. HOFFMANN weiterentwickelten Sortiment von röntgeninduzierten Gerstenmutanten sind den unseren sehr ähnliche Typen vorhanden, von denen NÖTZEL zwei beschrieben und ebenfalls genetisch analysiert hat. Ich komme später auf sie zurück.

Zunächst sei der Habitus unserer beiden Mutanten *calcaroides* und *subcalcaroides* beschrieben.

<sup>1</sup> calcar = der Sporn.

<sup>2</sup> Eine endgültige Berechtigung für die gleiche Benennung besteht freilich erst dann, wenn die genetische Identität mit GUSTAFSSONS Mutante nachgewiesen wäre.

1. Mut. *calcaroides* Nr. 2208

hat an der Spitze der Deckspelze Aussackungen verschiedener Art (Abb. 1)<sup>1</sup>. Ihr charakteristischer Typ ist gleichzeitig die stärkste Ausprägungsform: Die Aussackung ist etwa bis zur halben Spelzenlänge eingeschnitten, so daß das Ährchen offen blüht und das Korn auf der Rückenseite zur Hälfte frei liegt und nur

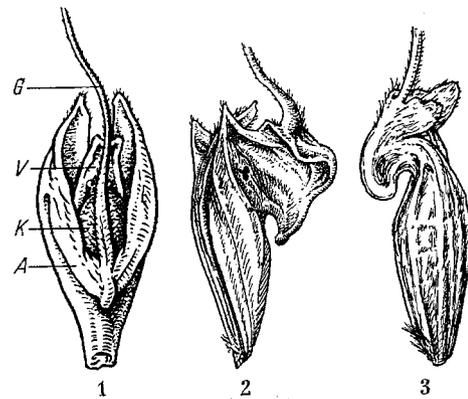


Abb. 1. Mut. *calcaroides*. Von links nach rechts abnehmende Expressivität: 1. Ausgeschnittene zurückgezogene „Kapuze“. A Ausschnitt der umgebildeten Deckspelze, G Granne, K Korn, V Vorspelze. 2. gebeutelte und 3. helmartige Form. Vergr. 5 fach.

von der meist dünnen, gewellten und hinfälligen Granne — sie ist etwa 4 cm lang — überzogen wird (Abb. 2). Ihre Widerhaken sind dünn, aber etwa gleich lang wie die der Kontrolle. Die Aussackung der Deckspelze bleibt bei schwächeren Graden geschlossen und

<sup>1</sup> Die Abbildungen 1—7, Zeichnungen und Photographien, verdanke ich HEITZ HANSEN, Kleinwanzleben.

ist etwa beutelförmig (Abb. 3) oder helmartig. Die einzelnen Varianten sind pflanzenweise überwiegend einheitlich ausgebildet, können aber auch Übergänge von einem zum anderen Typ zeigen, wobei die Ausprägungsstärke, die Expressivität, bei den mittleren

30% gegenüber 94% bei der Kontrolle. Die Keimpflanzen und die Bestockung sind im ganzen schwach. Vor dem Schossen ist die Mutante etwas schmalblättrig und die Blattfarbe grau-grün. Halmlänge 65 bis 70 cm/1949—1952 (Kontrolle 85,5—96,5 cm).



Abb. 2.

Abb. 2. Mut. *calcaroides*-Ähre stärkster Expressivität mit aufgeschnittener, zurückgezogener „Kapuze“. Links Seitenansicht, rechts Vorderansicht mit Grannenresten im Ausschnitt.  $\frac{2}{3}$  nat. Größe.

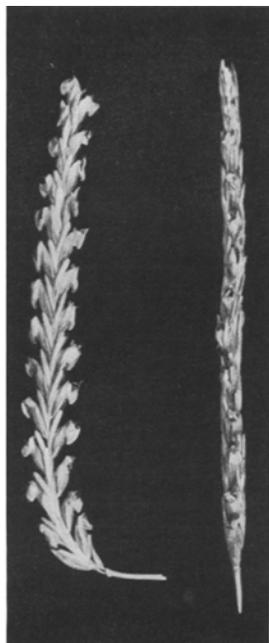


Abb. 3.

Abb. 3. Mut. *calcaroides*-Ähre mittelstarker Expressivität mit Beutelform. Links Seiten-, rechts Vorderansicht.  $\frac{2}{3}$  nat. Größe.



Abb. 5.

Mut. *subcalcaroides* — Ähre typischer Expressivität und relativ starker Penetranz.  $\frac{2}{3}$  nat. Größe.

Tabelle 1.  
Fehlende Manifestierung bei einigen Nachkommenschaften von *subcalcaroides*.

Nr.	<i>subcalcaroides</i>	normal begrannt
77	19	—
78	60	—
79	46	1
80	26	2
81	124	1
82	56	11
106	15	—
107	16	4
108	23	—
110	49	—
111	15	—
112	28	—
477		19 = 3,8%
29	14	1
57	12	1
75	16	3
95	17	2
136	17	—
195	20	2
96		9 = 8,6%

Graden häufig von der Ährenbasis zur Spitze hin zunimmt. Die Häufigkeit der Merkmalsmanifestation, die Penetranz, ist im allgemeinen stark, wenn auch nicht immer 100%ig. Ist sie schwächer, bleiben die untersten Ährchen normal, und das Merkmal manifestiert sich dem Grad der Häufigkeit entsprechend erst

2. Mut. *subcalcaroides* Nr. 2206.

Gegenüber dem stark ausgeprägten Charakter der *calcaroides* manifestiert sich *subcalcaroides* schwach und sehr variabel (Abb. 4). Bei der häufigsten Form Nr. 2 zeigt die Spelzenspitze nur eine kleine Vertiefung mit seitlichen Flügelsäumen. Bei schwächeren Graden sind nur zwei- oder einseitig ausgebildete und an der Grannenbasis verschieden hoch inserierte Flügelsäume vorhanden, die mitunter sehr klein sein können oder ganz fehlen. Dann manifestiert sich das Merkmal überhaupt nicht, so daß die Pflanze phänotypisch normal erscheint. Bei starker Merkmalsausprägung vertieft sich die Aussackung der Spelzenspitze spornartig, gelegentlich in fließendem Übergang zur *calcaroides*-Mutante. Die etwa normal langen Grannen sind im unteren Grannenteil oft unregelmäßig gewellt oder leicht verschlungen. Die Expressivität variiert auch oft innerhalb einer Ähre. Dasselbe gilt für die Penetranz, die durchschnittlich 50—70% erreicht und nur gelegentlich 10% oder 90%. Das Merkmal

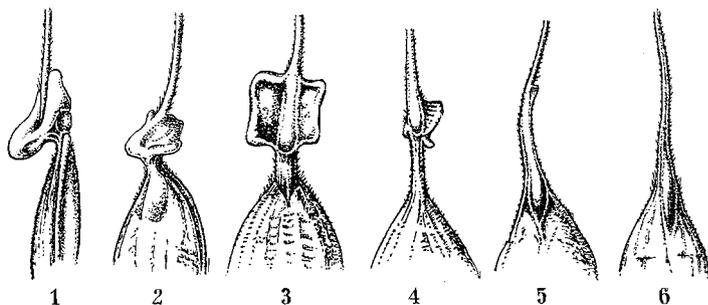


Abb. 4. Mut. *subcalcaroides*. Von links nach rechts abnehmende Expressivität: 1. Spornartige Vertiefung der Spelzenspitze mit Flügeln, 2. leichte Einkrümmung mit Flügeln, 3. nur beidseitig symmetrische Flügel, 4. kleine unsymmetrische Säume, 5. einseitiges Saumrudiment, 6. fehlende Manifestierung, phänotypisch normal begrannt. Vergr. 3 fach.

in den folgenden Spindelstufen. Die sterilen Seitenährchen entsprechen denen der Ausgangsform *Donaria*. Das Korn ist nicht voll entwickelt, bei der Variante mit der aufgeschnittener, zurückgezogener „Kapuze“ auf der Rückenseite teilweise unbespelzt, sieht dunkelbraun aus und wiegt nur 25,1 g/1949—1952 (Kontrolle TKG 44,3 g). Seine Keimfähigkeit bei 15°—20° C beträgt 88,9% (Kontrolle 99,3%), bei Wechseltemperatur — 8 Std. 30° und 16 Std. 20° C — sinkt sie auf

ist im charakteristischen Falle im unteren Teil der Ähre mehr oder weniger nicht ausgebildet (Abb. 5), bei schwächeren Graden haben auch nur wenige oder ein einziges Ährchen umgeformte Spelzen oder die ganze Ähre einer Pflanze bleibt — wie schon erwähnt — normal oder auch alle Ähren einer Pflanze. Die Häufigkeit solcher nicht manifestierten Pflanzen schwankt, wie Tabelle 1 zeigt, unregelmäßig (Nr. 77 bis 112). In den aus einem anderen Quartier stammenden

Nummern 29—195 treten solche phänotypisch normalen Pflanzen regelmäßig auf.

Die Keimfähigkeit der Mutante ist mit 95,7% praktisch normal (Kontrolle 99,3% bei 15°—20° C). Bei Wechseltemperatur (8 Std. 30° und 16 Std. 20° C) sinkt sie auf 60% (Kontrolle 94,0%). Auf dem Felde war ihr Bestand in der F<sub>3</sub> mit 70,7% etwas schlechter als bei der Ausgangsform (79,0%). Das Korn selbst ist normal ausgebildet mit einem 1000-Korngewicht von 43,3 g (Kontrolle 44,3 g 1949—1952). Halmlänge 77 bis 83 cm (Kontrolle 85,5—96,5 cm 1949—1952). Die Blätter sind grau-grün und scheinen etwas schmaler als bei der Kontrolle zu sein.

Tabelle 2. Aufspaltung der Kreuzung *Donaria* × *calcaroides*.

Nr.	Gen.	n	Bestand %	gefunden		erwartet		D m roh	D <sup>1</sup> m berein.
				begrant	calc.	begrant	calc.		
1	F <sub>2</sub> 1951	530	43,4	429	101	398	132	3,16	2,00
2	F <sub>2</sub> 1951	528	51,8	401	127	396	132	0,50	0,74
1a	F <sub>3</sub> 1952	193	61,2	153	40	145	48	1,37	0,70
2a	F <sub>3</sub> 1952	336	38,5	272	64	252	84	2,52	1,59
3	F <sub>4</sub> 1953	141	70,5	117	24	106	35	2,14	1,64

<sup>1</sup> Der bereinigte D/m-Wert ergibt sich nach Abzug der durch Fremdbestäubung vorjähriger *calcaroides*-Pflanzen entstandenen, überschüssigen 12% normal begrantten Typen. Die Kreuzungen verhalten sich den reziproken gegenüber in diesen wie in den folgenden Fällen gleich. Sie sind, soweit sie durchgeführt sind, in den Tabellen als Nr. 2, 2a mitangegeben.

Tabelle 3. Aufspaltung der Kreuzung *subcalcaroides* × *Donaria*.

Nr.	Gen.	n	Bestand %	gefunden		erwartet		D m roh	D <sup>1</sup> m berein.
				normal begrant	subcalc.	normal begrant	subcalc.		
1	F <sub>2</sub> 1951	130	32,5	78	52	98	32	3,95	4,86
2	F <sub>2</sub> 1951	266	49,3	208	58	200	66	1,20	0,28
1a	F <sub>3</sub> 1952	689	78,6	551	138	517	172	3,01	0,53
2a	F <sub>3</sub> 1952	302	70,8	228	74	227	75	0,20	1,33
3	F <sub>4</sub> 1953	155		112	43	116	39	0,79	1,85

<sup>1</sup> Nach Abzug von 5% überschüssigen normal begrantten Pflanzen, die genetisch nicht manifestierte *subcalcaroides* sind.

### Kreuzungsanalyse.

#### 1. *Hordeum distichon* × *calcaroides*.

*Calcaroides* vererbt ihr kapuzenartiges Merkmal in der Kreuzung mit der Ausgangsform *Donaria* rezessiv. Die normale Begrantung dominiert vollständig.

Bei der 3 : 1 Aufspaltung (Tab. 2) ist ein mehr oder weniger starkes Rezessivendefizit erkennbar, das annähernd mit der Lückigkeit des Bestandes zunimmt und damit die schon bei der Keimprüfung nachgewiesene schwächere Vitalität der Mutante anzeigt, die sich bei ungünstigen Milieubedingungen steigern kann. Gleichzeitig ist der Prozentsatz normaler Phänotypen

Tabelle 4.

Aufspaltung der Kreuzung *calcaroides* × *subcalcaroides*.

Nr.	n	Gen.	gefunden		erwartet		D m
			calcar.	subcalc.	calcar.	subcalc.	
1	74	F <sub>2</sub>	47	27	56	18	2,28
2	197	F <sub>2</sub>	126	71	148	49	3,57
3	59	F <sub>2</sub>	38	21	44	15	1,88
4	434	F <sub>2</sub>	285	149	326	108	4,49
5	74	F <sub>4</sub>	51	23	56	18	1,34

In Nr. 1 und 2 sind außer den angeführten Typen noch 2 bzw. 5 normal begrantte Pflanzen aufgetreten, die durch Fremdbestäubung bei *calcaroides* und fehlende Manifestation bei *subcalcaroides* entstanden sind.

durch die Neigung der *calcaroides* zur Fremdbefruchtung überhöht. So fanden sich im Jahre 1953 in der F<sub>4</sub> unter 1497 Nachkommen von *calcaroides*-Mutanten 179 = 11,96% normal begrantte Pflanzen. Da schon die Nachkommenschaftsprüfung der in der F<sub>2</sub> aufgetretenen, entsprechend normal begrantten Formen in jedem Falle deren Bastardnatur ergab, können wir auch diese 11,96% als Bastarde ansprechen und das in Tabelle 2 angegebene Zahlenverhältnis mit 12% durch einen zweiten D/m-Wert bereinigen.

#### 2. *Hordeum distichon* × *subcalcaroides*.

*Subcalcaroides* ist gegenüber der Ausgangsform *Donaria* ebenfalls rezessiv bei vollständiger Dominanz der normalen Begrantung. Die Aufspaltung in Tabelle 3 entspricht im ganzen einem 3 : 1 Verhältnis.

Für die starke Abweichung in Nr. 1 dürften das geringe Zahlenmaterial und der schwache Bestand verantwortlich sein. Bei den normal begrantten Pflanzen ist in allen Aufspaltungen auch hier ein Überschuss zu erwarten, dieses Mal durch 5% nicht manifestierte *subcalcaroides*-Mutanten bedingt (s. S. 21), der in dem bereinigten D/m-Wert ausgeglichen ist.

#### 3. *calcaroides* × *subcalcaroides*.

*Calcaroides* ist unvollständig dominant mit Ausprägung ihrer mittelstarken Expressivität und der hinfälligen Granne, während von *subcalcaroides* die schwache Penetranz manifestiert ist. Die F<sub>2</sub> spaltet annähernd in einem 3 : 1 Verhältnis auf (Tab. 4). Dieser monohybride Erbgang zeigt an, daß beide Mutanten Glieder

Tabelle 5. Transgredierende Variabilität zwischen *calcaroides* und *subcalcaroides*. Nachkommenschaft von rezessiven *subcalcaroides* und phänotypisch gleichen *calcaroides*.

Nr.	subcalc.	Über- gangs- formen	calcar.	normal be- grannt	trif. 22.
31	63		1	1	
32	43		2	3	
33	20			2	
34	13	10	39		
35	5	5	5		
36	40			1	
37	16				
38	11			1	
39	29				
40	76			2	
41	69				
66	2		27	6	1
67	26		2		
68	35				
69	105				
70	20			1	
71	19		40		1
72	7		33	2	

einer Serie multipler Allele sind mit der normal begrantten zweizeiligen Gerste als Ausgangsform.

Während wir in den bisherigen Kreuzungen Mutante × Kontrolle in der F<sub>2</sub> im wesentlichen klar er-

kennbare Formen auszählen konnten, sind bei dieser Kreuzung zwischen zwei Allelen mit variabler Manifestierung nicht mehr alle Phänotypen eindeutig zu klassifizieren, da sich die Formen gelegentlich überschneiden. Schwache *calcaroides* können wie starke *subcalcaroides* aussehen und starke *subcalcaroides* wie schwache *calcaroides*. Es war auch nicht möglich, solche Übergangstypen als intermediär zu klassifizieren. Dafür waren die Grenzen zu verschwommen. Ich habe die  $\pm$  Zwischenformen daher zu den *calcaroides* gezählt. Wie sich solche Überlappungen an einem augenscheinlich homozygoten Material auswirken können, zeigt in Tabelle 5 die Nachkommenschaft von 18 als rezessiv bezeichneten  $F_2$ -*subcalcaroides*-Pflanzen.

Die 4 Nummern 34, 35, 71 und 72 spalten in *calcaroides* und *subcalcaroides* auf und erweisen sich damit als schwächer manifestierte heterozygote *calcaroides*-Formen, die in der  $F_2$  für *subcalcaroides* gehalten worden waren. Nr. 66 ist offenbar eine homozygote *calcaroides* mit 2 schwächer manifestierten Pflanzen, ebenso wie umgekehrt bei den rezessiven *subcalcaroides* Nr. 31 und 32 drei stärker manifestierte, in den Variationsbereich von *calcaroides* hineinreichende Typen auftreten. Bei Nr. 34 und 35 sind auch Übergangsformen verzeichnet worden wegen der Unmöglichkeit, sie einem Typ zuzuordnen. Sie sind häufig stärker expressiv und schwächer penetrant, treten aber unregelmäßig

5. *Hordeum trifurcatum*  $\times$  *subcalcaroides*.

Der Kapuzencharakter dominiert vollständig über die Mutante. Beide Merkmale werden dihybrid vererbt, so daß damit Heterogenie für den Kapuzenfaktor und das *subcalcaroides*-Gen nachgewiesen ist. Im einzelnen spaltet die  $F_2$  in 12 *trifurcatum*: 3 normal begrannt : 1 *subcalcaroides* auf, wie Tabelle 7 zeigt.

So klar diese Spaltungen in der  $F_3$  und  $F_4$  sind — der Rezessivüberschuß in  $F_4$  ändert daran praktisch nichts —, so unverständlich ist die  $F_2$  trotz der ausreichenden Individuenzahl mit dem großen Defizit an



Abb. 6. Übergangstyp von *calcaroides* zu *subcalcaroides* mit mittelstarker Expressivität und schwacher Penetranz.  $\frac{2}{3}$  nat. Größe.

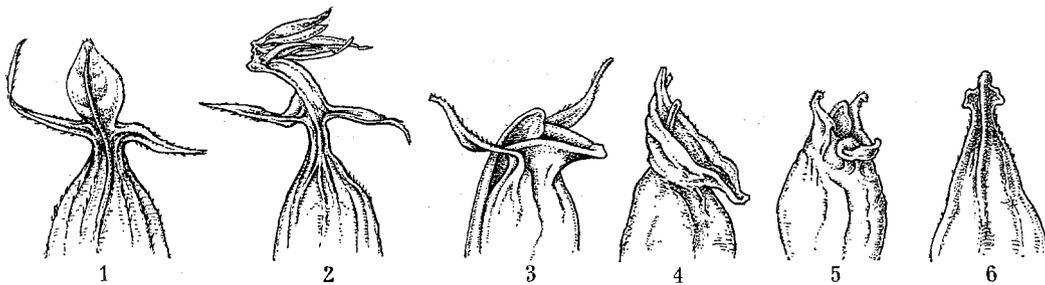


Abb. 7. *Hord. trifurcatum*. Modifikationen der Kapuze. Von links nach rechts: 1. blattartig mit Flügeln, 2. Umhüllungsspelzen an der mittleren Kapuzenspitze, 3. horizontaler offener Mittelteil, 4. abwärts geneigter offener Mittelteil mit kurzen Flügeln, 5. „Lochform“, 6. von der Kapuze sind nur rudimentäre Flügel übrig geblieben. Vergr. 3 fach.

auf (Abb. 6). Die normal begrannnten Pflanzen in Tabelle 5 sind bei den *subcalcaroides* nicht manifestierte Mutanten (Nr. 31, 32, 33, 36, 38, 40, 70) und bei den *calcaroides* durch Fremdbefruchtung entstandene Bastarde (Nr. 66, 72). Ebenso sind die beiden *trifurcatum*-Pflanzen durch Fremdbestäubung entstanden (Nr. 66, 71). Die Anzahl der sich überschneidenden Phänotypen — 5 von 18 (Nr. 34, 35, 66, 71, 72) — ist schon in diesem kleinen Muster recht hoch und wird daher in der gesamten Nachkommenschaft der Kreuzung *calcaroides*  $\times$  *subcalcaroides* sicher beträchtlich sein. Die in Tabelle 4 angegebenen Zahlenverhältnisse dürfen daher nur als Annäherungswerte betrachtet werden.

4. *Hordeum trifurcatum*  $\times$  *H. distichon*.

Der Kapuzencharakter vererbt sich monogen dominant über den Grannenfaktor (Tab. 6).

In der  $F_2$  hatten von den 587 *trifurcatum*-Pflanzen 574 eine wohl gestaltete Kapuze, 13 zeigten einen modifizierten „Lochtyp“ (Abb. 7, Nr. 5). Solche und andere Varianten traten auch in der  $F_3$  und  $F_4$  auf. Die modifikative Variabilität des *trifurcatum*-Charakters ist bekanntlich groß, wie die in Abb. 7. wiedergegebenen wichtigsten Formen unseres Materials zeigen.

*trifurcatum* und dem hohen Überschuß an normal begrannnten Pflanzen. Offenbar liegen hier irgendwelche Versuchsfehler vor. Wenn die Zahlenverhältnisse quantitativ auch nicht stimmen, so sind doch qualitativ die bei einem 12 : 3 : 1 Verhältnis zu erwartenden Kombinationen vorhanden. Ausschlaggebend dafür ist die 3er Gruppe 1 KKss und 2 Kkss (K = Kapuze, s = *subcalcaroides*), die sich als *trifurcatum* manifestiert, so daß 9 + 3 = 12 *trifurcatum*-Phänotypen resultieren (Tab. 8). In ihrer Nachkommenschaft müssen dann u. a. Aufspaltungen von 3 *trif.* : 1 *subcalc.* — eben aus der Klasse Kkss — auftreten, die auch in  $F_3$  4mal und in  $F_4$  7mal nachgewiesen worden sind (Tab. 9). Theoretisch ist diese Aufspaltung zu 16,6% unter allen *trif.*-Nachkom-

Tabelle 6. Aufspaltung der Kreuzung *Hordeum trifurcatum*  $\times$  *H. distichon*.

n	Gen.	gefunden		erwartet		D/m
		<i>trif.</i>	begrannt	<i>trif.</i>	begrannt	
750	$F_2$	587	163	563	187	2,07
115	$F_3$	92	23	86	29	1,24

Außer den angegebenen Aufspaltungen sind 12 durch Fremdbestäubung oder mechanische Verunreinigung bedingte *subcalcaroides*-Pflanzen mitaufgetreten.

men zu erwarten. Diese Erwartung ist zufällig in dem kleinen Muster von 23 F<sub>2</sub>-Kapuzenpflanzen in der F<sub>3</sub> erfüllt, eigenartigerweise dagegen nicht bei den 242 F<sub>3</sub>-Individuen in der F<sub>4</sub>. Das gefundene Zahlenverhältnis dieser 3 : 1 Aufspaltung bei den 103 trif. : 28 subcalc. entspricht der Erwartung (D/m = 1,00).

Penetranz, während unsere *calcaroides* mehrere Ausprägungsgrade besitzt, die von leichten helm- über mittelstarke Beutelformen zu der starken, ausgeschlittenen „Kapuzen“-Bildung führt. Ein weiterer wichtiger Unterschied zwischen beiden Mutanten ist das Vorhandensein akzessorischer Blütenanlagen bei

Tabelle 7. Aufspaltung der Kreuzung *Hordeum trifurcatum* × *subcalcaroides*.

Nr.	n	Gen.	gefunden			erwartet			D/m	D/m	D/m
			a	b	c	a	b	c	12 : 4	3 : 13	1 : 15
			trif.	begrannt	subcalc.	trif.	begrannt	subcalc.	trif.	begrannt	subcalc.
1	378	F <sub>2</sub>	223	147	8	284	70	24	7,25	10,15	3,40
2	103	F <sub>3</sub>	76	23	4	77	20	6	0,23	0,24	0,81
3	173	F <sub>3</sub>	130	37	6	130	32	11	0,00	0,31	1,57
4	834	F <sub>4</sub>	614	137	83	626	156	52	0,96	1,69	4,43

Tabelle 8. Theoretische Aufspaltung der *trifurcatum*-Bastarde (KkSs).

F <sub>2</sub>		F <sub>3</sub>		
Genotypen	Phänotyp.	Genotypen	Phänotypen	%
1 KKSS	9 <i>trifurcatum</i>	KKSS	<i>trifurcatum</i>	8,3
2 KkSs		1 KKSS, 2 KkSs : 1 KkSs	<i>trifurcatum</i>	16,6
3 KkSS		1 KKSS : 2 KkSS : kkSS	3 trif. : 1 begrannt	16,3
4 KkSs		9 K.S. : 3 K.s. : 3 k.S. : 1 k.s.	12 trif. : 3 begr. : 1 subcalc.	33,3
1 KkSs	3 „	KkSs	<i>trifurcatum</i>	8,3
2 Kkss		1 KKSS : 2 Kkss : 1 kkss	3 trif. : 1 subcalc.	16,6

Tabelle 9. Aufspaltung von F<sub>2</sub> und F<sub>3</sub> *trifurcatum*-Pflanzen.

Ausgangsgeneration	Nachkommen-schaft:	trif.	trif. + begrannt	trif. + begrannt + subcalc.	trif. + subcalc.
23 F <sub>2</sub> Pflanzen	F <sub>3</sub>	6	9	4	4
242 F <sub>3</sub> Pflanzen	F <sub>4</sub>	147	62	26	7

6. *Hordeum trifurcatum* × *calcaroides*.

*Trifurcatum* dominiert vollständig über *calcaroides*. In der F<sub>2</sub> treten erwartungsgemäß *trifurcatum*-, begrannnte und *calcaroides*-Typen auf. Die Kreuzung war jedoch im ganzen so schwer durchführbar, daß die F<sub>2</sub> mit 9 trif. : 16 begrannt : 11 *calcaroides* nicht auswertbar ist. Auch eine F<sub>3</sub>-Aufzucht mit spaltenden Pflanzen gelang nicht, da die wenigen geernteten trif.-Nachkommen homozygot waren.

Besprechung der Ergebnisse.

Etwa gleichzeitig mit unseren Untersuchungen hat NÖTZEL im Rahmen einer genetischen Analyse von 40 röntgeninduzierten Gerstenmutanten zwei unseren beiden Typen entsprechende Mutanten verwendet. Seine M 837 gleicht morphologisch praktisch unserer Mutante *subcalcaroides*, nur daß sich das Merkmal dieser Hallenser Form nicht wie bei uns variabel und schwach, sondern konstant und schwach in der oberen Ährenhälfte manifestiert.

M 1574 gleicht in Morphologie, Wuchs und Vitalität ebenfalls unserer *calcaroides*, der auch NÖTZEL nach dem Vorbild von GUSTAFSSONS Mutante denselben Namen gegeben hat<sup>1</sup>. Die Form der Aussackung ist bei M 1574 freilich einheitlich spornartig mit voller

Penetranz, während unsere *calcaroides* mehrere Ausprägungsgrade besitzt, die von leichten helm- über mittelstarke Beutelformen zu der starken, ausgeschlittenen „Kapuzen“-Bildung führt. Ein weiterer wichtiger Unterschied zwischen beiden Mutanten ist das Vorhandensein akzessorischer Blütenanlagen bei NÖTZELS Typ. Es finden sich dort hin und wieder Blütenanlagen beiderlei Geschlechts, die — wenn auch selten — ein fertiles und dann kümmerliches Korn auszubilden in der Lage sind. Bei unserer *calcaroides* fehlen solche zusätzlichen Blütenanlagen, wie HELM nachgewiesen hat. In der Kreuzung haben sich NÖTZELS Mutanten M 837 und M 1574 ebenso wie unsere *subcalcaroides* und *calcaroides* als Glieder einer Serie multipler Allele erwiesen. Die F<sub>1</sub> gleicht phänotypisch im wesentlichen auch unserem entsprechenden Bastard; denn sie hatte nach seinen Angaben „zweizeilige Ähren, die im oberen Ähren teil Ge-

bilde von der Art der M 1574 tragen. Im unteren Ähren teil waren an den Deckspelzen gewellte Grannen zu beobachten. In der Übergangszone, also in der Ährenmitte, waren diese Grannen umgebildet zu der Form, die für M 837 charakteristisch ist, d. h. einer dreizackähnlichen Wucherung mit aufgesetzter Haargranne.“ Das Wesentliche dieses Phänotyps findet sich auch in unserer F<sub>1</sub> wieder : mittelstarke *calcaroides*-Ausprägung in der oberen Ährenhälfte und fehlende Manifestierung wie meist bei *subcalcaroides* in der unteren Hälfte. Da bei unserem Bastard die gleichzeitig für unsere *calcaroides* typischen hinfälligen Grannen auch vertreten sind, habe ich den Erbgang dieses Merkmals als unvollständig dominant bezeichnet, während die F<sub>1</sub> von NÖTZELS Kreuzung intermediär ist. Seine beiden Mutanten unterscheiden sich nach seinen Angaben in charakteristischer Weise, so daß er Zwischenformen klassifizieren konnte. Meine Mutanten sind dagegen variabler, bilden fließende Übergänge, die zu einem 1 : 2 : 1 Verhältnis zahlenmäßig nicht ausreichen, so daß die Entscheidung für „unvollständig dominant“ unseren Befunden am besten gerecht wird. Beide Erbgänge sind in der umfangreichen Literatur bei multiplen Allelen die Regel, häufiger ist jedoch das intermediäre Verhalten (STERN).

Bei der Kreuzung *Hordeum trifurcatum* × *calcaroides* M 1574 stellte NÖTZEL ebenso wie wir Heterogenie zwischen dem Faktor für die Kapuzenbildung und dem mutierten Gen fest und findet ein Verhältnis von 9 *trifurcatum* : 4 *calcaroides* : 3 Grannen (n = 100). Danach sind außer den zu erwartenden 1/16 *calcaroides* (kkcc) auch die 3er Gruppe 1 KKcc + 2 Kkcc *calcaroides*-Typen. Das bedeutet, daß *calcaroides* im rezessiven Zustand cc epistatisch über das dominante Kapuzengen (KK oder Kk) ist. Ein derartiger Fall von Epistasie eines rezessiven Gens über ein dominantes ist

<sup>1</sup> Herr Prof. Dr. W. HOFFMANN, Halle-Hohenthurm, sandte mir freundlicherweise Muster beider Mutanten M 837 und M 1574, wofür ich ihm auch an dieser Stelle bestens danke.

meines Wissens noch nicht beschrieben worden. Eine Parallelkreuzung in unserem Material liegt in auswertbarer Form wegen zu geringer Zahlen leider nicht vor. Lediglich die Kreuzung des Allels *subcalcaroides*  $\times$  *Hordeum trifurcatum* wäre heranzuziehen, die in 12 *trifurcatum* : 3 begrannt : 1 *subcalcaroides* spaltet. Hier ist gegenüber NÖTZELS Befund bei der analogen 3er Gruppe 1 KKss + 2 Kkss der dominante Kapuzenfaktor epistatisch über das mutierte rezessive Gen. NÖTZEL hat bei seinem Material die entsprechende Kreuzung *H. trif.*  $\times$  M 837 nicht durchgeführt, so daß nur die Kreuzungen von *H. trif.* mit zwei verschiedenen Allelen des gleichen Mutationstyps zum Vergleich vorhanden sind. Der ist unmittelbar wohl nicht möglich, da die genetische Identität der beteiligten Typen nicht erwiesen ist. Immerhin gleichen sich die beiden allelen Mutantenpaare von NÖTZEL und mir in Phänotyp und Eigenschaft sowie der Kapuzengerste gegenüber in ihrer Rezessivität, so daß ein umgekehrtes epistatisches Verhalten zu *H. trifurcatum* unwahrscheinlich sein dürfte.

Anschließend wollen wir noch die beiden besprochenen röntgeninduzierten *calcaroides*-Mutanten der von GUSTAFSSON gefundenen spontanen Mutante *calcaroides* gegenüberstellen, die den beiden erstgenannten Formen ihren Namen gegeben hat. GUSTAFSSONS Mutante ist variabler und weniger penetrant als die Halense und Gaterslebener Form. Sie gleicht in diesen beiden Punkten mehr unserer *subcalcaroides*, andererseits entspricht sie in der schwachen Vitalität und der mittelstarken Expressivität der Spelzenausbuchtungen unserer mittleren *calcaroides*-Modifikation, auch morphologisch. Sie ist also eine Art  $\pm$  Übergangstyp (vgl. Tab. 5). Einige pleiotrop bedingte Nebenmerkmale hat GUSTAFSSONS Mutante allein: große Seitenährchen, starke Behaarung der Beutel- und Grannenbasis und frühes Vergilben der Blätter. Demgegenüber hat nur die Gaterslebener Mutante pleiotrop eine graugrüne Blattfarbe und etwas schmale Blätter vor dem Schossen. Die Manifestationsmöglichkeiten dieses im ganzen noch unausgeglichenen Typs sind also recht mannigfaltig.

Trotzdem ist er *H. trifurcatum* gegenüber morphologisch wie genetisch klar abgegrenzt, und diese genetische Verschiedenheit ist ohne Zweifel auch der Grund dafür, daß *H. distichon* in Svalöf, Halle und Gatersleben bisher nur zum *calcaroides*-Typ mutiert ist. Auch HARLAN hat 1931 in einer aus der Kreuzung zweier begrannter, mehrzeiliger Gersten entstandenen  $F_2$ -Population nur eine sterile kapuzenartige Mutante gefunden, die vielleicht der reinen Kapuzenform etwas näher steht als *calcaroides*. Noch niemals aber ist eine echte Kapuze, wie sie *H. trifurcatum* darstellt, mutativ gefunden worden. Das liegt offenbar an der Rezessivität der meisten Mutationen und auch der *calcaroides*, während die wohlgestaltete Kapuze zu den ganz seltenen dominanten Gerstenmutanten gehört. Vorausgesetzt, daß dieses Merkmal bei mehrzeiliger Gerste wirklich mutativ entstanden ist, wie es auch HARLAN und DE VRIES vermuten. v. UBISCH konnte demgegenüber nachweisen, daß die Kapuze eine Mißbildung ist, die durch das Zusammentreten zweier nicht zueinander passender Faktoren für Grannenzahl hervorgerufen wird. Die Kapuze kann sicher auf beiden Wegen, mutativ und durch Kreuzung, entstanden sein. Dafür spricht auch ihr verschiedenes genetisches Verhalten,

das v. UBISCH und HUBER eingehend analysiert haben. Bei zweizeiliger Gerste ist die Kapuze bekanntlich nur als Kreuzungsprodukt aufgetreten aber nicht als Mutante, wie aus der Zusammenstellung von MANSFELD klar hervorgeht.

Die beiden Mutanten *subcalcaroides* und *calcaroides* verdienen auch wegen ihrer variablen Genmanifestierung Interesse. Diese Erscheinung ist eingehend an zoologischen Objekten, weniger häufig dagegen an botanischen untersucht worden. STUBBE (1938) hat das gesamte Material zusammenfassend dargestellt und selbst (1935, 1938) zwei solche Beispiele bei den *Antirrhinum*-Mutanten *Acorrugata* und *tardata* analysiert, ebenso wie ROTHE bei der Mutante *subconnata* I. Die Genmanifestierung kann nach diesen Untersuchungen durch vier Faktoren beeinflußt werden: durch Umwelteinflüsse, durch das mutierte Gen selbst, durch Modifikatoren wie Intensivierungs- und Hemmungsgene oder durch ein neues genotypisches Milieu.

In unserem Fall ist die wechselnde Manifestierung des betreffenden Phäns ohne Zweifel durch das mutierte Gen selbst ausgelöst worden. Das zeigt sich besonders deutlich an den nicht manifestierten, phänotypisch normal begrannten *subcalcaroides*-Pflanzen, die stets zu einem bestimmten Prozentsatz — etwa 5% — in den Parzellen dieser Mutante auftreten. Deren Nachkommen haben, wie Tabelle 10 zeigt, wieder die gleiche Zusammensetzung wie die Gesamtheit des vorjährigen *subcalcaroides*-Bestandes: 95% sind Mutanten mit der charakteristischen Einbuchtung oder Flügelbildung an der Grannenbasis, während 5% erneut äußerlich normale Grannen tragen. Bei verschiedenen stark manifestierten Mutanten enthalten die Einzelnachkommen ebenfalls wieder die ganze Variationsbreite des Merkmals. Eine Auslese auf bestimmte Ausprägungsgrade ist daher nicht möglich. Das beweist, daß allen Manifestationsstufen bis zur fehlenden Manifestierung hin das gleiche Gen zugrunde liegt; was noch besonders dadurch unterstrichen wird, daß die ganze Stufenleiter der Möglichkeiten nicht nur an einer Pflanze, sondern im Rahmen des Möglichen oft sogar innerhalb einer Ähre realisiert wird.

Tabelle 10. Prozentsatz nicht manifestierter normal begrannter Pflanzen bei *subcalcaroides*.

Typ	Nachkommen		%
	<i>subcalcaroides</i>	normal begrannt	
<i>subcalcaroides</i>	573	28	4,66
normal begrannt	581	34	5,52

So kann, worauf ich schon zu Beginn hingewiesen habe, fast die untere Ährenhälfte normal begrannt sein, während etwa von der Mitte bis zur Ährenspitze das mutierte Merkmal, oft mit zunehmender Expressivität, ausgebildet ist. Eine Regelmäßigkeit bezüglich der inter- oder intraspicalen Merkmalsausbildung besteht nicht. Daher sind auch die einzelnen Pflanzen der Mutante uneinheitlich. Sie brauchen es aber nicht immer zu sein. Der Typ kann auch innerhalb einer Ähre, einer Pflanze oder bei mehreren Pflanzen einheitlicher sein. Diese große Variabilität der *subcalcaroides* ist in 4 Generationen immer wieder beobachtet worden und schließt — vor allem die Form der intraspicalen Variabilität — damit die Anwesenheit von Modifikationsgenen aus. Somit können wir also

die Gesamtheit der Erscheinungen der Mutante *subcalcaroides* dem mutierten Allel selbst zuschreiben.

Unsere Mutante *calcaroides* ist weniger variabel als die eben besprochene allele Form. Doch grundsätzlich verlaufen ihre Manifestationsschwankungen gleich. Auch hier steigert sich die Expressivität oft in Richtung basal  $\rightarrow$  terminal. Die starke Merkmalsausprägung kann etwa mit helmartigen Ausstülpungen in der basalen Ährenhälfte verschieden hoch beginnen und apical mit der stärkeren Beutelform enden, oder diese ist basal inseriert und geht apical in die sehr starke, ausgeschnittene zurückgezogene „Kapuze“ über. Die gebutelten Formen können aber auch einheitlich an der Ähre auftreten. Beginnt das Merkmal schließlich schon basal mit der ausgeschnittenen „Kapuze“, dem stärksten Ausprägungsgrad, so ist dieser Typ immer konstant. Eine Auslese auf bestimmte Typen ist hier ebensowenig möglich wie bei *subcalcaroides*, so daß auch bei *calcaroides* nur das mutierte Allel selbst die variable Manifestierung des Merkmals bewirkt.

Über die genetischen Beziehungen zwischen Expressivität und Penetranz bei den beiden Mutanten ist folgendes zu sagen. Wir wissen aus der Literatur, daß diese beiden für die Intensität der Merkmalsausprägung verantwortlichen Faktoren von Fall zu Fall verschieden vererbt werden können, sowohl zusammen durch ein Gen wie auch unabhängig durch je ein Gen. In unseren beiden Beispielen sprechen die Beobachtungen für positiv korrelierte Vererbung durch ein Gen. Das zeigen die extremen Ausbildungen der Merkmale deutlich. Bei *calcaroides* manifestiert sich der stärkste Typ, die ausgeschnittene „Kapuze“, stets an der ganzen Ähre, sie ist — wie sonst die meisten Merkmale — konstant, während wir umgekehrt bei *subcalcaroides* die schwächste, sich gerade noch manifestierende Form mit kleinen, oft kaum erkennbaren Flügelsäumen nur an einem oder zwei Ährchen der Spitze vorfinden. Die weniger schwachen Ausbildungsstufen dagegen beginnen tiefer, etwa um die Ährenmitte herum. Umgekehrt setzen die weniger starken Grade von *calcaroides* zwar noch in der unteren Ährenhälfte, aber nicht ganz unten an, sondern spätestens am Ende des ersten Drittels. Das ist im allgemeinen die Regel, so daß wir sagen können: Expressivität und Penetranz nehmen gleichsinnig zu und ab.

Es gibt aber auch Ausnahmen. Gelegentlich treten nämlich, worauf ich schon hingewiesen habe, bei *subcalcaroides* stärker expressive, sonst nur von *calcaroides* her bekannte Beutelformen mit der schwachen, für *subcalcaroides* typischen Penetranz auf, deren Nachkommen dann neben überwiegend klaren *subcalcaroides*-Pflanzen wieder einige solche Übergangsexemplare aufweisen (Abb. 6). Die sonst durchweg positive Korrelation von Penetranz und Expressivität der Merkmale ist hier also modifikativ durchbrochen worden. Das sind Manifestierungen, wie sie auch bei den Bastarden unserer Kreuzung *calcaroides*  $\times$  *subcalcaroides* — gleichzeitig mit großen sterilen Seitenährchen — auftreten. Genau diesen Typ stellt außerdem, von einigen pleiotrop bedingten Nebenmerkmalen abgesehen, GUSTAFSSONS spontane Mutante *calcaroides* dar. Dieses Phän ist also bezüglich der Expressivität und Penetranz negativ korreliert und kann somit als Modifikation, als Bastard und als Mutante auftreten. Es ist damit ein Beispiel für Heterogenie gleicher Phäne. Wenn ich vorhin sagte, daß bei unseren zwei Mutanten

die Expressivität und Penetranz positiv korreliert sind, so trifft das zwar für die reinen Formen, aber nicht für ihre  $F_1$  zu. Wahrscheinlich ist das neue genotypische Milieu für die Störung der Korrelation verantwortlich. Auch GUSTAFSSON (1953) konnte bei seinen Gerstenversuchen zeigen, daß Mutanten bei Kreuzung miteinander „ein Reaktionsvermögen eigener Art haben, das je nach Umweltverhältnissen und genotypischem Milieu wechseln kann“.

Eine weitere Frage wäre die Beeinflussbarkeit der Mutanten durch Umweltfaktoren, die jedoch nicht untersucht worden ist.

Anschließend sei noch auf einige entwicklungs-geschichtliche Gesichtspunkte hingewiesen. HELM hat kürzlich in einer eingehenden und aufschlußreichen Untersuchung über die Ontogenese der Kapuzen bei den Kapuzengersten, unserer Mutante *calcaroides* und den *inflatum*-Weizen nachgewiesen, daß die verschiedenen starken Ausprägungsformen der *calcaroides* (Abb. 1) manifest gewordene Entwicklungsstadien der Kapuzenbildung sind. Wir können die reinen Kapuzenentwicklungsgeschichtlich daher als Endstadium ansprechen, das bei der von uns zur Kreuzung benutzten *H. trifurcatum* in fast allen Fällen ein eindeutig anderes morphologisches Bild als *calcaroides* bietet. So ist *H. trif.* im allgemeinen sekundär unbegrenzt gegenüber der Mutante mit ihren nach der Blüte hinfalligen, gekräuselten und häufig vor der Ernte abfallenden Grannen. Ist dieses Unterscheidungsmerkmal nicht mehr erkennbar, wie etwa bei Untersuchungen nach der Ernte, dann können auch gelegentlich Verwechslungen mit *calcaroides*-ähnlichen Modifikationen der *H. trifurcatum* vorkommen, die erst durch die Nachkommenschaftsprüfung zu identifizieren sind. Dazu gehört z. B. der in Abb. 7 dargestellte „Lochtyp“ Nr. 5. HARLAN hat unter seinen Kapuzenvarianten ebenfalls eine Form abgebildet, die unserem stark expressiven Typ sehr ähnelt, aber auch grannenlos ist.

Ebenso wie die Kapuzenbildungen von *H. trifurcatum* in dieser Weise mitunter Ähnlichkeiten mit der *calcaroides*-„Kapuze“ aufweisen, also ontogenetisch zu früheren Entwicklungsstadien variieren, bildet auch *calcaroides* selbst nur solche rückläufigen Modifikationen in Richtung *subcalcaroides* aus, niemals dagegen transgrediert sie über die extreme Form mit dem aufgeschnittenen Säckchen zur echten zipfligen Kapuze.

Das Vorkommen von zusätzlichen Blütenanlagen, die bei *H. trifurcatum* immer vorhanden sind, wechselt offenbar bei den Mutanten. Während sie bei unserer *calcaroides* nach den Untersuchungen von HELM immer fehlen, fand NÖTZEL bei seiner *calcaroides* hin und wieder Blütenanlagen beiderlei Geschlechts. GUSTAFSSON macht hierüber keine Angaben. Der Nachweis, daß Blüten angelegt werden können, rückt die Mutante ontogenetisch dicht an *H. trifurcatum* heran.

Über die ontogenetischen Beziehungen zwischen *subcalcaroides* und der *inflatum*-Spelze des Weizens ist folgendes zu sagen. Als  $\pm$  charakteristischer Typ für die Mutante *subcalcaroides* kann in Abb. 4 die Form Nr. 2 mit der leichten Einbuchtung der Spelzenspitze und mit Flügeln gelten. Oft sind auch — wie schon erwähnt — ausschließlich Flügelsäume vorhanden, oder die Mutante ist überhaupt nicht manifestiert. Ähnlich schwach ist nach HELM auch beim *inflatum*-

Weizen die Ausprägungsstärke, im ganzen sogar so schwach, daß hier die Flügelsäume das Hauptmerkmal bilden, ohne daß aber Entwicklungsstadien mit gleichzeitig etwas eingekrümmter Spelzenspitze, die teilweise sogar, wohl mehr summarisch, als Kapuzen bezeichnet werden, fehlen (LEIN, GÖKGÖL, WATKINS a. ELLERTON). Die im einzelnen schon beschriebene, für *subcalcaroides* charakteristische schwache und sehr variable Penetranz deckt sich ebenfalls mit HELMS Angaben über die *inflatum*-Weizenspelzen, wenn er ausführt (S. 134): „daß das *inflatum*-Merkmal — im Gegensatz zu dem der Kapuze — sehr variabel manifestiert ist. Es kann durchaus nicht an allen Ähren einer Varietät immer vorgefunden werden, an einem Teil derselben zeigen sich nur die eben genannten Begleiterscheinungen. Weiterhin kann das Ausmaß der häutigen Saum- und Flügelbildungen sowohl innerhalb einer Ähre als auch innerhalb eines Ährchens recht unterschiedlich sein. Besonders begünstigt in der Ausbildung inflater Spelzen ist meist die obere Ährenhälfte.“

Auch Grannenverbiegungen an der Basis kommen bei *inflatum* und *subcalcaroides* in gleicher Weise vor.

Eine Eigentümlichkeit des *inflatum*-Weizens allein ist die mit ihm verbundene Grannenhemmung, während die *subcalcaroides*-Gerste lange Grannen besitzt.

Im ganzen gleichen sich aber beide Typen so sehr, daß wir in beiden Gattungen die gleiche Ontogenese und demnach die Formen als Parallelvariationen annehmen können, wenn auch mit etwas verschiedenen Endpunkten der Entwicklung, wobei, wie auch HELM betont, die schwächere Manifestationsstufe das erste Entwicklungsstadium bildet. Das wäre in diesem Fall das *inflatum*-Merkmal und folglich als nächstes Stadium die etwas stärkere Ausprägungsform *subcalcaroides*. Ihr schließt sich dann unmittelbar das Allel *calcaroides* mit dem starken Abwandlungsmuster an, und den Endpunkt dieser Entwicklung bildet *H. trifurcatum*. Es entsteht also folgende Reihe:

Normal begrannte Ausgangsform → *inflatum* → *subcalcaroides* → *calcaroides* → Kapuze.

### Zusammenfassung.

Die röntgeninduzierten Gerstenmutanten *subcalcaroides* und *calcaroides* sind manifest gewordene Entwicklungsstadien der Kapuzenbildung. Sie sind, vor allem *subcalcaroides*, in der Intensität der Manifestierung variabel. Ihr Erbgang ist bei Kreuzung mit der zweizeiligen Ausgangsform rezessiv; bei Kreuzung miteinander dominiert *calcaroides* unvollständig über *subcalcaroides*. Beide Mutanten sind Glieder einer Serie multipler Allele; gegenüber dem dominanten Kapuzenfaktor von *H. trifurcatum* verhalten sie sich heterogen und rezessiv, so daß die Kreuzung zwischen *H. trifurcatum* und *subcalcaroides* digen in 12 *trifurcatum*: 3 normal begrannt: 1 *subcalcaroides* spaltet. Der Kapuzenfaktor ist epistatisch über das *subcalcaroides*-Gen. Die entsprechende Kreuzung *H. trif.* × *calcaroides* spaltet auch erwartungsgemäß digen.

Eine Untersuchung mit analogen Mutanten wird diskutiert. Die drei bekannt gewordenen *calcaroides*-Mutanten haben — wenn auch etwas variiert — den gleichen Bauplan.

Die variable Genmanifestierung von *subcalcaroides* und *calcaroides* beruht auf dem mutierten Gen selbst. Die Expressivität und Penetranz ihrer Merkmalsausprägung nimmt — von Ausnahmen abgesehen — gleichsinnig ab und zu. In der F<sub>1</sub> beider Mutanten wird diese positive Korrelation durchbrochen.

Die Gerstenmutante *subcalcaroides* und das *inflatum*-Merkmal des Weizens stellen Parallelvariationen mit etwas verschiedenen Endpunkten der Entwicklung dar, so daß die Ontogenese der Kapuze in folgenden Stufen verläuft: normal begrannte Ausgangsform → *inflatum* → *subcalcaroides* → *calcaroides* → Kapuze.

### Literatur.

1. BANDLOW, G.: Mutationsversuche an Kulturpflanzen. II. Züchterisch wertvolle Mutanten bei Sommer- und Wintergersten. Züchter 21, 357—363 (1951).
2. GÖKGÖL, M.: Turkiye Bugdaylari. Die türkischen Weizen, Tom. II Ankara (mit deutscher Zusammenfassung) (1939).
3. GUSTAFSSON, Å.: Mutations in agricultural plants. Hereditas 33, 1—100 (1947).
4. GUSTAFSSON, Å.: The cooperation of genotypes in barley. Hereditas 39, 1—18 (1953).
5. HARLAN, H. V.: The origin of hooded barley. J. of Heredity 22, 264—272 (1931).
6. HELM, J.: Zur Ontogenese der Kapuze bei Kapuzengersten und der inflaten Spelzen beim Weizen. Flora 139, 98—147 (1952).
7. HOFFMANN, W.: Ergebnisse der Mutationszüchtung. Vorträge über Pflanzenzüchtung 1951. Land- und Forstwissenschaftl. Forschungsrat. Bonn 1953.
8. HUBER, J. A.: Vererbungsstudien an Gerstenkreuzungen. II. Zur Genetik der Gerstenähre. Z. f. Pflanzenzüchtung 16, 394—464 (1931).
9. LEIN, A.: Asiatische Weizensortimente. Kühn Archiv 62, 216—310 (1949).
10. MANSFELD, R.: Das morphologische System der Saatgerste, *Hordeum vulgare* L. s. L. Züchter 20, 8—24 (1950).
11. NÖRZEL, H.: Genetische Untersuchungen an röntgeninduzierten Gerstenmutanten. Kühn Archiv 66, 72—132 (1952).
12. ROTHE, H.: Morphologisch-entwicklungsgeschichtliche und genetische Analyse einer sich variabel manifestierenden Mutation von *Antirrhinum majus* L. Z. f. ind. A. u. Vererbungslehre 84, 74—132 (1951).
13. SIRKS, M. J.: Handboek der algemene Erfelighheidsleer. 'S-Gravenhage (1951).
14. STERN, C.: Multiple Allelie. Hdb. d. Vererbungswissenschaft I, Berlin (1930).
15. STUBBE, H.: Das Merkmal *Acorrugata*, eine willkürlich auslösbare, dominante und labile Genmutation von *Antirrhinum majus* L. Nachrichten d. Ges. d. Wiss. Göttingen. Math.-Physik. Kl. 57—87 (1935).
16. STUBBE, H.: Genmutation. Hdb. d. Vererbungswissenschaft II F, Berlin (1938).
17. STUBBE, H.: Zur Analyse einer dominant wirkenden, sich variabel manifestierenden Mutation von *Antirrhinum majus*. Biol. Zentralblatt 58, 394—407 (1938).
18. STUBBE, H. u. G. BANDLOW: Mutationsversuche an Kulturpflanzen. I. Röntgenbestrahlungen von Winter- und Sommergersten. Züchter 17/18, 366—374 (1947).
19. v. UBISCH, G.: III. Beitrag zu einer Faktorenanalyse der Gerste. Z. f. ind. A. u. Vererbungslehre 25, 198—210, (1921).
20. v. UBISCH, G.: IV. Beitrag zu einer Faktorenanalyse der Gerste. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 41, 79—84 (1923).
21. de VRIES, H.: Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Übertragen von Klebahn. Berlin 1906.
22. WATKINS, A. E. a. S. ELLERTON, Variation and genetics of the awn in *Triticum*. J. of Genetics 40, 243—270 (1940).