

F. SCHULZ: Das Frostproblem im Obstbau. München: Bayrischer Landwirtschaftsverlag 1955. — 8. KOBEL, F.: Die Kirschenarten der Deutschen Schweiz. Benteli, Bern-Bümplitz 1937. — 9. KOHL: Briefliche Mitteilung der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Astronomisches Recheninstitut. — 10. KÖPPEN, W.: Grundriß der Klimakunde. Berlin: Walter de Gruyter u. Co. 1931. — 11. LANG, A.: Beiträge zur Genetik des Photoperiodismus. II. Photoperiodismus und Autopolyploidie. Z. f. Naturforsch. 2b, S. 36—44 (1947). — 12. MELCHERS, G.: Die Ursachen für die bessere Anpassungsfähigkeit der Polyploiden. Z. f. Naturforschung 1, S. 160—165 (1946). — 13. MOSCHKOW, B. S.: Photoperiodismus und Frosthärte ausdauernder Gewächse. Planta 23, 774—803 (1935). 14. MURAWSKI, H. und W. BLASSE: Untersuchungen an autotetraploiden Formen von *Prunus cerasifera* Ehrh. I. Morphologische, pomologische und zytologische Untersuchungen. Der Züchter 24, 4—11 (1954). — 15. MURAWSKI, H. und E. WIELOCH: Türkische Pflaumen für den Anbau auf leichten Böden. Der Deutsche Gartenbau 2, Nr. 6 (1955). — 16. MURAWSKI, H.: Über vorläufige Versuchsergebnisse mit Müncheberger Pflaumenstammbildnern. Archiv für Gartenbau 2, 222—235 (1954). — 17. RÖDER, K.: Sortenkundliche Untersuchungen an *Prunus domestica*. Kühn-Archiv 54, 1—132 (1940). — 18. RYBIN, W. A.: Spontane und experimentell erzeugte Bastarde zwischen Schwarzdorn und Kirschkpflaume und das Abstammungsproblem der Kulturpflaume. Planta 25, 22—58 (1936). — 19. SCHMIDT,

M.: Untersuchungen über den züchterischen Wert von Sämlingen der Kirschkpflaume, *Prunus cerasifera* Ehrh. Gartenbauwiss. 15, 247—331 (1941). — 20. SCHMIDT, M.: Beiträge zur Züchtung frostwiderstandsfähiger Obstsorten. Der Züchter 14, 1—19 (1942). — 21. SCHWANITZ, F.: Die Zellgröße als Grundelement in Phylogenese und Ontogenese. Der Züchter 23, 17—44 (1953). — 22. SERGEEV, L. I.: Biologische Analyse des Jahreszyklus der Entwicklung von Obstkulturen und ihre Bedeutung. Selecija i. Semenovodstvo 19, 27—33 (1952). — 23. STOCKER, O.: Beiträge zur Theorie der Dürre-resistenz. Planta 35, 445—466 (1948). — 24. STOCKER, O.: Probleme der pflanzlichen Dürre-resistenz. Naturwiss. 34, 362—371 (1947). — 25. TUMANOV, J. J.: Die Abhärtung winterannueller Pflanzen gegen niedrige Temperaturen. Phytopathologische Z. (1931). — 26. VAARAMA, A.: Meiosis and polyploid characters in the tetraploid apple variety Hibernal. Hereditas 34, 147—160 (1948). — 27. WALTER, H.: Die Hydratur der Pflanze. Jena: Fischer 1931. — 28. WALTER, H.: Grundlagen des Pflanzenlebens. Bd. I. Stuttgart: Eugen Ulmer 1950. — 29. WETTSTEIN, F. v.: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage I. Z. ind. Abst. 33, 1—126 (1924). — 30. ZISTLER, P.: Die Temperaturverhältnisse der Türkei, der Scirocco. Zum Klima der Türkei. Nr. 2. Leipzig 1926. — 31. ZWINTZSCHER, M.: Experimentelle Untersuchungen zur Züchtung von Obstgehölzen mit frostwiderstandsfähigen Fruchtknospen und Blüten I. Z. f. Pflanzenzüchtg. 26, 245—352 (1944).

Aus dem Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung der Technischen Universität Berlin

## Über strahleninduzierte Letalfaktoren im S-Chromosom von *Matthiola incana* R. BR.

Von G. BETHMANN

Mit 3 Abbildungen

### Einleitung

Für das eigenartige „Immerspalten“ der Kulturlevkojen, das aus den einfach blühenden Pflanzen einer zu ungefähr gleichen Teilen aus einfachen und gefüllten bestehenden Nachkommenschaft immer wieder eine 1:1 spaltende Population entstehen läßt, ist, wie KAPPERT (1937) nachwies, ein gonischer Letalfaktor verantwortlich. Dieser mit dem Gen für einfache Blüte gekoppelte Faktor bedingt eine völlige Funktionsunfähigkeit der ihn führenden Pollen, während die ihn übertragenden Eizellen nicht oder doch nicht wesentlich geschädigt werden.

Die Übertragbarkeit des Einfachgens durch die Eizellen und das Fehlen funktionsfähiger Gonen im Pollen immerspaltender Typen läßt sich durch reziproke Kreuzungen zwischen Wildlevkojen und Immerspaltern zeigen (SAUNDERS 1911), deren Ergebnisse die folgende Übersicht bringt.

Kreuzungsmütter	Kreuzungsväter	F <sub>1</sub>	Nachkommenschaft
Immerspalter	Wildtyp	einfach	z. T. konst. einfach z. T. 3 einf. : 1 gef.
Wildtyp	Immerspalter	einfach	alle 3 einf. : 1 gef. spaltend

Aus der Kombination: homozygotisch einfacher Wildtyp mit immerspaltend einfacher Kulturlevkoje wird also nur ein einheitlicher, heterozygot einfacher F<sub>1</sub>-Genotyp erhalten, der in der Folgegeneration monohybrid spaltet, wenn der immerspaltende Typ der Pollenlieferant war. Der Pollen überträgt also nur das Gen für gefüllte Blüten. Wird die immerspaltende

Levkoje aber als Mutterpflanze benutzt, so entstehen zweierlei einfache F<sub>1</sub>-Genotypen, solche, die das Füllungen enthalten und wieder im 3:1-Verhältnis spalten, und homozygotisch einfache Typen. Es müssen somit die Eizellen der Immerspalter auch das Einfachgen übertragen. Bezeichnet man den Einfachfaktor mit S, sein Allel für gefüllte Blüten mit s, den Faktor, der die männlichen Gonen mit S funktionsunfähig macht mit let, sein normales Allel mit +, so ergibt sich folgendes Schema für den Erbgang der Blütenfüllung der Immerspalter:

Pollen	letS	+s
Eizellen: let S	-/- letS/+s = einf. blühende Immerspalter	
+ s	-/- +s/+s = gefüllt blühende, vollständig sterile Pflanzen	

Der Nachweis der Befruchtungsunfähigkeit von etwa 50% der von Immerspaltern erzeugten Pollen gelang experimentell noch nicht eindeutig, wenngleich Pollenkeimungsversuche WADDINGTONS und KUHN (1937) dafür zu sprechen scheinen. KAPPERT konnte dann alle beim Vorhandensein eines mit S gekoppelten gonischen Letalfaktors zu erwartenden Austauschtypen auffinden. 1932 entdeckte er in Kreuzungsnachkommenschaften von Immerspaltern als Mütter und konstant einfach blühenden Sippen als Väter + S/lets-Typen. Eine Pflanze, die nach Selbstung eine konstant einfache Nachkommenschaft gab, zeigte nach Bestäubung mit + s-Pollen von Immerspaltern eine 1 S:1 s-Spaltung, ein Beweis dafür, daß

die Pflanze vom Genotyp S/s war, daß aber ihr s-Pollen, wie die Selbstung zeigt, nicht funktionsfähig war, d. h. den Letalfaktor enthielt.

Eine Lokalisation des Letalfaktors gelang KAPPERT durch 3-Punktversuche, bei denen neben let und S das mit beiden Faktoren gekoppelte Gen W für weiße Blüten bzw. w für gelbe Blüten verwendet wurde. Die Versuche ergaben die Genanordnung let-S-W. Später traten im Material KAPPERTS (1937, 1940, 1951) spontan zwei weitere Letalfaktoren auf, die sich vom ersten durch ihre andere Lage in der S-Region: S-let-W und S-W-let, und eine damit verbundene Veränderung der Austauschverhältnisse unterschieden. Auch in bezug auf die Wirkung auf Gameten und Zygoten ergaben sich Unterschiede. Während nämlich der zuerst gefundene Letalfaktor auch eine gewisse, die Vitalität mindernde, Wirkung auf die Eizellen und Zygoten hat, die zu einem Defizit an einfachen Pflanzen führt, ist diese Wirkung bei den später aufgefundenen Letalfaktoren nicht mehr nachweisbar.

Über die Ursachen, die den bei *Matthiola* beobachteten Letalfaktoren zu Grunde liegen, kann bisher nichts gesagt werden. Zytologische Untersuchungen scheiterten stets an einer starken Verklumpung der für eine genauere Analyse allein geeigneten Pachytänchromosomen. PHILP und HUSKINS (1931) glaubten, das S-Chromosom durch die Beobachtung eines bei den Immerspaltern unpaarig und bei den normal spaltenden Sippen paarig auftretenden Trabantenchromosoms identifiziert zu haben. Ihre Angaben erwiesen sich aber nach Untersuchungen KUHNs und WESTERGAARDs als nicht haltbar (KUHN 1938 u. WESTERGAARD 1936). Die Ergebnisse KAPPERTS zeigten, daß sämtliche bisher bekannten Faktoren der S-Koppelungsgruppe mit Ausnahme des zuerst nachgewiesenen Letalfaktors auf derselben Seite von S lokalisiert sind, so daß aller Wahrscheinlichkeit nach let an einem Ende des S-Chromosoms liegt. Als Ursache des Letaleffektes kommen möglicherweise chromosomale Veränderungen, kleine Deletionen, Inversionen oder Translokationen in Frage, nachweisen ließen sie sich bisher jedoch nicht. KAPPERT (1940) schloß zwar aus der Austauschbehinderung zwischen S und W in bestimmten Sippen auf eine chromosomale Veränderung, die aber den let-Locus offenbar nicht umfaßte.

Die Tatsache, daß die bisher beobachteten, spontan entstandenen gonischen Letalfaktoren alle auf dem Abschnitt des S-Chromosoms entstanden, der das Gen für einfache Blüte trägt, führte nun zu der Frage, ob dieser Abschnitt, ähnlich etwa dem III. Segment des Y-Chromosoms von *Melandrium* (WESTERGAARD 1953), für die Funktion der männlichen Keimzellen eine ganz besondere Bedeutung hat, so daß Veränderungen, seien es Punktmutationen oder Strukturänderungen, an zahlreichen Loci auf die Funktionstüchtigkeit der männlichen Gonen wirken. Zur Klärung dieser Fragen wurden +S-führende *Matthiola*-Sippen mit Röntgenstrahlen behandelt und ihre Nachkommenschaften auf Letalfaktoren und deren Lage geprüft.

### Material und Methode

Als Ausgangsmaterial für die Versuche diente Saatgut der Sippe PO7, das im April 1953 mit Röntgendosen von 1500 bis 21000 r bestrahlt wurde. PO7 ist eine konstant einfache, helllaubige, gelb blühende Sippe

vom Genotyp  $\frac{S-c-w}{S-c-w}$ , wobei c einen mit S und w gekoppelten Chlorophyllfaktor darstellt, der als Signalfaktor bei den „allgefüllten“ Levkojenrassen von Bedeutung ist. Bei den „Allgefüllten“ ist C mit S und c mit s eng gekoppelt, so daß bereits in der Keimchale die später gefüllt blühenden Individuen (+sc/+sc) an der helleren, meist etwas gelblichen Farbe ihrer Kotyledonen erkannt werden können (KAPPERT 1940). C liegt zwischen S und W und zeigt bei Rassen des Handelssortimentes Austauschwerte mit S von etwa 1,2% und mit W von 2,3%.

Bestrahlt wurde in drei Gruppen. Bei den Gruppen 1 und 2 wurde die ganze Bestrahlungsdosis mit einem Male gegeben, in Gruppe 1 wurden die Samen vor der Bestrahlung 20 Stunden lang in Wasser eingequollen, bei Gruppe 2 ist trockenes Saatgut bestrahlt worden. In der 3. Gruppe wurde den trockenen Samen die Gesamtdosis in 2 Fraktionen gleicher oder unterschiedlicher Stärke im Abstand von 4 Tagen verabfolgt. Nach der Bestrahlung sind die Samen in Einheitserde ausgelegt, pikiert und später im Gewächshaus, im Kasten oder im Freiland ausgepflanzt worden.

1954 standen 1400 Nachkommenschaften der aus den bestrahlten Samen hervorgegangenen Pflanzen zu Testkreuzungen mit +sCW-Pollen verschiedener letSCW/+sCW-Sippen zur Verfügung. Je eine Blüte einiger Pflanzen jeder Nachkommenschaft wurde kurz vor dem Öffnen der Staubbeutel kastriert und bestäubt. Selbstbestäubungen, die bei der Kastration hin und wieder erfolgten, konnten später ausgeschieden werden, da die gelungenen Kreuzungen an der dunklen Keimblattfarbe der F<sub>1</sub>-Sämlinge erkannt werden konnten. Durchschnittlich 3 Pflanzen aus jeder der 1954 geernteten Kreuzungsschotten wurden 1955 ausgepflanzt und im Herbst desselben Jahres 50 bis 100 Samen jeder der 4618 F<sub>1</sub>-Pflanzen in Keimchalen ausgesät und die Spaltung in bezug auf die Blattfarbe festgestellt. Nachkommenschaften ohne einen im S-Chromosom durch die Bestrahlung induzierten Letaleffekt sollten eine 3 C:1 c-Spaltung zeigen, während Nachkommenschaften von Pflanzen mit einem nach let mutierten Locus, abgesehen von mehr oder weniger seltenen Austauschtypen, keine c/c-Typen bringen durften.

Nachkommenschaften mit einer extrem niedrigen Zahl helllaubiger Typen wurden 1956 in möglichst großem Umfang ausgepflanzt, um aus der Größe der verschiedenen Austauschklassen und aus dem Verhältnis von einfach blühenden zu gefüllt blühenden Pflanzen Schlüsse über die Lage des neuen Letalfaktors in der S-Koppelungsgruppe, über seine Austauschhäufigkeit mit den anderen Faktoren der S-Region und über seine Wirkungsphase — ob gonisch oder zygotisch — ziehen zu können. Zur Feststellung des Genotyps der Austauschpflanzen wurden 1957 kleinere Nachkommenschaften einiger Austauschindividuen herangezogen.

### Ergebnisse:

#### I. Durch die Bestrahlung induzierte Letalfaktoren

Die Nachkommenschaften der Kontrollkreuzungen von unbestrahlten  $\frac{S-c-w}{S-c-w}$ -Pflanzen mit s-C-W-Pollen spalteten bei den Probeaussaaten im Verhältnis 870 dunkellaubig:267 helllaubig und zeigten mit einem

$P = 0,24$  eine gute Übereinstimmung mit der erwarteten 3 C:1 c-Spaltung. Bei der großen Zahl der Prüfnummern des Bestrahlungsversuches war es nun nicht möglich, alle von der Erwartung abweichenden Aussaaten weiter zu bearbeiten. Es wurden daher willkürlich nur die Nachkommenschaften herausgegriffen, bei denen die Zahl der c-Typen 10% der Gesamtzahl nicht überschritt. Man verzichtete auf Grund dieser Maßnahme sicher auf die Erfassung mancher im Material vorliegenden Letalfaktoren, besonders aller Semital- und Subvitalfaktoren und aller der Faktoren, bei denen der  $letS/+s$ -Austausch zu einer Häufigkeit der c-Typen über 10% führte. Nicht erfaßt worden sind auch solche Faktoren, deren letale Phase erst nach dem Keimlingsstadium lag, und alle diejenigen, die in den anderen Chromosomen induziert wurden.

Die 30 bei der ersten Aussaat ausgewählten Nummern konnten in einer zweiten Aussaat erneut geprüft und nur noch bei 9 von ihnen ein Prozentsatz hellaubiger Pflanzen unterhalb der gewählten Grenze gefunden werden. In der Tabelle 1 sind die Ergebnisse der 1. und 2. Probeaussaat angeführt, die in die weitere Untersuchung einbezogenen 9 Nachkommenschaften stehen unter den laufenden Nummern 1 bis 9 an der Spitze der Übersicht. Bei der zweiten Probeaussaat wurden in der Mehrzahl der Fälle mehr hellaubige Pflanzen gefunden als in der ersten. Bei den Nummern 1 bis 9 waren die Unterschiede zwischen den Spaltungen der beiden Aussaaten nicht gesichert, bei den übrigen Nummern dagegen sind sie signifikant gewesen oder lagen an der Grenze der Signifikanz. Die Ursache der Differenzen liegt möglicherweise in schlechteren Lebensbedingungen für die hellaubigen Keimlinge bei der ersten Aussaat, die bereits im Herbst 1955 erfolgte, während die zweite erst im Frühjahr 1956 vorgenommen wurde, vielleicht auch in einem ungenügenden Reifezustand der c-Samen bei der ersten Aussaat (die

1. Aussaat erfolgte sofort nach der Ernte). Bei der 1. Aussaat mußten außerdem die Keimlinge bis zum Zeitpunkt einer Unterscheidungsmöglichkeit relativ lange in den Saatschalen stehen. Die Keimpflanzen wuchsen sehr langsam und die Farbunterschiede prägten sich erst spät aus, so daß die möglicherweise besonders umweltempfindlichen c-Typen vielleicht zum Teil schon vor der Bonitur eliminiert wurden.

Aus den S:s-Spaltungen der in der Tab. 2 angeführten Nachkommenschaften geht nun einwandfrei hervor, daß in der S-Region durch Röntgenstrahlen sowohl gonische als auch zygotische Letalfaktoren induziert werden können und daß sogar in dem genetisch kurzen Chromosomenstück zwischen den Genen c und w, wie später gezeigt werden wird, sowohl eine Mutation mit gonischer als auch eine Mutation mit zygotischer Letalwirkung erfolgen kann.

Tabelle 2. S:s-Spaltungsverhältnisse und Keimfähigkeit der Nachkommenschaften mit induzierten Letalfaktoren.

Aussaat-Nr.	n	einfach	gefüllt	% einf.	% gef.	Keimfähigkeit %
93 A3	423	286	137	67,61	32,39	92,7
141 D1	1144	653	491	57,09	42,91	96,3
189 B1	1123	559	564	49,78	50,22	95,0
189 B2	962	524	438	54,48	45,52	85,0
426 A3	860	493	367	57,33	42,67	86,4
438 B5	833	497	336	59,67	40,33	70,0
514 C2	131	70	61	53,44	46,56	56,1
537 D3	634	432	202	68,14	31,86	67,8
652 A5	274	177	97	64,57	35,43	71,0

Theoretisch wäre beim Vorhandensein eines gonischen Letalfaktors mit einer Penetranz von 100% und absoluter Koppelung zwischen S und  $let_g$  ( $let_g$  = gonischer Letalf.) ein 1 S:1 s-Verhältnis zu erwarten (Fig. 1). Ein zygotischer Letalfaktor ( $let_z$ ) dagegen sollte unter den gleichen Annahmen eine 2 S:1 s-Spaltung bedingen (Fig. 2).

Tabelle 1. C:c-Spaltungen der 1. und 2. Probeaussaat.

	Aussaat-Nr.	1. Probeaussaat		2. Probeaussaat	
		C	c	C	c
1.	93 A 3	43	1	62	1
2.	141 D 1	52	4	66	4
3.	189 B 1	52	—	79	6
4.	189 B 2	55	2	89	8
5.	426 A 3	61	5	83	8
6.	438 B 5	67	2	61	5
7.	514 C 2	32	1	49	2
8.	537 D 3	36	2	57	5
9.	652 A 5	47	2	59	5
10.	110 B 2	32	1	75	24
11.	127 A 3	58	3	83	17
12.	222 D 2	42	1	50	16
13.	333 D 3	29	1	47	10
14.	345 B 2	56	3	67	16
15.	363 A 1	58	5	56	15
16.	405 D 4	29	—	19	7
17.	438 D 2	69	5	42	10
18.	494 C 2	52	4	51	18
19.	537 D 4	58	4	89	19
20.	652 B 3	55	1	59	12
21.	680 C 2	24	1	44	12
22.	682 C 4	54	2	78	21
23.	787 G 5	30	3	59	22
24.	850 B 1	28	1	52	18
25.	918 D 4	82	8	83	21
26.	923 F 2	53	—	45	19
27.	923 H 1	37	1	50	18
28.	923 H 2	52	—	50	19
29.	923 H 3	59	2	59	11
30.	1372 C 1	55	2	48	14

Figur 1

	$let_gS$	+ s
$let_gS$	-/-	$\frac{let_gS}{+s}$
+ s	-/-	$\frac{+s}{+s}$

Figur 2

	$let_zS$	+ s
$let_zS$	-/-	$\frac{let_zS}{+s}$
+ s	$\frac{let_zS}{+s}$	$\frac{+s}{+s}$

Ein  $letS/+s$ -Austausch würde eine Verschiebung des S:s-Verhältnisses zugunsten der einfach blühenden Pflanzen zur Folge haben. Wir müssen also mit wachsendem Abstand zwischen  $let$  und S eine Verringerung der Gefülltenzahl erwarten, die bei einer Austauschhäufigkeit von 50% bis auf  $\frac{1}{4}$  der Gesamtzahl absinken würde, und zwar sowohl bei gonischer wie bei zygotischer Letalität. Der durch den Austausch bedingten Zunahme an einfach blühenden Pflanzen wirkt aber in den meisten immerspaltenden Sippen eine die  $let/+$ -Heterozygoten schwächende und ihren teilweisen Ausfall bedingende Wirkung des gonischen Letalfaktors entgegen (KAPPERT 1937).

Sehen wir uns die in der Tabelle 2 angeführten Spaltungszahlen an, so fallen die Nummern 93 A3, 537 D3 und 652 A5 durch ihr fast ideales 2 S:1 s-Verhältnis auf. Die Vermutung, daß diese Abweichung von dem normalen 3:1-Verhältnis durch rezessive zygotische Letalfaktoren bedingt wird, erwies sich durch das Auffinden der homozygot letalen Genotypen

als richtig. Schon bei der Aussaat 1956 fiel auf, daß bei der Nummer 93 A3 nur aus etwa 65,1% der ausgelegten Samen pikierfähige Jungpflanzen hervorgingen. Spätere Prüfungen von Einzelpflanzennachkommenschaften der F<sub>2</sub> brachten eine Klärung. Bei einer Keimfähigkeit von 92,7% konnten 26,9% der Keimlinge (678 normal:249 verkümmert) eine bestimmte Entwicklungsstufe nicht überschreiten. Sie bildeten normale, dunkelgrüne Keimblätter aus, hatten aber nur eine relativ kurze, oft etwas gekrümmte Wurzel, an der sich keine Wurzelhaare entwickelten. Häufig konnten sie die Deckschicht in der Keimchale nicht durchbrechen, blieben dicht unter der Erdoberfläche stecken, stießen die Samenhülle ab und bildeten im Vergleich zur unterentwickelten Wurzel relativ große Keimblätter aus (Abb. 1).

Pikierte man die in ihrer Entwicklung gehemmten Keimlinge, so streckte sich zwar nach einiger Zeit das Hypokotylet was, die Keimblätter vergrößerten sich geringfügig, und das erste Laubblattpaar wurde sichtbar; allmählich kam diese oberirdische Entwicklung aber völlig zum Stillstand, da die Wurzeln sich bräunten und abstarben.

Auch bei 537 D3 und 652 A5 konnten die homozygot Letalen, hier in Form von nicht keimfähigen, in ihrer Größe reduzierten Samen, aufgefunden werden (Tabelle 3).

Tabelle 3. Spaltungen in bezug auf die Samengröße

Aussaat-Nr.	normale Samen	kleine Samen
537 D 3	75,46 %	24,54 %
652 A 5	73,85 %	26,15 %

Bei 537 D3 wurden von 31 Einzelpflanzen je 6 bis 8 Schoten auf normale und kleine Samen ausgezählt. 26 der 31 untersuchten Pflanzen zeigten in bezug auf die Samengröße eine 3:1-Spaltung, und zwar wurden unter insgesamt 7532 Samen 5684 normale und 1848 kleine gezählt. Das entspricht einem Prozentsatz von 24,54% kleinen Samen. Die kleinen Samen erreichten etwa die halbe Größe der normalen, hatten oft einen etwas gekräuselten Flügelsaum, und Versuche, sie zum Keimen zu bringen, verliefen stets erfolglos (Abb. 2).

5 Pflanzen wurden gefunden, die bei 1224 gezählten Samen nur 32 kleine, d. h. 2,6%, aufwiesen. Wahrscheinlich handelt es sich bei diesen 5 Pflanzen um Individuen, bei denen das S-Chromosom den Letalfaktor durch Austausch verloren hat. Das würde einer Austauschhäufigkeit von etwas weniger als 20% entsprechen. Zu einer zuverlässigen Ermittlung reichen aber natürlich diese Zahlen nicht aus und machen eine weitere Prüfung notwendig.

Bei der Nachkommenschaft der Pflanze 652 A5 lag der Prozentsatz gefüllter Pflanzen mit 35,43% etwas höher als bei 537 D3, blieb aber innerhalb der zu-

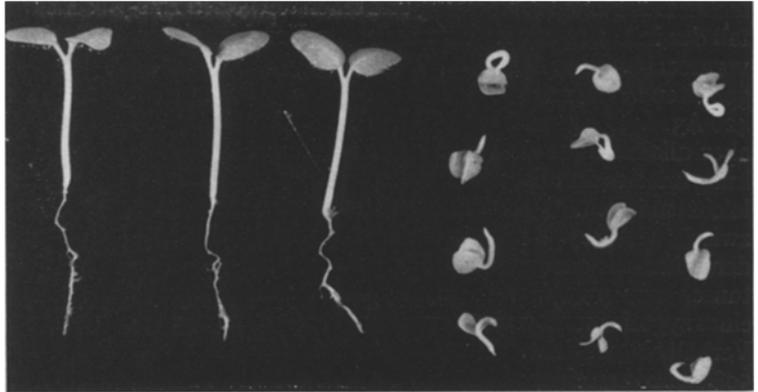


Abb. 1. Nr. 93 A 3. Links: normale Keimlinge, rechts: in der Entwicklung steckengebliebene Keimlinge.

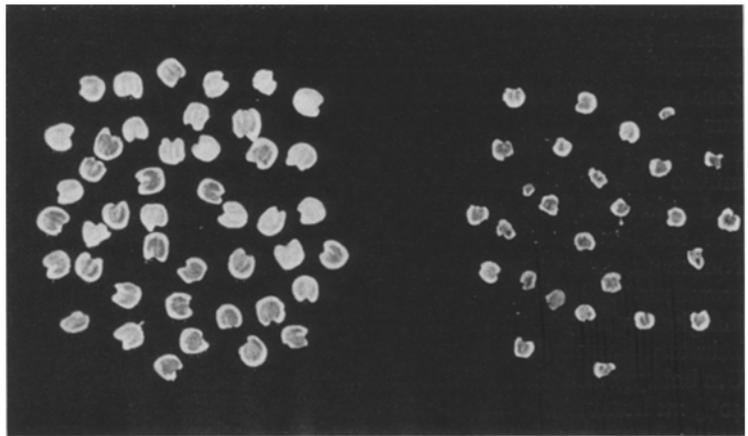


Abb. 2. Nr. 537 D 3. Links: normale Samen, rechts: kleine Samen.

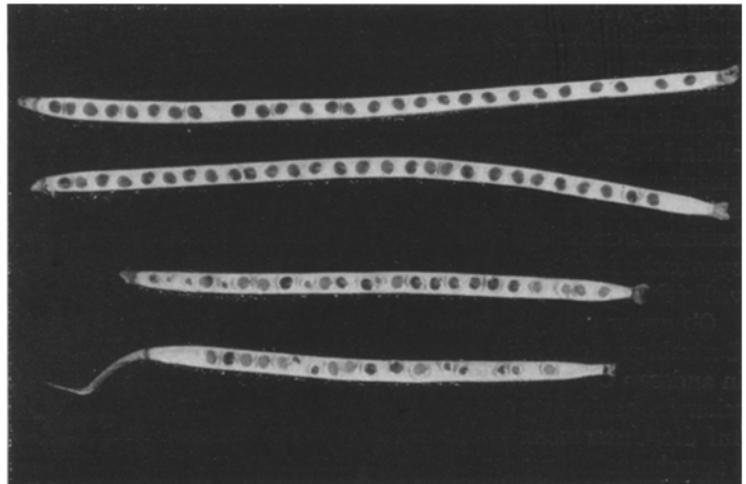


Abb. 3. Nr. 537 D 3. Oben: 2 Schoten der Pflanze S 7, die den Letalfaktor wahrscheinlich durch Austausch verloren hat. Unten: 2 Schoten einer Pflanze, bei der die kleinen Samen, die die homozygot Letalen darstellen, deutlich zu erkennen sind.

fälligen Schwankungen eines 2:1-Verhältnisses. Auch hier wurde eine Kategorie kleiner Samen gefunden, die unter insgesamt 5087 von 13 Einzelpflanzen stammenden Samen 26,15% ausmachten.

Für alle übrigen in Tabelle 2 angeführten Nummern ist aber eine zygote Letalität durchaus unwahrscheinlich. Prozentsätze an gefüllten blühenden Pflanzen, die  $\frac{1}{3}$  der Gesamtindividuenzahl einer Nachkommenschaft überschreiten, sind bei zygotischer Letalität nur zu erwarten, wenn der Letalfaktor bereits in ein-

facher Dosis eine Schwächung und einen teilweisen Ausfall der in bezug auf let heterozygoten Kombinationen verursacht. Eine Anzahl über 40 bis 50% und mehr an gefüllten Pflanzen, wie sie bei 141 D1, 189 B1, 189 B2 426 A3, 438 B5 und 514 C2 gefunden wurde, wäre aber allein schon als Folge einer gonischen Letalwirkung mit S mehr oder weniger eng gekoppelter Faktoren leicht möglich. Mit der Zunahme des Austausches zwischen let<sub>g</sub> und S muß ja die Zahl der einfach blühenden Pflanzen ansteigen, und bei einem let S/+s-Austausch von 33,3% wäre bereits das für die Wirkung eines zygotischen Letalfaktors charakteristische 2S:1 s-Verhältnis erreicht. Eine Austauschhäufigkeit von 50% würde zu einer weiteren Verminderung der Anzahl der gefüllten Genotypen bis auf 1/4 der Nachkommenschaft führen. Zwischen einer Füllungszahl von 1/4 und 1/3 kann also das Spaltungsverhältnis allein keinen Hinweis auf das Vorliegen einer gonischen oder zygotischen Letalwirkung geben. Eine über die zufälligen Schwankungen des 2:1-Verhältnisses hinausgehende Zahl von Gefüllten wäre aber bei zygotischer Letalität nur möglich, wenn der Letalfaktor auch einen Teil der Heterozygoten eliminierte. Diese Elimination müßte sich in Gestalt verkümmelter Samenanlagen und nicht keimfähiger Samen nachweisen lassen. Ein solcher Ausfall wurde aber bei den kritischen Nummern nicht beobachtet. Lediglich bei den Nachkommenschaften 438 B5 und 514 C2 mit einer Keimfähigkeit von 70 bzw. 56,1% könnten die nicht gekeimten Samen die homozygot Letalen darstellen. Um bei zygotischer Letalität zu einer Füllungszahl von 40% zu kommen, müßten aber außer den 25% homozygot Letalen noch etwa 1/4 der letS/+s-Zygoten, insgesamt also 37,5% aller Zygoten eliminiert werden. Außer den 30% keimunfähiger Samen sollten also noch 7,5% an irgendeiner Stelle ihrer Entwicklung steckengebliebener Samenanlagen nachzuweisen sein, sie konnten aber nicht gefunden werden. Das Spaltungsverhältnis bei 438 B5 ist daher sicher auf gonische Letalwirkung zurückzuführen. Zweifelhaft bleibt allein Nr. 514 C2, doch scheint hier für die auffallend niedrigere Keimfähigkeit ein schlechtes Ausreifen der Samen verantwortlich zu sein. Von den 9 untersuchten besitzen also mit Sicherheit 3 Nachkommenschaften zygotische Letalfaktoren im S-Chromosom, während 5, vielleicht sogar 6, einen gonischen Letalfaktor haben.

Ob außer den 5 bzw. 6 im S-Chromosom durch die Bestrahlung induzierten gonischen Letalfaktoren auch in anderen Chromosomen solche Mutationen mit gonischer Letalwirkung erfolgten, konnte wegen der allein auf die Untersuchung des S-Chromosoms gerichteten Versuchsanstellung im Rahmen dieser Arbeit nicht geklärt werden. In einer anderen am Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung studierten Bestrahlungsserie trat aber ein mit einem Zwergfaktor gekoppelter, vom S-Chromosom unabhängiger gonischer Letalfaktor auf (KAPPERT unveröffentlicht).

Die Wirkung aller bisher beobachteten gonischen Letalfaktoren äußert sich aber nicht in morphologisch feststellbaren Unterschieden der funktionsunfähigen und normalen Pollen. In dieser Beziehung verhalten sich also die gefundenen Letalfaktoren anders als die von STADLER (1933) beim Mais und SPENCER, SINGLETON und BLAKESLEE (1953, 1954) bei *Datura* nach einer Bestrahlung beobachteten gonischen Letalfaktoren, die zur Ausbildung zweier deutlich unter-

scheidbarer Kategorien von Pollenkörnern führten. Auch die von KAPPERT beschriebenen spontan aufgetretenen Faktoren bedingen keine morphologische Verschiedenheit der let- und +-Pollen.

Allem Anschein nach wurden zygotische Letalfaktoren auch in den anderen Chromosomen durch die Bestrahlung induziert. Bei einer Vielzahl von Nachkommenschaften, bei denen das beim Fehlen eines vom S-Chromosom ausgehenden zygotischen oder gonischen Letaleffektes zu erwartende 3 C:1 c-Verhältnis nicht gestört war, wurden etwa 25% verkümmerte Samen gefunden. Einige dieser Fälle sind in der Tab. 4 angeführt.

Tabelle 4. Das Verhältnis normale Samen : kleine Samen und die C:c-Spaltungsverhältnisse einiger Bestrahlungsnachkommenschaften.

Ernte-Nr.	normale Samen	kleine Samen	% kleine Samen	Probeausaat		Samengröße im Vergleich zu den normalen Samen
				C	c	
55 D 3	448	141	23,9	60	21	etwa 1/3
114 B 2	176	70	28,4	39	14	1/2 - 2/3
115 F 3	222	85	27,6	44	18	etwa 2/3
151 E 2	157	70	30,8	66	18	etwa 1/30
278 A 5	251	91	26,6	29	9	etwa 1/2
280 B 5	581	194	25,0	46	17	etwa 1/2

II. Die Lokalisation der Letalfaktoren im S-Chromosom

Bevor die Versuche einer Lagebestimmung der durch die Bestrahlung induzierten Letalfaktoren in Angriff genommen wurden, sollten erst einige Sorten des Handelssortimentes auf die Lokalisation des in ihnen wirksamen gonischen Letalfaktors in Verbindung mit den Genen S-C-W untersucht werden. Dazu wurden aus dem Sortiment der Firma Treppens u. Co., Berlin, eine Anzahl immerspaltender Sorten von der Konstitution  $\frac{SCW}{sCW}$  (KTr 1 bis KTr 6) oder  $\frac{SCW}{scW}$  (KTr 7—8, K 2098, KP 3508, KP 4338, KP 844 B und KP 844 E) als Mütter mit der „allgefüllten“ Sippe P 1141 =  $\frac{letSCw}{+scw}$  bestäubt.

Über die Lage des Letalfaktors im S-Chromosom der Kreuzungsmütter war nichts bekannt. Die F<sub>1</sub>-Pflanzen blühten isoliert ab, und 1955 wurden von jeder Kreuzung 1000 Samen ausgesät und die Pflanzen im Freiland weitergezogen. Bis auf die Nummern KP 4338 und KP 844 B zeigten alle Nachkommenschaften bereits in den Keimschalen das bei einem Gefülltenüberschuß zu erwartende Zuviel an hellaubigen Keimlingen (Tab. 5).

Tabelle 5. C:c-Spaltungen und Keimfähigkeit der Kreuzungsnachkommenschaften: Handelssorten × P 1141.

Aussaat-Nr.	Aussaatmenge	Keimfähigkeit in %	letSCw			% helllaubig
			C = dunkellaubig	c = helllaubig		
$\frac{SCW}{sCW}$ P ♀ =	KTr 1	1000	82,5	411	414	50,2
	KTr 2	1000	75,8	358	400	52,8
	KTr 3	1000	62,5	293	359	57,4
	KTr 4	1000	84,4	372	472	55,9
	KTr 5	1000	64,2	274	368	57,3
	KTr 6	1000	81,2	404	408	50,3
$\frac{SCW}{scW}$ P ♀ =	KTr 7	1000	72,7	343	384	52,8
	KTr 8	1000	65,5	303	352	53,7
	K 2098	1000	84,0	380	460	54,8
	KP 3508	1000	71,4	338	376	52,7
	KP 4338	1000	78,8	396	392	49,8
	KP 844 B	1000	68,0	344	336	49,4
KP 844 E	1000	72,8	352	376	51,7	

Nun entsprechen aber die Prozentsätze an helllaubigen Sämlingen noch nicht unbedingt den Gefülltenzahlen, da durch Austausch sowohl helllaubig einfache als auch dunkellaubig gefüllte Individuen entstehen und zu einer Differenz zwischen beiden Zahlen führen können. Wie aus Tab. 6 zu ersehen ist, lag aber der Gefülltenprozentsatz bei allen Nachkommenschaften über 50%.

Ein Gefülltenüberschuß trat bei den Untersuchungen KAPPERTS an den spontan aufgetretenen Letalfaktoren nur bei den Anordnungen let-S-W und S-let-W auf. War let rechts von W lokalisiert (S-W-let), so wurde, wie nach den Schemata I und II auf Seite 41 zu erwarten, die relative Anzahl der gefüllten gegenüber den einfachen reduziert (theoretisch von  $r + x$  auf  $r$ ). Dazu kam eine verminderte Wirkung von let auf die let-Eizellen und Zygoten, so daß die Zahl der gefüllten die 50% nicht mehr erreichte. Wenn diese verminderte Wirkung auf let-Eizellen und Zygoten eine Eigentümlichkeit aller rechts von W gelegener Letalfaktoren sein sollte, dann müßten diese in den hier untersuchten Sorten alle links von S oder irgendwo zwischen S und W lokalisiert angenommen werden. Für diese Lage spricht tatsächlich die Phaenotypenverteilung der herangezogenen  $F_2$ -Populationen (Tabelle 6), auf Grund deren sich auch bestimmte Lagemöglichkeiten ausschließen lassen.

Die Lagemöglichkeiten für den Letalfaktor sind: let-S-C-W oder S-let-C-W oder S-C-let-W oder S-C-W-let. In den Schemata III, IV, V und VI sind die sich aus den verschiedenen Faktorenanordnungen ergebenden Konsequenzen für den Austausch angeführt. Es wurden der Übersicht wegen nur die Eltern- und die Einfachausstauschgameten berücksichtigt, da die Austauschklassen doch hauptsächlich aus den Kombinationen der Einfachausstauschgameten mit den Elterngameten bestehen und die Doppelaustauschtypen und die Kombinationen zweier Einfachausstauschgameten wegen der relativ niedrigen Austauschwerte zahlenmäßig kaum

Schema I:  $\frac{\text{let-S-W}}{+ -s-w}$

	$\frac{y}{+sW}$	$\frac{x}{+sW} \frac{r}{+sw}$
r letSW x letSw y + SW	y	$r + x$
y letsw x + sW r + sw	y	$r + x$
einfach gefüllt	$\frac{r + x + 2y}{r + x}$	

Schema II:  $\frac{\text{S-W-let}}{s-w-+}$

	$\frac{x}{SW+} \frac{y}{Sw+}$	$\frac{r}{sw+}$
r SWlet x SW + y Sw +	$x + y$	r
y sWlet x swlet r sw +	$x + y$	r
einfach gefüllt	$\frac{r + 2(x + y)}{r}$	

Schema III:  $\frac{\text{let-S-C-W}}{+ -s-c-w}$

	$\frac{x}{+sCW}$	$\frac{y}{+sCW}$	$\frac{z}{+scW}$	$\frac{r}{+scw}$
r letSCW x + SCW y letScw z letSCw				II = ry I = rz
z + scW y + sCW x letscw r + scw				IV = rz III = ry
		III = ry; IV = rz		

I = SCw = rz
II = Scw = ry
III = sCW = 2 ry
IV = scW = 2 rz

Schema IV:  $\frac{\text{S-let-C-W}}{s-+-c-w}$

	$\frac{x}{S+cw}$	$\frac{y}{s+cW}$	$\frac{z}{s+cW}$	$\frac{r}{s+cw}$
r SletCW x S + cw y Sletcw z SletCw				II = rx II = ry I = rz
z s + cW y s + CW x sletCW r s + cw				IV = rz III = ry III = rx
	II = rx	III = ry	IV = rz	

I = SCw = rz
II = Scw = 2 rx + ry
III = sCW = 2 ry + rx
IV = scW = 2 rz

Schema V:  $\frac{\text{S-C-let-W}}{s-c-+-W}$

	$\frac{x}{Sc+w}$	$\frac{y}{SC+w}$	$\frac{z}{sc+W}$	$\frac{r}{sc+w}$
r SCletW x Sc + w y SC + w z SCletw				II = rx I = ry I = rz
z sc + W y sclet W x sCletW r sc + w				IV = rz IV = ry III = rx
	II = rx	I = ry	IV = rz	

I = SCw = 2 ry + rz
II = Scw = 2 rx
III = sCW = rx
IV = scW = 2 rz + ry

Schema VI:  $\frac{\text{S-C-W-let}}{s-c-w-+}$

	$\frac{x}{Scw+}$	$\frac{y}{SCw+}$	$\frac{z}{SCW+}$	$\frac{r}{scw+}$
r SCWlet x Scw + y SCw + z SCW +				II = rx I = ry
z scwlet y scWlet x sCWlet r scw +				IV = ry III = rx
	II = rx	I = ry		

I = SCw = 2 ry
II = Scw = 2 r
III = sCW = rx
IV = scW = ry

ins Gewicht fallen. Die Häufigkeit der Nichtaustauschgameten wurde in den Schemata mit r, die der Austauschgameten mit x, y und z bezeichnet.

Bei der Reihenfolge S-C-W-let müßten nach dem Schema VI, unter der Voraussetzung einer ungestörten Entwicklungsfähigkeit der s-let-Eizellen, etwa doppelt so viele einfach, hellgrün, gelbgrundige (S-c-w) wie gefüllt, dunkelgrün, weißgrundige (s-C-W-let) Typen (2 rx:rx) entstehen und außerdem etwa doppelt so

sich alle als frei von einem Letalfaktor erwiesen, durch einfachen Austausch möglich.

Zur Bestimmung der Lage und des Abstandes der Gene S, C und W voneinander wurden aus der Klasse der gefüllten Pflanzen die Austauschhäufigkeiten für den SC/sc-, CW/cw-, und SW/sw-Austausch bestimmt. Wie KAPPERT fand, ist nämlich die Berechnung aus der Kategorie der einfachen wegen des Ausfalls mancher Genkombinationen bei Gegenwart des Letalfaktors

Tabelle 6.  $F_2$ -Spaltungen der Kreuzungen: Handelssorte  $\times$  P 1141

$$P \delta = \frac{\text{letSCw}}{+scw}$$

Aussaat-Nr.	SCW	n	einf.:gef.	% gef.								
$P \delta = \frac{\text{SCW}}{\text{sCW}}$ KTr 1	384					12	20	385	801	384	417	52,1
	336					7	15	375	733	336	397	54,2
	282					6	15	342	645	282	363	56,3
	354			7		13	17	431	822	361	461	56,1
	258					7	10	351	626	258	368	58,8
	390					12	16	386	804	390	414	51,5
$P \delta = \frac{\text{SCW}}{\text{scW}}$ KTr 7	328	5		3	2	1	14	357	710	336	374	52,7
	296					5	14	335	650	296	354	54,5
	364					13	21	433	831	364	467	56,2
	310					10	16	349	685	310	375	54,7
	382					11	26	353	772	382	390	50,5
	319	7			1	11	17	317	672	326	346	51,5
	332	7				8	18	333	698	339	359	51,4

häufig einfach, dunkelgrün, gelbgrundige (S-C-w+) wie gefüllt, hellgrün, weißgrundige Pflanzen (2 ry:ry). Dies war aber in keiner der Nachkommenschaften der Fall. Bei der Reihenfolge S-C-let-W sollten ebenfalls doppelt so häufig einfach, hellgrün, gelbgrundige (S-c+w) wie gefüllt, dunkelgrün, weißgrundige (s-C-let-W) Pflanzen gefunden werden, S-c-w-Pflanzen traten aber niemals auf. Übrig bleiben nur die Möglichkeiten let-S-C-W und S-let-C-W. Bei beiden Anordnungen entstehen durch einfachen Austausch letalfaktorfrem sCW- und scW-Pflanzen etwa mit der zweifachen Häufigkeit der letalfaktortragenden Scw- und SCw-Individuen. Letztere traten aber nicht in allen Fällen auf, sie sind wahrscheinlich, wie es KAPPERT auch für bestimmte Sippen annahm, nicht lebensfähig, sei es, daß bereits die Gameten, sei es, daß die letalfaktortragenden Zygoten eliminiert werden. Wurden, wie zum Beispiel bei KP 844 B und KP 844 E, SCw-Pflanzen gefunden, so zeigten ihre Nachkommenschaften stets, wie man es von  $\frac{\text{letSCw}}{+scw}$ - bzw.  $\frac{\text{SletCw}}{s+cw}$ -Pflanzen erwarten sollte, eine 1SCw:1scw-Spaltung. Bei der Reihenfolge S-let-C-W müssen durch einen Slet/s+-Austausch zwar neben sletCW-Gameten auch S+cw-Keimzellen entstehen. Möglicherweise ist die S-let-Koppelung aber so eng, daß diese in den vorliegenden Nachkommenschaften gar nicht zu erwarten sind. Eine endgültige Entscheidung, ob die Reihenfolge let-S-C-W oder S-let-C-W vorliegt, wäre erst durch das Auftreten von letalfaktorfrem  $\frac{\text{SCW}}{\text{scw}}$ -Genotypen oder von  $\frac{\text{letSCW}}{+scw}$ -Pflanzen möglich, da diese bei der Anordnung let-S-C-W durch einfachen Austausch entstehen könnten, bei der Reihenfolge S-let-C-W dagegen nur durch doppelten. Für die Spaltungen der Nummern KTr 4 und KTr 7 wurden bisher keine Erklärungsmöglichkeiten gefunden. Keine der überhaupt denkbaren Anordnungen macht die Entstehung der einfach, hellgrün, weißgrundigen Typen (S-c-W), die

(z. B. von letSw-Kombinationen in den Nachkommenschaften von  $\frac{\text{letSW}}{+sw}$ -Pflanzen) sehr unzuverlässig. Die nach den bisherigen Ergebnissen mögliche Lage des Letalfaktors: let-S-C oder S-let-C, hat auf die Berechnung keinen Einfluß. Wie das Schema zeigt, ist in jedem Fall die Zahl der gefüllt dunkelgrünen Pflanzen, ebenso wie die der gefüllt weißen im Verhältnis zur Gesamtzahl aller gefüllten =  $\frac{x^2+2rx}{r+x}$

Bei einer Genfolge S-let-C-W würde allerdings aller Wahrscheinlichkeit nach der Austausch zwischen S und C bzw. S und W erschwert, und die Berechnung müßte einen geringeren x-Wert ergeben. Im übrigen spricht das Ausbleiben der Austauschkombination S+cw unter 4364 einfach blühenden Pflanzen für die Genfolge let-S-C-W, wenn nicht bei einer Anordnung S-let-C-W eine nahezu absolute Koppelung des Letalfaktors mit dem Einfachgen vorliegen sollte. Um für die Berechnung der Austauschwerte genügend große Zahlen zur Verfügung zu haben, wurden die Spaltungsergebnisse der einzelnen Nachkommenschaften unter Ausschluß der Nummern KTr 4 und KTr 7 zusammengefaßt, nachdem sie zuvor einem Homogenitätstest unterworfen worden waren. Die Schwierigkeiten, die sich für einen  $\chi^2$ -Test aus einem zu geringen Klassenumfang ergaben, wurden durch die Ausschaltung aller der Nachkommenschaften umgangen, die in der Klasse der einfach blühenden Individuen Austauschpflanzen aufwiesen. Für die Nummern KTr 1, KTr 2, KTr 3, KTr 5, KTr 6, KTr 8, K 2098, KP 3508 und KP 4338 ergab sich dann bei einer Gesamtspaltung von:

$$3002 \text{ SCW} : 83 \text{ sCW} : 153 \text{ scW} : 3309 \text{ scw}$$

ein  $\chi^2 = 29,4$  und bei 24 Freiheitsgraden ein P-Wert von 20%. Die Spaltungsergebnisse dieser Nummern erwiesen sich also als homogen. Ebenso konnten die Spaltungen von KP 844 B und KP 844 E zusammengefaßt werden. Sie ergaben die Gesamtspaltung:

$$651 \text{ SCW} : 14 \text{ SCw} : 1 \text{ sCw} : 19 \text{ sCW} : 35 \text{ scW} : 650 \text{ scw}$$

Bei einem  $\chi^2$  von 2,02 und 5 Freiheitsgraden wurde ein P-Wert von 84% gefunden. Ohne Berücksichtigung der Häufigkeit des Letalaustausches lassen sich die Austauschwerte nach der folgenden, aus dem bestehenden Schema sich ergebenden Formel berechnen:

	x	1-x	
	sC	sc	
1-x SC			
x Sc			
x sC	x <sup>2</sup>	x-x <sup>2</sup>	sc = x <sup>2</sup> + x-x <sup>2</sup> + x-x <sup>2</sup>
1-x sc	x-x <sup>2</sup>		= 2x-x <sup>2</sup>
$\frac{2x-x^2}{1}$ Zahl der gefüllt blühenden Austauschpflanzen*			
Zahl aller gefüllten Pflanzen			

\* Der so erhaltene Wert unterscheidet sich nur ganz unwesentlich von dem unter Berücksichtigung des Letalaustausches bestimmten, wie es sich durch Einsetzen willkürlicher Werte ähnlicher Größenordnung in die Schemata Seite 41 leicht zeigen läßt.

Aus der Gesamtpaltung der Nummern KTr 1, 2, 3, 5, 6, 8, K 2098, KP 3508 und KP 4338 ergibt sich dann für den SC/sc-Austausch:

$$\frac{2x-x^2}{1} = \frac{83sC}{3545s} \quad \text{ein } x = 1,18\%$$

Für die Sippen KP 844 B und E wurde aus:

$$\frac{2x-x^2}{1} = \frac{20sC}{705s} \quad \text{ein } x = 1,43\% \text{ errechnet.}$$

Auf die gleiche Weise sind auch der CW/cw- und der SW/sw-Austausch bestimmt worden (Tab. 7).

Tabelle 7. Der Austausch zwischen den Genen S und C und W bei den untersuchten Handelssorten nach Kreuzung mit ♂ P 1141.

	SC/sc-Austausch %	CW/cw-Austausch %	SW/sw-Austausch %
KTr 1, 2, 3, 5, 6, 8, K 2098, KP 3508, KP 4338	1,18	2,18	3,39
KP 844 B, E	1,43	2,51 (2,16)	3,91

Aus KP 844 B und E wurde der CW/cw-Austausch auch aus  $\frac{x-x^2}{1} = \frac{SCw}{S}$  mit  $x = 2,16\%$  geschätzt. Der Wert liegt etwas niedriger als der aus der Gefülltenklasse errechnete, eine Tatsache, die unter der Annahme eines teilweisen Ausfalls von S-Eizellen oder Zygoten zu erwarten ist.

Um die Austauschwerte der einzelnen Nachkommenschaften untereinander vergleichen zu können, wurden mit Hilfe der Maximum-Likelihood-Methode die Werte für die einzelnen Kreuzungen mit ihren mittleren Fehlern berechnet (Tab. 8, S. 43). Auch relativ groß erscheinende Unterschiede konnten statistisch in keinem Falle gesichert werden.

Die gefundenen Werte liegen etwas höher als die von KAPPERT für andere Sippen angegebenen Werte. Für den SW/sw-Austausch fand er in den Linien 82,3 Werte zwischen 1,14 bis 2,33%. In anderen Sippen waren die Werte bisweilen noch höher oder niedriger. Für den SC/sc-Austausch gibt FIEDLER für die glattblättrige Sippe 707 einen Wert von 0,8% an. Die Austauschwerte erwiesen sich nach den Resultaten KAPPERTS als sippeneigene Größen.

Tabelle 8. Die Austauschwerte der Einzelnachkommenschaften mit ihren mittleren Fehlern.

Aussaats-Nr.	SC/sc-Austausch in %	CW/cw-Austausch in %	SW/sw-Austausch in %
KTr 1	1,45 ± 0,55	2,50 ± 0,77	3,91 ± 0,96
KTr 2	0,89 ± 0,47	1,94 ± 0,69	2,81 ± 0,83
TKr 3	0,83 ± 0,47	2,12 ± 0,76	2,94 ± 0,89
KTr 5	0,96 ± 0,49	1,39 ± 0,61	2,34 ± 0,79
KTr 6	1,46 ± 0,58	2,01 ± 0,69	3,44 ± 0,90
KTr 8	0,71 ± 0,44	2,03 ± 0,75	2,72 ± 0,87
K 2098	1,40 ± 0,54	2,34 ± 0,70	3,71 ± 0,88
KP 3508	1,34 ± 0,59	2,22 ± 0,76	3,53 ± 0,96
KP 4338	1,42 ± 0,59	3,49 ± 0,93	4,86 ± 1,10
KP 844 B	1,75 ± 0,70	2,58 ± 0,85	4,13 ± 1,08
KP 844 E	1,12 ± 0,55	2,59 ± 0,84	3,69 ± 1,00

Da die Faktorenreihenfolge S-C-W sowohl in den Versuchen KAPPERTS als auch in den beschriebenen eigenen Untersuchungen bestätigt wurde, war es nun auch möglich, eine Lokalisation der induzierten gonischen und zygotischen Letalfaktoren auf Grund der F<sub>2</sub>-Spaltungszahlen des Bestrahlungsversuches vorzunehmen. Die F<sub>1</sub>-Elternpflanzen aller untersuchten Kreuzungsnachkommen hatten den Genotyp  $\frac{Scw}{sCW}$ ; je nach der Lage der induzierten Letalfaktoren ergeben sich die Anordnungen let-S-c-w, S-let-c-w, S-c-let-w oder S-c-w-let, die jeweils nur ganz bestimmte Merkmals-Neukombinationen entstehen lassen. Nach den Schemata VII bis X auf S. 44 sind die angeführten, sich aus dem Austausch zwischen den einzelnen Faktoren bei Gegenwart eines gonischen Letalfaktors ergebenden einfachen Austauschkombinationen zu erwarten.

Im Gegensatz zu den im vorigen Abschnitt besprochenen Attraktionskreuzungen treten bei den hier angeführten Repulsionskreuzungen die durch einfachen Austausch entstandenen Phaentypen in der Kategorie der gefüllten, wenn überhaupt, nur sehr selten auf. In der Gruppe der einfach blühenden Individuen haben wir, je nach der Lage der Letalfaktoren, wie aus den Schemata hervorgeht, in jedem Falle 2 Einfachaustauschklassen zu erwarten. Die Genfolge let-S-c-w führt demnach ganz überwiegend zur Entstehung von SCw- und Scw-Kombinationen. ScW-Phaentypen entstehen nur aus der Fusion zweier Austauschgameten, werden also entweder fehlen oder als Ausnahmetypen auftreten (Schema VII). Dasselbe gilt für die Reihenfolge Slet-C-W. Dagegen würde die Lage des neu entstandenen Letalfaktors zwischen c und w den völligen Ausfall der Scw-Typen bedingen, und bei einer Lokalisation des Letalfaktors jenseits w würden schließlich die SCw-Pflanzen nahezu zum Verschwinden kommen. Wird das häufigere Auftreten einer Austauschkombination mit + und ihr Fehlen oder seltenes Erscheinen mit - bezeichnet, so ergibt sich folgendes Bild:

Lage des Letalfaktors	SCw	ScW	Scw
VII let-S-c-w	+	-	+
VIII S-let-c-w	+	-	+
IX S-c-let-w	+	+	-
X S-c-w-let	-	+	+

Vergleicht man nun die in Tab. 9, S. 45 für die Nachkommenschaften mit gonischen Letalfaktoren angegebenen Spaltungsergebnisse mit den sich aus der Lage eines Letalfaktors ergebenden Folgen für die Entstehung der Austauschkombinationen, so fällt

nur eine einzige Nachkommenschaft durch ihr abweichendes Verhalten aus der Zahl der übrigen heraus. Während alle anderen Spaltungsfamilien die Austauschklassen ScW und Scw in relativ großem Umfang enthalten, repräsentiert die Scw-Klasse in der Nummer

der durch die Röntgenbestrahlung entstandenen Imerspalter ist also einmal S-c-let-w, sonst aber S-c-w-let. Bei den Nachkommenschaften mit zygotischer Letalität kann prinzipiell nach der gleichen Methode vorgegangen werden, die Austauschtypen repräsentieren

Schema VII:  $\frac{\text{let-S-c-w}}{+s-C-W}$

	$\begin{matrix} x \\ +Scw \end{matrix}$	$\begin{matrix} y \\ +scw \end{matrix}$	$\begin{matrix} z \\ +sCw \end{matrix}$	$\begin{matrix} r \\ +sCW \end{matrix}$
$\begin{matrix} r \text{ letScw} \\ x +Scw \\ y \text{ letSCW} \\ z \text{ letScW} \end{matrix}$	$\begin{matrix} III=rx \\ III=x^2 \end{matrix}$	$\begin{matrix} III=ry \\ III=xy \end{matrix}$	$\begin{matrix} I=rz \\ I=xz \end{matrix}$	
$\begin{matrix} z +sCw \\ y +scw \\ x \text{ letsCW} \\ r +sCW \end{matrix}$	$\begin{matrix} I=xz \\ III=xy \end{matrix}$			

$$\begin{aligned} I &= SCw = rz + 2xz \\ II &= ScW = xz + yz \\ III &= Scw = rx + ry + 2xy + x^2 \end{aligned}$$

Schema VIII:  $\frac{S\text{-let-c-w}}{s-+-C-W}$

	$\begin{matrix} x \\ S+Cw \end{matrix}$	$\begin{matrix} y \\ s+cw \end{matrix}$	$\begin{matrix} z \\ s+Cw \end{matrix}$	$\begin{matrix} r \\ s+CW \end{matrix}$
$\begin{matrix} r \text{ Sletcw} \\ x S+Cw \\ y \text{ SletCW} \\ z \text{ SletcW} \end{matrix}$		$\begin{matrix} III=ry \\ III=xy \end{matrix}$	$\begin{matrix} I=rz \\ I=xz \end{matrix}$	
$\begin{matrix} z s+Cw \\ y s+cw \\ x \text{ sletcw} \\ r s+CW \end{matrix}$		$\begin{matrix} II=yz \\ III=xy \end{matrix}$		

$$\begin{aligned} I &= SCw = rz \\ II &= ScW = yz \\ III &= Scw = ry \end{aligned}$$

Schema IX:  $\frac{S\text{-c-let-w}}{s-C-+-W}$

	$\begin{matrix} x \\ SC+W \end{matrix}$	$\begin{matrix} y \\ Sc+W \end{matrix}$	$\begin{matrix} z \\ sC+w \end{matrix}$	$\begin{matrix} r \\ sC+W \end{matrix}$
$\begin{matrix} r \text{ Scletw} \\ x SC+W \\ y Sc+W \\ z \text{ ScletW} \end{matrix}$		$\begin{matrix} II=ry \\ II=y^2 \\ II=yz \end{matrix}$	$\begin{matrix} I=rz \\ I=xz \end{matrix}$	
$\begin{matrix} z sC+w \\ y sCletW \\ x sCletw \\ r sC+W \end{matrix}$		$\begin{matrix} II=xy \\ III=yz \end{matrix}$		

$$\begin{aligned} I &= SCw = rz \\ II &= ScW = ry + xy + yz + y^2 \\ III &= Scw = 0 \end{aligned}$$

Schema X:  $\frac{S\text{-c-w-let}}{s-C-W-+}$

	$\begin{matrix} x \\ SCW+ \end{matrix}$	$\begin{matrix} y \\ ScW+ \end{matrix}$	$\begin{matrix} z \\ Scw+ \end{matrix}$	$\begin{matrix} r \\ sCW+ \end{matrix}$
$\begin{matrix} r \text{ Scwlet} \\ x SCW+ \\ y ScW+ \\ z \text{ Scw+} \end{matrix}$		$\begin{matrix} II=ry \\ II=y^2 \\ II=yz \end{matrix}$	$\begin{matrix} III=rz \\ II=yz \\ III=z^2 \end{matrix}$	
$\begin{matrix} z sCWlet \\ y sCWlet \\ x scwlet \\ r sCW+ \end{matrix}$		$\begin{matrix} II=xy \\ III=yz \end{matrix}$	$\begin{matrix} I=yz \\ III=xz \end{matrix}$	

$$\begin{aligned} I &= SCw = yz \\ II &= ScW = ry + xy + 2yz + y^2 \\ III &= Scw = rz + xz + z^2 \end{aligned}$$

189 B1 offenbar den nur ausnahmsweise entstehenden Austauschtypus. Der in dieser Nummer wirksame gonische Letalfaktor muß demnach zwischen den Genen c und w lokalisiert sein, während die gonischen Letalfaktoren der übrigen 4 genügend großen Nachkommenschaften jenseits des Gens für weiß- oder gelbgrundige Blütenfarbe liegen müssen. Die Genfolge

sich in der gleichen Weise, nur mit etwa der doppelten Häufigkeit wie bei gonischer Letalität. Für 93 A3 wäre dann also wie für 189 B1 die Reihenfolge S-c-let<sub>z</sub>-w und für 537 D3 und 652 A5 S-c-w-let<sub>z</sub> am wahrscheinlichsten (Schema XI und XII). Gegen die Anordnungen let-S-c-w und S-let-c-w sprechen auch die Nachkommenschaftsprüfungen einiger Scw-Pflanzen aus jeder

Kreuzung. Bei der Reihenfolge let-S-c-w müßten sie zum Teil — nämlich die durch einen Sc/Sc-Austausch entstandenen  $\frac{letScw}{+scw}$  Genotypen —, bei S-let-c-w sogar fast alle in einem Verhältnis 1Scw:1 scw spalten. Es wurden aber nur einheitlich einfache Scw-Nachkommenschaften gefunden, wie es bei einer Genfolge S-c-let-w bzw. S-c-w-let zu erwarten ist.

Tabelle 9.  $F_2$ -Spaltungen der Bestrahlungsserie.

Aussaat Nr.	letale Phase	SCW	SCw	ScW	Scw	scW	sCW	n	% gefüllt
141 D 1	gonisch	519	6	69	59	2	489	1144	42,9
189 B 1	„	508	21	27	3	2	562	1123	50,2
189 B 2	„	442	8	47	27	—	438	962	45,5
426 A 3	„	365	9	53	66	2	365	860	42,7
438 B 5	„	432	—	42	23	6	330	833	40,3
514 C 2	„	66	—	2	2	1	60	131	46,6
93 A 3	zygotisch	268	7	10	1	—	137	423	32,4
537 D 3	„	386	3	26	17	1	201	634	31,9
652 A 5	„	152	1	16	8	—	97	274	35,4

Schema XI:  $\frac{S-c-let-w}{s-C-+-W}$

	r Sclet <sub>2</sub> w	x SC+W	y Sc+W	z Sclet <sub>2</sub> W	z sC+W	y sClet <sub>2</sub> w	x sclet <sub>2</sub> w	r sC+W
r Sclet <sub>2</sub> w	-/-		II=ry	-/-	I=rz	-/-	-/-	
x SC+W			II=y <sup>2</sup>	II=yz			II=xy	
y Sc+W	II=ry		II=yz	-/-		-/-	-/-	
z Sclet <sub>2</sub> W	-/-							
z sC+W	I=rz							
y sClet <sub>2</sub> w	-/-		II=xy	-/-		-/-	-/-	
x sclet <sub>2</sub> w	-/-							
r sC+W								

$$I = SCw = 2rz$$

$$II = ScW = 2ry + 2xy + 2yz + y^2$$

$$III = Scw = 0$$

Schema XII:  $\frac{S-c-w-let_z}{s-C-W-+}$

	r Scwlet <sub>z</sub>	x SCW+	y ScW+	z Scw+	z sCWlet <sub>z</sub>	y sCWlet <sub>z</sub>	x scwlet <sub>z</sub>	r sCW+
r Scwlet <sub>z</sub>	-/-		II=ry	III=rz	-/-	-/-	-/-	
x SCW+			II=y <sup>2</sup>	II=yz			II=xy	
y ScW+	II=ry		II=yz	III=z <sup>2</sup>		I=yz	III=xz	
z Scw+	III=rz							
z sCWlet <sub>z</sub>	-/-		II=xy	I=yz	-/-	-/-	-/-	
y sCWlet <sub>z</sub>	-/-			III=xz	-/-	-/-	-/-	
x scwlet <sub>z</sub>	-/-				-/-	-/-	-/-	
r sCW+								

$$I = SCw = 2yz$$

$$II = ScW = 2ry + 2xy + 2yz + y^2$$

$$III = Scw = 2rz + 2xz + z^2$$

Auch bei der Bestimmung der Austauschhäufigkeiten zwischen S und c, c und w und S und w in den Bestrahlungsnachkommenschaften muß, da die phänotypisch erkennbaren Einfachauschtypen nur in der Gruppe der Einfachen zu erwarten sind (nur bestimmte Kombinationen von 2 Einfach- oder von Doppelaustauschgameten könnten unter den Gefüllten auftreten), von den Spaltungsverhältnissen der einfach blühenden Pflanzen ausgegangen werden. Bei der Ungewißheit über einen möglichen Ausfall bestimmter Kombinationen oder Gameten stellen die errechneten Austauschwerte sicher nur eine grobe Schätzung dar. Es fiel allerdings bei der Beobachtung der Nachkommenschaften im Freiland auf, daß nicht, wie es bei den Sippen mit den spontan aufgetretenen Letalfaktoren die Regel zu sein scheint, die Gefüllten im

Durchschnitt etwas früher zu blühen begannen als die Einfachen, sondern daß beide Kategorien gleichzeitig abblühten, ohne einen zeitlichen Vorsprung einer der beiden Gruppen. Dies scheint darauf hinzudeuten, daß die letS/+s-Genotypen den +s/+s-Pflanzen gegenüber nicht merklich in ihrer Entwicklung unterlegen sind und der Letalfaktor hier vielleicht auch keinen Ausfall von let-Eizellen oder let-Heterozygoten bedingt. Die Austauschwerte wurden wie bei den Attraktionskreuzungen bestimmt, nur sind hier die einfach blühenden Austauschtypen zur Gesamtzahl der Nachkommenschaft in Beziehung gesetzt worden. Für den wlet/W+-Austausch ergab sich bei gonischer Letalität und einer Reihenfolge S-c-w-let z. B. die Gleichung:

$$\frac{x}{z} = \frac{\text{Zahl der Scw-Pflanzen}}{\text{Gesamtzahl der Nachkommenschaft}}$$

Bei zygotischer Letalität kann der  $wlet/W+$ -Austausch aus der Gleichung:

$$\frac{2x - x^2}{3} = \frac{\text{Zahl der Scw-Pflanzen}}{\text{Gesamtzahl der Nachkommenschaft}}$$

errechnet werden. Die so geschätzten Austauschwerte sind in Tabelle 10, S. 46, wiedergegeben. Der  $Sc/sC$ -Austausch konnte aus den Spaltungszahlen der  $F_2$  nicht geschätzt werden, da die durch ihn entstehenden Austauschgameten  $SCW+$  und  $scwlet$  mit den Nichtaustauschgameten phänotypisch von den Elternkombinationen nicht unterscheidbare  $\frac{Scwlet}{SCW+}$  und  $\frac{sCW+}{scwlet}$  Kombinationen bilden.

Tabelle 10. Austauschwerte in der Bestrahlungsreihe.

Reihenfolge: S-c-w-let			
	$cw/CW$ in %	$wlet/W+$ in %	$Slet/s+$ in %
gonisch			
141 D 1	12,1	10,3	14,2
189 B 2	9,8	5,6	8,9
426 A 3	12,3	15,3	14,7
438 B 5	10,1	5,5	19,3
514 C 2	3,1	3,1	6,9
zygotisch			
537 D 3	6,3	4,1	21,0
652 A 5	9,2	4,5	—

Reihenfolge: S-c-let-w			
	$clet/C+$ in %	$letw/+W$ in %	$Slet/s+$ in %
gonisch			
189 B 1	4,8	3,9	—
zygotisch			
93 A 3	3,6	2,5	16,8

Eine Überraschung boten die unerwartet hohen Austauschwerte für den  $cw/CW$ -Austausch und die mangelnde Übereinstimmung der aus den Abweichungen vom idealen 1 S : 1 s- oder 2 S : 1 s-Verhältnis geschätzten  $Slet/s+$ -Austauschwerte mit den Schätzwerten, die sich aus einer Addition der ermittelten Werte für den Austausch zwischen c und w und let ergeben würden. Diese mangelnde Übereinstimmung könnte allerdings in den meisten Fällen — nämlich in allen denen, bei denen der  $Slet/s+$ -Austausch wesentlich kleiner zu sein scheint, als der Summe der Einzelaustauschwerte entspräche — darauf zurückzuführen sein, daß ein Teil der let-Heterozygoten zusätzlich ausfällt, wodurch das S:s-Verhältnis zugunsten der Gefüllten verschoben wird, und deshalb aus dem gefundenen S:s-Verhältnis ein zu kleiner  $Slet/s+$ -Austauschwert geschätzt wurde. Völlig unerklärbar bleiben aber zunächst die viel zu hohen  $cw/CW$ -Austauschwerte.

### Diskussion

Die im Interesse eines einfachen Nachweises neuer Letalfaktoren im S-Chromosom erfolgte Wahl eines Ausgangsmaterials vom Genotyp  $\frac{Scw}{Scw}$  für die Bestrahlungsversuche führt bei den Lokalisationsversuchen der beteiligten Faktoren mittels ihrer Austauschbeziehungen zu erheblichen Schwierigkeiten. Die unbekannte Beeinträchtigung der heterozygot Normalen

durch die induzierten Letalfaktoren und mögliche Wirkungen auf die einen Letalfaktor übertragenden Eizellen bzw. die zugehörigen Samenanlagen erhöhten diese Schwierigkeiten weiter. Die tatsächlichen Abstände in Morgan-Einheiten lassen sich daher auch nicht für die benutzten Markierungsgene des S-Chromosoms S, c und w und erst recht nicht für die induzierten Letalfaktoren ermitteln. Immerhin läßt sich die Reihenfolge der Faktoren auf dem vorhergehend beschriebenen Wege ziemlich sicher bestimmen, so daß sich sagen läßt, daß die Entstehung gonischer Letalfaktoren nicht auf eine eng begrenzte Region in nächster Nähe des S-Locus beschränkt ist. Den Schätzwerten der Austauschhäufigkeit der induzierten Letalfaktoren nach kommt sogar ein Chromosomenabschnitt für die Entstehung eines gonischen Letalfaktors in Frage, der nach unveröffentlichten Versuchen KAPPERTS bei vielen Sippen durch eine Translokation, deren Bruchstelle zwischen den Genen für die Blütengrundfarbe W und für gestauchten Wuchs — *compressa* — liegt, verlagert ist. Die Letalmutationen in der Nähe des S-Locus bewirken keineswegs nur eine gonische Letalität, wie es das Auftreten eines zygotischen Letalfaktors auf dem kurzen Stück zwischen den Genen c und w beweist, auf dem in einem anderen Fall auch ein gonischer Letalfaktor induziert wurde.

Die größten Schwierigkeiten bei der Interpretation der Ergebnisse bereiten die unerwartet hohen Austauschwerte zwischen den Genen c und w. Zwar schwankten auch in den Versuchen KAPPERTS und bei den in dieser Arbeit besprochenen Attraktionskreuzungen die Austauschwerte von Sippe zu Sippe etwas, nie wurden aber auch nur annähernd so hohe Werte gefunden wie in der Bestrahlungsreihe. Nun liegt der Gedanke nahe, die Austauschhöhung mit dem Auftreten der Letalfaktoren in Verbindung zu bringen. Zygotische wie gonische Letalität ist aber in vielen Fällen, vor allem bei durch Bestrahlung entstandenen Letalfaktoren, die Folge von Chromosomenaberrationen. Eine von HADORN (1955) zusammengestellte Übersicht über die cytogenetischen Befunde bei rezessiven Letalfaktoren von *Drosophila melanogaster* zeigt z. B., daß von 365 geprüften Fällen nur 66, d. h. nur 18,08%, „normale“ Chromosomen aufweisen, wobei dahingestellt bleiben muß, ob nicht auch die „normalen“ Chromosomen zum Teil noch submikroskopische Aberrationen führen (Tab. 11).

Tabelle 11. Die cytogenetischen Befunde an Trägern rezessiver Letalfaktoren bei *Drosophila melanogaster* (HADORN 1955).

Total der Letalmutationen	Fälle ohne Information	Deficiencies	Translokationen	Inversionen	Duplikationen	„normale“ Chrom.
688	323	148	98	45	8	66

Die in der Tabelle angeführten Letalfaktoren lassen sich allerdings nicht ohne weiteres mit den bei *Malthiola* spontan oder nach Bestrahlung aufgetretenen vergleichen, da es sich hier, im Gegensatz zu denen bei *Drosophila*, hauptsächlich um Faktoren mit gonischen Effekten handelt. Gonische Letalfaktoren, die in Chromosomenaberrationen bestanden, wurden von STADLER beim Mais und von SPENCER, SINGLETON und BLAKESLEE bei *Datura* durch Röntgenbestrahlung bzw. durch Behandlung mit thermischen Neutronen induziert. Beim Mais waren viele der röntgenindu-

zierten Defizienzen durch den Pollen nicht übertragbar. Pflanzen, die für eine Defizienz, die etwa  $\frac{1}{6}$  der Länge des 10. Chromosoms umfaßte, heterozygot waren, bildeten zweierlei Pollen aus, von denen die eine Sorte vollständig normal und befruchtungsfähig, die andere dagegen kleiner war, einen geringeren Stärkegehalt aufwies, eine verzögerte Kernteilung zeigte und niemals zur Befruchtung führte. Auf die weiblichen Gameten wirkte die Defizienz zwar auch schwächend, sie hatte aber nur zu einem geringen Prozentsatz letale Folgen. Die Zahl der Samen, die keinen Embryo enthielten, war etwas höher bei den sich aus den Eizellen mit Defizienz entwickelnden als bei denen, die aus Eizellen ohne Defizienz hervorgingen. Die für die Defizienz heterozygoten Pflanzen waren in ihrer Vitalität etwas geschwächt. Das zeigte sich besonders in einer verminderten Größe und in einem etwas späteren Blühtermin an. Diese weitgehende Übereinstimmung mit der Wirkung der spontan aufgetretenen Faktoren bei *Matthiola* legt es nahe, die Ursache der gonischen Letaleffekte auch bei dieser Pflanze in Defizienzen zu suchen. Möglicherweise haben auch die im vorliegenden Versuch gefundenen induzierten gonischen und zygotischen Letaleffekte die gleichen Ursachen. Der Unterschied in der Phasenspezifität — ob gonisch oder zygotisch — könnte dann vielleicht durch das Ausmaß der Stückausfälle oder durch den Einschluß wichtiger Gene für die männliche Fertilität in die Defizienzen bei gonischer Letalität bedingt sein. Die für die Befruchtungsfähigkeit der männlichen Gonen ausschlaggebenden Gene müßten dann aber, wie eingangs bereits ausgeführt, über einen größeren Bereich des S-Chromosoms verstreut sein, da die gonischen Letaleffekte von verschiedenen, mehr oder weniger weit auseinanderliegenden Loci ausgehen können. Durch die Lokalisation der induzierten Faktoren wird auch die Annahme KAPPERTS bestätigt, daß das Einfachgen wahrscheinlich ziemlich am Ende des S-Chromosoms liegen muß, denn alle neuen Letalfaktoren befinden sich, ebenso wie alle anderen bisher bekannten Gene der S-Kopplungsgruppe, auf derselben Seite von S. Lediglich der von KAPPERT zuerst beschriebene spontan aufgetretene gonische Letalfaktor, der mit S eine enge Koppelung zeigt, liegt auf der entgegengesetzten Seite.

Für die Erklärung einer Austauscherrhöhung kommen letal wirkende Chromosomenaberrationen aber wohl kaum in Frage. Inversionen können zwar, wenn sie homozygot und in diesem Zustand lebensfähig sind, zwei Loci weiter voneinander entfernen und eine Austauscherrhöhung zur Folge haben. In den vorliegenden Versuchen können die Aberrationen aber nur heterozygot vorhanden sein, da wohl das S-Chromosom, nicht aber das s-Chromosom bestrahlt wurde. Chromosomenmutationen im heterozygoten Zustand, seien es Inversionen, Translokationen, Deletionen, Defizienzen oder Duplikationen, haben aber stets in der betreffenden Region und häufig auch für das ganze Chromosom eine Crossing-over-Reduktion zur Folge (LUDWIG, 1938, SINOTT, DUNN und DOBZHANSKY, 1950). Nun sind zwar Fälle bekannt, bei denen eine durch eine Chromosomenmutation bedingte Austauscherrückdrückung in einem bestimmten Bereich eine Austauscherrhöhung in einem anderen, meistens in einem anderen Chromosomenpaar, zur Folge hatte (Schultz-Redfield-Effekt), wodurch die Crossing-over-Frequenz

für das Genom erhalten blieb. Es ist aber durchaus unwahrscheinlich, daß gleichzeitig mit der Induktion eines Letalfaktors auch jedes Mal ein auf die Austauscherrhöhung zwischen c und w gerichteter Chromosomenumbau stattgefunden haben soll.

KAPPERT fand bei seinen Untersuchungen ebenfalls eine durch die im S-Chromosom gelegene rezessive Komplexmutante *deformis* (*def*) bedingte Austauscherrhöhung in der Mikrosporogonese zwischen *def* und W und zwischen S und W — der SW/sw-Austausch wurde von 2,0% auf 3,3% erhöht —, er zweifelt aber wegen dieser Austauscherrhöhung an der LAMPRECHT'schen Definition der Komplexmutanten als Defizienzen. Die Möglichkeit einer Austauscherrhöhung durch einen Stückausfall in einer entfernteren Region ist aber nach den Befunden bei *Drosophila* nicht ganz von der Hand zu weisen. Sehr unwahrscheinlich erscheint dagegen eine Erklärung der Austauscherrhöhung als Schultz-Redfield-Effekt bei den beiden Nummern 93 A3 und 189 B1 mit der Faktorenanordnung S-c-let-w. Bei einem genetischen Abstand von etwa 2,3 Morgan-Einheiten zwischen c und w kann eine Aberration innerhalb dieser Strecke kaum den Austausch in der gleichen Region erhöhen. Nehmen wir für diese beiden Nachkommenschaften als Ursache der Letalität Punktmutationen an, so ist es wieder schwer verständlich, daß diese Mutationen in bezug auf den Austausch die gleichen Konsequenzen haben sollen wie die von der scw-Region weiter entfernten Chromosomen- oder Genmutationen.

Unterstellt man die in der Bestrahlungsserie geschätzten Austauschwerte als annähernd richtig, so bekommt man bei der Berechnung der idealen Spaltungszahlen zwar eine Übereinstimmung zwischen Erwartung und Befund für die Einfachausstauschklassen, wir finden aber bei fast allen Nummern mit gonischer Letalität ein Defizit an scw-Pflanzen und einen starken Überschuß an scW-Pflanzen, die nur durch die Kombination des Doppelaustauschgameten scw mit einem gleichen oder anderen Austauschgameten entstehen können. Zur Berechnung der in der Tab. 12, S. 48, angeführten Spaltungsverhältnisse wurden die aus der Bestrahlungsserie geschätzten Austauschwerte eingesetzt. Der Sc/sc-Austausch, der aus den  $F_2$ -Zahlen nicht berechnet werden konnte, da er nur phaenotypisch den Nichtaustauschkombinationen gleichende Austauschtypen zur Folge hat, wurde mit der aus den Attraktionskreuzungen geschätzten Frequenz von 1,2% berücksichtigt. Natürlich könnte auch dieser Austausch aus den gleichen Gründen wie der cw/CW-Austausch erhöht sein, er würde aber dann die Differenzen zwischen den gefundenen und erwarteten S:s-Verhältnissen noch erhöhen, da durch einen Sc/sc-Austausch die Zahl der letalfaktorfreien S-Gameten zu Ungunsten der s+-Gameten verändert wird. Wenn die geschätzten den tatsächlichen Austauschwerten entsprächen, wären zur Erklärung der gefundenen Spaltungszahlen also mindestens drei Annahmen nötig:

1. Der cw/CW-Austausch muß stark erhöht sein;
2. es muß negative Interferenz vorliegen, da die scw-Typen wesentlich häufiger als erwartet auftraten;
3. ein Teil der Slet/s+-Zygoten muß eliminiert werden, da in den meisten Fällen wesentlich weniger scw-Pflanzen auftraten als erwartet.

Tabelle 12. Die Erwartungswerte wurden durch Einsetzen der aus der Bestrahlungsserie geschätzten Austauschwerte gewonnen.

	SCW	SCw	ScW	Scw	sCW	sCw	scW	scw	n	einf.:gef.	
141 D 1 gef.:	519	6	69	59	489	—	2	—	1144	653	491
erw.:	563,5	12,4	68,3	45,6	452,9	0,9	<001	<001		689,8	453,9
189 B 1 gef.:	508	21	27	3	562	—	2	—	1123	559	564
erw.:	548,6	18,9	25,9	0,9	526,6	1,9	<001	<001		594,5	528,5
189 B 2 gef.:	442	8	47	27	438	—	—	—	962	524	438
erw.:	479,7	13,3	46,9	21,9	408,4	0,3	<001	<001		561,8	408,7
426 A 3 gef.:	365	9	53	66	365	—	2	—	860	493	367
erw.:	418,6	14,0	51,9	50,6	323,7	1,1	<001	<001		535,2	324,8
438 B 5 gef.:	432	—	42	23	330	—	6	—	833	497	336
erw.:	415,9	4,1	41,8	18,5	352,3	0,3	<001	<001		480,4	352,6
514 C 2 gef.:	66	—	2	2	60	—	1	—	131	70	61
erw.:	66,1	0,1	2,0	1,9	60,9	<001	<001	<001		70,1	60,5
93 A 3 gef.:	268	7	10	1	137	—	—	—	423	286	137
erw.:	266,0	6,3	9,7	0,2	140,3	0,4	<001	<001		282,3	140,7
537 D 3 gef.:	386	3	26	17	201	—	1	—	634	432	202
erw.:	383,5	1,9	24,8	14,9	208,8	0,1	<001	<001		425,2	208,9
652 A 5 gef.:	152	1	16	8	97	—	—	—	274	177	97
erw.:	161,1	1,3	15,4	6,6	89,5	0,1	<001	<001		184,4	89,6

Tabelle 13. Die Erwartungswerte wurden durch Einsetzen der aus den Attraktionskreuzungen gewonnenen SC/sc- und CW/cw-Austauschwerte sowie der aus der Bestrahlungsserie errechneten wlet/W+-Austauschwerte gewonnen.

	SCW	SCw	ScW	Scw	sCW	sCw	scW	scw	n	einf.:gef.	
141 D 1 gef.:	519	6	69	59	489	—	2	—	1144	653	491
erw.:	574,6	2,7	13,1	56,1	497,5	0,1	<001	<001		646,5	497,5
189 B 1 gef.:	508	21	27	3	562	—	2	—	1123	559	564
erw.:	562,6	5,4	7,2	0,1	547,5	0,2	<001	<001		575,3	547,7
189 B 2 gef.:	442	8	47	27	438	—	—	—	962	524	438
erw.:	484,7	1,2	11,1	25,7	439,3	0,03	<001	<001		522,7	439,4
426 A 3 gef.:	365	9	53	66	365	—	2	—	860	493	367
erw.:	430,5	2,9	9,9	62,8	353,9	0,07	<001	<001		506,1	353,9
438 B 5 gef.:	432	—	42	23	330	—	6	—	833	497	336
erw.:	419,7	1,0	9,6	21,9	380,8	0,02	<001	<001		452,2	380,8
514 C 2 gef.:	66	—	2	2	60	—	1	—	131	70	61
erw.:	66,1	0,1	1,5	1,9	61,4	<001	<001	<001		69,6	61,4
93 A 3 gef.:	268	7	10	1	137	—	—	—	423	286	137
erw.:	275,8	2,4	3,9	0,03	140,8	0,07	<001	<001		282,1	140,9
537 D 3 gef.:	386	3	26	17	201	—	1	—	634	432	202
erw.:	397,6	0,8	9,2	16,2	210,2	0,02	<001	<001		423,8	210,2
652 A 5 gef.:	152	1	16	8	97	—	—	—	274	177	97
erw.:	171,4	0,4	3,9	7,6	90,8	<001	<001	<001		183,3	90,8

Für 438 B5 genügen die Annahmen 1 und 2, bei den 3 Nummern mit den zygotischen Letalfaktoren genügt zur Erklärung der Spaltungsergebnisse bereits die Annahme eines erhöhten Austausches zwischen c und w, bzw. für 93 A3 zwischen c und let. Setzen wir versuchsweise zur Berechnung der idealen Spaltungszahlen die aus den Attraktionskreuzungen gewonnenen Werte von 1,2% für den Sc/sC-Austausch, von 2,3% für den cw/CW-Austausch (es wurde der Mittelwert der beiden gefundenen Werte: 2,18% und 2,51% verwendet) und die aus der Bestrahlungsserie für jede Nachkommenschaft geschätzten wlet/W+-Werte ein,

so kommen wir zu den Spaltungszahlen der Tab. 13, S. 48. Wir finden jetzt eine Übereinstimmung zwischen Erwartung und Befund für das Gesamtverhältnis S:s, für die Scw-Austauschklasse und für die sCW-Klasse. Keine Übereinstimmung liegt für die SCW-, SCw-, ScW- und scW-Klasse vor. Auffallend ist jetzt, daß, jedenfalls soweit es die Nummern mit gonischer Letalität mit Ausnahme von 438 B5 betrifft, die aus der Abweichung vom idealen 1 S:1 s berechneten Slet/s+-Austauschwerte gut mit den Werten übereinstimmen, die man durch eine Addition der Austauschwerte 1,2% + 2,3% + geschätzter wlet/W+-

Tabelle 14. Die aus der Abweichung vom idealen 1 S: 1 s-Verhältnis geschätzten Slet/s+-Austauschwerte im Vergleich zu den durch Addition der Einzelaustauschwerte gewonnenen Slet/s+-Werten (addiert wurden die aus den Attraktionskreuzungen berechneten Werte von 1,2% und von 2,3% und der aus den Bestrahlungsnummern geschätzte wlet/W+-Wert).

	I	II	Beobachtetes und auf Grund von II errechnetes S:s-Verhältnis		p-Wert
	Aus der Abweichung vom 1S:1s errechneter Slet/s+-Austausch in %	Aus der Addition der Einzelaustauschwerte errechneter Slet/s+-Aust. in %	S	s	
141 D 1	14,16	13,02	gef. 653 erw. 646,5	491 497,5	0,70
189 B 1	—	2,46	gef. 559 erw. 575,3	564 547,7	0,33
189 B 2	8,94	8,66	gef. 524 erw. 522,6	438 439,3	0,93
426 A 3	14,65	17,69	gef. 493 erw. 506,1	367 353,9	0,36
514 C 2	6,87	6,33	gef. 70 erw. 69,6	61 61,4	0,95
438 B 5	19,32	8,57	gef. 497 erw. 452,2	336 380,2	0,002

Austausch, vermindert um den Wert des doppelten Austausches, erhalten würde (Tab. 14).

Bei 189 B 1 konnte, da ein geringer Gefülltenüberschuß gefunden wurde, kein Slet/s+-Austauschwert aus dem gefundenen S:s-Verhältnis geschätzt werden. Den in der Tabelle angegebenen Wert von 2,5% bekommt man aus der Addition von 1,2 + 1,3%, wobei 1,3% den clet/C+-Austausch darstellt, der sich daraus ergibt, daß man den aus der Bestrahlungsserie geschätzten Wert von 4,8% zu der aus den Attraktionskreuzungen gewonnenen Gesamtstrecke c...w von 2,3% in Beziehung setzt.

Diese gute Übereinstimmung zwischen Erwartung und Befund für den Slet/s+-Austausch, wenn man die normalen Austauschwerte zugrunde legt, wirft die Frage auf, ob der hohe cw/CW- bzw. für 93 A3 und 189 B1 der hohe clet/C+-Austausch auf irgendeine Weise vorgetäuscht werden kann. Zu denken wäre beispielsweise an eine mehr oder weniger häufige Mutation von C nach c und von c nach C. Solche, die normalen

Mutationsraten weit übertreffenden Mutationshäufigkeiten bestimmter Gene sind verschiedentlich beobachtet worden. So mutiert zum Beispiel im Maisendosperm das Gen a unter dem Einfluß des Dt-Genes besonders häufig nach A (RHOADES 1938). Eine Genkonversion im Sinne WINKLERS (1930) vermutet RENNER (1937) für den *cruciata*-Fall bei *Oenothera*. LINDEGREN (1949), WINGE und ROBERTS (1954) und andere berichten von abweichenden Tetradenspaltungen bei *Saccharomyces* und deuten sie als Konversion. REIMANN-PHILIPP (1955) konnte Konversion bei *Salpiglossis* wahrscheinlich machen. Für alle diese Fälle bestehen aber auch andere Interpretationsmöglichkeiten.

Bei *Matthiola* wurde bisher nie eine so auffällig hohe Mutationsrate für C beobachtet, wie sie zur Erklärung der vorliegenden Spaltungszahlen notwendig wäre. Es liegt daher näher, statt an eine Konversion im Sinne WINKLERS, an die Induktion eines labilen Zu-

standes von C durch die möglicherweise den Letaleffekten zugrundeliegenden Chromosomenaberrationen zu denken. Labile Gene sind unter anderem beim Mais, bei *Drosophila* und bei *Antirrhinum* beobachtet worden (DEMEREK (1935), MAMPELL (1945), McCLINTOCK (1951 und 1955/56), RHOADES (1938), MEHELKE u. STUBBE (1954/55) u. a.). Es handelt sich in diesen Fällen aber hauptsächlich um somatische Mutationen, die auf Chromosomenaberrationen und deren Folgen während des Mitoseablaufes zurückzuführen sind. In unserem Falle müßte es sich aber um Folgen von Chromosomenmutationen handeln, die sich ausschließlich in der Meiosis abspielen, da somatische Mutationen im hier untersuchten Material niemals beobachtet wurden. Die instabile Form des Gens *gram*, *gram<sup>mut</sup>*, die bei *Antirrhinum* nach UV-Bestrahlung von Pollen auftrat, mutierte ebenfalls ausschließlich in der generativen Phase. In der Linie a von *gram<sup>mut</sup>* wurden im Durchschnitt 1,94%, in der Linie b 12,33% rückmutierte Gonen gefunden. Die der Instabilität von *gram<sup>mut</sup>* zugrunde liegenden chromosomalen Veränderungen konnten noch nicht eindeutig geklärt werden.

Nehmen wir in unserem Falle an, daß vom Locus, an dem die Chromosomenmutation stattfand, einerseits der Letaleffekt ausgeht und andererseits auch die Mutationshäufigkeit nach c oder C bestimmt wird, so bestehen für die Interpretation der Spaltungsergebnisse kaum noch Schwierigkeiten. Berücksichtigen wir für 141 D1 mit der Faktorenreihenfolge S-c-w-let neben den Austauschwerten 1,2; 2,3 und 10,3% eine Mutationshäufigkeit von C nach c=10% und von c nach C=5%, so kommen wir zu einer guten Übereinstimmung zwischen Erwartung und Befund (Tab. 15).

Für 189 B2 und 426 A3 mit wlet/W+-Austauschwerten von 5,6 und 15,3% müßte eine Mutationsfrequenz in etwa der gleichen Größenordnung angenommen werden. Das gleiche gilt für 438 B 5, wobei allerdings in diesem Falle noch an den zusätzlichen Ausfall von let-Eizellen oder Zygoten gedacht werden müßte, wie er bei den spontan aufgetretenen Letalfaktoren nachgewiesen werden konnte. Die Spaltungs-

Tabelle 15. Vergleich der gefundenen Spaltungszahlen mit den Erwartungswerten bei zusätzlicher Annahme einer Mutationsfrequenz von C nach c = 10% und von c nach C = 5%.

141 D 1	SCW	SCw	ScW	Sew	sCW	sCw	seW	sow	n	einf.	gef.
gefunden	519	6	69	59	489	—	2	—	1144	653	491
erwartet	524,9	7,9	62,8	51,0	492,4	0,1	5,00	0,01		646,6	497,5

zahlen der Nachkommenschaft 514 C2 können, wie aus der Tab. 13 zu ersehen ist, auch ohne die Annahme einer Mutation, nur mit den aus den Attraktionskreuzungen gewonnenen Austauschwerten und dem aus 514 C2 geschätzten Slet/s+-Wert erklärt werden. Bei den Nummern 537 D3 und 652 A5 mit zygotischen Letalfaktoren dürfte die Mutationsfrequenz für die Mutation von C nach c allerdings kleiner sein; bereits eine Häufigkeit von etwa 5% in beiden Richtungen könnte die Befunde befriedigend erklären. Für 93 A3 und 189 B1 mit der Reihenfolge S-c-let-w müßten die Verhältnisse allerdings etwas komplizierter liegen. Hier kommen wir zur Erklärung der Spaltungsverhältnisse mit der Annahme einer Mutation von C nach c und umgekehrt allein nicht mehr aus, es müßte vielmehr auch der W-Locus mutieren. McCLINTOCK fand in ihren Versuchen beim Mais ebenfalls Chromosomenaberrationen, die mehrere Gene gleichzeitig in einen

labilen Zustand versetzten. Berücksichtigen wir für 189 B<sub>1</sub> neben den aus den Attraktionskreuzungen gewonnenen Austauschwerten eine Mutationsfrequenz von C nach c = 5% und von W nach w = 2,5%, so kommen wir zu einer befriedigenden Übereinstimmung mit den Befunden. Bei 93 A<sub>3</sub> mit zygotischer Letalität wäre für die Mutation von C nach c eine Rate von 2,5% und von W nach w von 1,25% nötig. Bei beiden Nummern müßte nun die ScW-Klasse vorwiegend aus  $\frac{Scletw}{sc+W}$  und die SCw-Klasse aus  $\frac{Scletw}{sC+w}$  Genotypen bestehen. Tatsächlich zeigten bei 93 A<sub>3</sub> alle 4 geprüften ScW-Nachkommenschaften ScW: scW-Spaltungen. Von 2 SCw-Nachkommenschaften spaltet die eine in SCw- und sCw-Pflanzen, während die andere nur SCw-Pflanzen brachte. Bei 189 B<sub>1</sub> zeigten 2 von 4 untersuchten ScW-Nachkommenschaften eine ScW: scW-Spaltung, und alle 4 geprüften SCw-Pflanzen spalteten in 1 SCw : 1 sCw. Eine Entscheidung darüber, ob der unerwartete Umfang der Austauschklassen auf eine normale Austauscherrhöhung und starke negative Interferenz, verbunden mit einem teilweisen Ausfall von let-Eizellen oder let-Heterozygoten, oder auf eine mehr oder weniger häufige Mutation von C nach c und von c nach C (bei 93 A<sub>3</sub> und 189 B<sub>1</sub> auch von W nach w) zurückzuführen ist, läßt sich aus den bisherigen Ergebnissen nicht ableiten. Daß besondere Faktoren der s-Chromosomen bei diesen Vorgängen eine Rolle spielen könnten, ist unwahrscheinlich, da die s-Chromosomen für die einzelnen Kreuzungen aus den verschiedensten Sippen stammen, die als Kreuzungsväter dienen.

Für die Entstehungsgeschichte der immerspaltenden Levkojen sind die vorliegenden Ergebnisse insoweit interessant, als die zur Erhaltung der Heterozygotie und damit des Füllungsfaktors notwendigen Letalmutationen sowohl spontan als auch experimentell induziert relativ häufig auftreten. Daß in der Mehrzahl der für gärtnerische Zwecke angebauten Sippen der links von S liegende Letalfaktor gefunden wird — auch in den beschriebenen Attraktionskreuzungen ist die Lage let-S-C-W wahrscheinlicher als S-let-C-W —, ist nicht weiter verwunderlich, wenn man bedenkt, daß bei dieser Lage von let einmal der letS/+s-Austausch relativ unbedeutend ist und zum anderen der Letalfaktor in dieser Position die stärkste Wirkung auf die Eizellen und Zygoten zu haben scheint. Dadurch wird das durch den letS/+s-Austausch zu erwartende Defizit an gefüllt blühenden Pflanzen nicht nur ausgeglichen, sondern es wird in der Regel sogar ein Gefülltenüberschuß gefunden.

### Zusammenfassung der Ergebnisse

Zur Erzeugung von Letalfaktoren im S-Chromosom von *Matthiola* wurde Samen der Sippe PO7  $\left(\frac{Scw}{Scw}\right)$  mit Röntgendosen von 1500 bis 21000 r bestrahlt. Zur Prüfung auf induzierte Letalfaktoren wurden X<sub>1</sub>-Pflanzen mit sCW-Pollen verschiedener Sippen bestäubt.

Unter insgesamt 4618 Spaltungsnachkommenschaften dieser Kreuzungen wurden 3 mit zygotischen und 6 mit gonischen Letalfaktoren gefunden. Bei den Nachkommenschaften mit zygotischen Letalfaktoren konnten die homozygot Letalen in Form von verkümmerten Samen oder als entwicklungsgehemmte Keimlinge nachgewiesen werden. Bei den Nachkom-

menschaften mit gonischen Letalfaktoren waren die Pollen mit den Letalfaktoren morphologisch nicht von den letalfaktorfreen Pollen zu unterscheiden.

Auf Grund der Spaltungszahlen konnte eine Lokalisation der induzierten Faktoren vorgenommen werden. Außerdem wurden die gonischen Letalfaktoren verschiedener Handelssorten lokalisiert.

Für eine größere Zahl von Loci der S-Region scheint die Möglichkeit einer Induktion gonischer oder zygotischer Letalfaktoren gegeben zu sein.

Während bei den Handelssorten die Letalfaktoren links von S oder sehr eng mit S gekoppelt rechts von S, und zwar zwischen S und C, lagen (letSCW oder SletCW), befanden sich die induzierten in der Überzahl rechts von w (Scwlet) oder zwischen c und w (Scletw). Dabei traten in beiden Regionen sowohl gonisch wie zygotisch wirkende Faktoren auf. Die gonischen Letalfaktoren sind in ihrer Entstehung also nicht an die nächste Nachbarschaft des S-Locus gebunden, sondern können in einem relativ großen Bereich des S-Chromosoms entstehen.

Sowohl bei den untersuchten Handelssorten als auch bei den Bestrahlungsnachkommenschaften wurde der Austausch zwischen den Faktoren der S-Koppelungsgruppe bestimmt. Bei den Handelssorten lagen die Werte für den SC/sc-Austausch bei 1,2% und für den CW/cw-Austausch bei 2,3%. In der Bestrahlungsserie war der Austausch zwischen c und w stark, z. T. auf das 5fache, erhöht. Ebenso wurde starke negative Interferenz in der Bestrahlungsserie beobachtet.

Als weitere Arbeitshypothese wurde die Möglichkeit diskutiert, daß der hohe CW/cw-Austausch nur durch ein von den neuen Letalfaktoren verursachtes Labilwerden des Gens C bzw. c vorgetäuscht wird.

Meinem sehr verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Dr. h. c. H. KAPPERT, danke ich herzlich für die Überlassung des Themas und für sein stets förderndes Interesse an meiner Arbeit. Außerdem danke ich all denen, die mir bei der Bearbeitung des umfangreichen Materials behilflich waren.

### Literatur

1. DEMEREC, M.: Mutable genes. Bot. Rev. 1, 233 (1935).
2. FIEDLER, W.: Untersuchungen an tetraploiden „Immerspaltern“ von *Matthiola incana* R. Br. Der Züchter 27, 193 (1957).
3. HADORN, E.: Letalfaktoren in ihrer Bedeutung für Erbpathologie und Genphysiologie der Entwicklung. Stuttgart 1955.
4. KAPPERT, H.: Die Genetik der immerspaltenden Levkojen. Z. Vererbungslehre 73, 233 (1937).
5. KAPPERT, H.: Die Vererbungswissenschaft in der gärtnerischen Pflanzenzüchtung unter besonderer Berücksichtigung der Blumenzüchtung. Forschungsdienst 10, 533 (1940).
6. KAPPERT, H.: Austauschbesonderheiten im S-Chromosom der immerspaltenden Levkojen. Z. Vererbungslehre 73, 273 (1940).
7. KAPPERT, H.: Untersuchungen über den Mechanismus des Immerspalterns bei der Kulturlevkoje (*Matthiola incana*). Der Züchter 21, 211 (1951).
8. KUHN, E.: Untersuchungen zur Vererbung der Blütenfüllung bei *Matthiola*: Pollenkeimung und Cytologie. Ber. d. Bot. Ges. 52 (9) 1934.
9. KUHN, E.: Befruchtungsphysiologische Untersuchungen zum Problem der Vererbung der Blütenfüllung bei *Matthiola*. Z. Vererbungslehre 72, 387 (1937).
10. KUHN, E.: Über die Trabantenchromosomen bei normalen und immerspaltenden Sippen von *Matthiola incana*. Z. Vererbungslehre 74, 388 (1938).
11. LINDEGREN, C. C.: Chromosome maps of *Saccharomyces*. Hereditas, Suppl. 1949, 338.
12. LUDWIG, W.: Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch bei normalem und aberrantem Chromosomenbestand. Leipzig 1938.
13. MAMPELL, K.: Analysis of a mutator. Genetics 30, 496 (1945).
14. McCLEINTOCK, B.: Chromosome organization and genic expression.

- Cold Spring Harbor Symp. Bnd. 16, 13 (1951). — 15. McCLINTOCK, B.: Mutation in Maize. Annual Rep. o. Dep. of Genetics 1955/56, 323. — 16. MECHTELKE, F. u. H. STUBBE: Studien an mutablen Genen. Z. Vererbungslehre 86, 224 (1954/55). — 17. PHILP u. HUSKINS: The cytology of *Matthiola incana* especially in relation to the inheritance of double flower. Journ. Genetics 24, 359 (1931). — 18. REIMANN-PHILIPP, R.: Genetische Untersuchungen an den Tetraden einer höheren Pflanze (*Salpiglossis variabilis*). Z. Vererbungslehre 87, 187 (1955). — 19. RENNERT, O.: Über *Oenothera atrovirens* Sh. et Bartl. und somatische Konversion im Erbgang des *cruciata*-Merkmals der Oenotheren. Z. Vererbungslehre 74, 91 (1937). — 20. RHOADES: Effect of the Dt gene on mutability of the  $a_1$ -allele in maize. Genetics 23, 377 (1938). — 21. SAUNDERS, E.: Further experiments in the inheritance of doubleness and other characters in stocks. Journ. Genetics 1, 303 (1911). — 22. SINOTT, DUNN, DOBZHANSKY: Principles of Genetics. New York, Toronto, London 1950. — 23. SPENCER, J. L., W. R. SINGLETON, A. F. BLAKESLEE: Induced Pollen Lethals from seeds of *Datura stramonium* treated with thermal Neutrons. Proc. Nat. Acad. Sciences 39, 288 (1953). — 24. SPENCER, J. L., A. F. BLAKESLEE: Induced Pollen Lethals from seeds of *Datura stramonium* exposed to Radiation from a nuclear detonation. Proc. Nat. Acad. Sciences 40, 441 (1954). — 25. STADLER, L. J.: On the genetic nature of induced mutations in plants. II. A haplo-viable deficiency in maize. Univ. Mo. Res. Bull. 204, 3—29 (1933) zitiert nach: Herbert Parkes Riley: Introduction to Genetics and Cytogenetics. New York. 26. WADDINGTON, C. H.: Pollen germination in stocks and the possibility of applying a lethal factor hypothesis to the interpretation to their breeding. Journ. Genetics 21, 193 (1929). — 27. WESTERGAARD, M.: On the satellites in the eversporting *Matthiola* races C. r. Trav. Labor. Carlsberg, 21, 195 (1936). — 28. WESTERGAARD, M.: Über den Mechanismus der Geschlechtsbestimmung bei *Melandrium album*. Naturwissensch. 40, 253 (1953). — 29. WINGE, Ö., C. ROBERTS: Causes of deviations from 2:2 segregations in the tetrads of monohybrid yeasts. C. r. Trav. Labor. Carlsberg, Ser. Physiol. 25, 285 (1954). — 30. WINKLER, H.: Die Konversion der Gene. Jena (1930).

Aus dem Institut für Acker- und Pflanzenbau Müncheberg/Mark der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

## Beitrag zur Züchtung mehлтаuresistenter Stachelbeeren

### I. Untersuchungen über die Vererbung der Resistenz und die Anwendungsmöglichkeiten der Frühselektion

Von MECHTILD BRAUNS

Mit 7 Abbildungen

#### Einleitung

Seit Beginn der zwanziger Jahre steht in der Stachelbeerzüchtung die Schaffung mehлтаuresistenter Formen im Vordergrund. Nachdem der aus Nordamerika um die Jahrhundertwende eingeschleppte amerikanische Stachelbeermehltau (*Sphaerotheca mors uvae* (SCHW.) BERK.) alle Sorten des umfangreichen europäischen Sortimentes befallen hatte, begann ERWIN BAUR (3) als erster, mehлтаuresistente amerikanische *Ribes*-Wildarten in europäische Kultursorten einzukreuzen. Auf seine Anregung führte LORENZ (9) diese Arbeiten weiter, und mit dessen Ergebnissen wurde schließlich die von GRUBER (7) geleitete Züchtung in Müncheberg aufgebaut.

BAUR hatte anhand seiner ersten Kreuzungserfahrungen schon darauf hingewiesen, daß es zur Erzielung erwünschter Typen notwendig sein würde, die Kreuzungen in großem Umfange durchzuführen und  $F_3$ - bis  $F_4$ -Generationen heranzuziehen. So fanden sich brauchbare Pflanzen mit der Fruchtgröße der Kultur- eltern erst nach Rückkreuzung mehлтаuresistenter  $F_2$ -Pflanzen mit einer Kultursorte. Aus dieser „ $F_3$ “-Generation ist der mehлтаuresistente Sämling, der als „Perle der Mark“ in das Sortiment aufgenommen wurde, ausgelesen worden.<sup>1)</sup>

Es erschien jedoch wünschenswert, ein ganzes Sortiment mehлтаuresistenter Stachelbeeren zu züchten, denn die Einkreuzung der amerikanischen Wildarten brachte nicht nur die Mehлтаuresistenz mit sich, sondern eine Reihe anderer Merkmale erhielt gleichzeitig neuartige Ausprägung. Hier ist in erster Linie der Geschmack der Früchte hervorzuheben, der kräftiger

und aromatischer ist, als wir es von unseren Stachelbeersorten kennen. Die besondere Zartschaligkeit der Früchte wirkt sich ebenfalls günstig auf den Geschmack aus. Weiterhin sind die Sträucher meist starkwachsend und bringen sehr hohe Erträge; ungünstig ist allerdings die Erschwerung der Pflückarbeit durch kräftige Bewehrung. Soweit jetzt schon übersehen werden kann, läßt sich diese Eigenschaft durch Züchtung beheben, denn es treten in der Nachkommenschaft auch stachelarme Typen auf. Als besonders günstig ist die häufig auftretende hohe Widerstandsfähigkeit gegen die Blattfallkrankheit (*Pseudopeziza ribis* KLEB.) anzusehen. Aus diesen Erwägungen heraus wurden 1954 in größerem Umfang diallele Kreuzungen resistenter Klone mit einigen Kultursorten vorgenommen. Im folgenden soll über Methodik und Problematik der Frühselektion und die Vererbung der Mehлтаuresistenz berichtet werden.

#### 1. Material

Als mehлтаuresistente Eltern wurden 4 der besten Klone, die aus 1938 durchgeführten Kreuzungen selektiert wurden, ausgewählt:

- |                             |  |
|-----------------------------|--|
| 38,63,3                     | = Keepsake × (Goldkugel × <i>R. divaricatum</i> ) L 396 frei abg. 33,42,4          |
| 38,88,8<br>(Perle der Mark) | = (Goldkugel × <i>R. divaricatum</i> ) L 396 frei abg. 33,42,4 × Grüne Riesenbeere |
| 38,90,1                     | = (Goldkugel × <i>R. divaricatum</i> ) L 396 frei abg. 33,42,4 × Monstreuse        |
| 38,92,3                     | (Goldkugel × <i>R. divaricatum</i> ) L 396 frei abg. 33,42,4 × Weiße Volltragende  |