

Tracheendurchmesser und die Holzfasernlänge geprüft wurden — nur quantitativ, aber nicht qualitativ verschieden sind, läßt auf eine geringe Mutabilität der entsprechenden Gene in der Stammesgeschichte schließen.

Bei den von uns untersuchten Kreuzungen zwischen den Sektionen und von so weit voneinander getrennten Herkünften wäre das Auftreten von Heterosis-Effekten zu erwarten. Solche wurden jedoch bisher ausschließlich bei Hybriden innerhalb der Sektion *Leuce* in bezug auf morphologische Merkmale von v. WETTSTEIN (1938), PAULEY (1947), JOHNSON (1956) und anderen beschrieben.

Innerhalb der Sektion *Aigeiros* konnten durch Kreuzungen nach KOPECKY (1956) zwar einige praktisch wesentliche Eigenschaften verbessert werden, jedoch traten auch dabei keine Heterosis-Erscheinungen auf. Kreuzungen zwischen den Sektionen *Aigeiros* und *Tacamahaca* sind daraufhin bisher nicht untersucht worden. Unsere Untersuchungen an den anatomischen Eigenschaften Durchmesser der EF-Tracheen und Holzfasernlänge zeigen jedoch, daß für beide Merkmale auch bei Hybriden zwischen den beiden Sektionen keine Heterosis zu erkennen ist.

### Zusammenfassung

1. An zehn Exemplaren verschiedener Sorten und Hybriden der Gattung *Populus* wurden Messungen über die Länge der Holzfasern durchgeführt.

2. Die von LIESE u. AMMER (1958) an *Pop. robusta* beschriebenen Gesetzmäßigkeiten über die Veränderung der Holzfasernlänge innerhalb einer Sproßachse wurde bei allen untersuchten Sorten bestätigt.

3. Im Holz der Pappel kommen zwei verschiedene Typen von Holzfasern vor, die sich morphologisch und — bei der Sektion *Tacamahaca* — auch in der Länge unterscheiden. Als Ursache für die verschiedene Ausbildung der Fasern wird eine unterschiedliche Entwicklungsgeschichte vermutet.

4. Die Länge der Holzfasern ist auf normalen Standorten und bei Beachtung genauer Lokalisation der Vergleichsstellen für jede Sorte unabhängig vom Standort konstant und erscheint somit überwiegend genetisch gesteuert.

5. Die Sektionen *Aigeiros* und *Tacamahaca* unterscheiden sich in der Länge ihrer Holzfasern. Innerhalb der Sektionen ist — soweit unsere Untersuchungen reichen — für die einzelnen Sorten kein solcher Unterschied festzustellen.

6. Die Sektion *Tacamahaca* erwies sich gegenüber der Sektion *Aigeiros* für das Merkmal „Länge der Holzfasern“ als dominant.

7. Theoretisch konnte abgeleitet werden, daß für das Merkmal „Länge der Holzfasern“ vermutlich keine einfache Vererbung vorliegt, sondern ein komplizierterer Erbgang wahrscheinlich ist.

Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

### Literatur

1. BANNAN, M. W.: The frequency of anticlinal divisions in fusiform cambial cells of *Chamaecyparis*. Amer. Jour. Bot. 37, 511—519 (1950). — 2. BANNAN, M. W.: The reduction of fusiform cambial cells in *Chamaecyparis* and *Thuja*. Canad. Jour. Bot. 29, 57—67 (1951). — 3. BARGHOORN, E. S.: Origin and development of the uniseriate ray in the ciniferae. Torrey Bot. Club Bul. 67, 303—328 (1940). — 4. BARGHOORN, E. S.: The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons. I. The primitive ray structure. Amer. Jour. Bot. 27, 918—928 (1940). — 5. BARGHOORN, E. S.: II. Modification of the multiseriate and uniseriate rays. Amer. Jour. Bot. 28, 273—282 (1941). — 6. BARGHOORN, E. S.: III. The elimination of rays. Torrey Bot. Club Bul. 68, 317—325 (1941). — 7. BRAUN, H. J.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Markstrahlen. Botanische Studien 55, 73—131 (1954). — 8. ESAU, K.: Plant Anatomy. New York a. London 1953. — 9. JOHNSON, H.: Heterosiserscheinung bei Hybriden zwischen Breitengrassorten von *Pop. tremula*. Zeitschr. f. Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung 5, 156 (1956). — 10. KOPECKY, F.: Feketenyárnemesítésünk Kérdése. Erdészeti Kutatások I, 17—32 (1956). — 11. LIESE, W. u. AMMER, U.: Untersuchungen über die Länge der Holzfasern bei der Pappel. Holzforschung 11, 169—174 (1958). — 12. MEYER-UHLENRIED, K. H.: Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie des Holzes verschiedener Pappeln. Dissertation, Freiburg 1957. — 13. MEYER-UHLENRIED, K. H.: a) Untersuchungen über die Vererbung eines anatomischen Merkmals bei Kreuzungen von Pappeln verschiedener Sektionen. Der Züchter 28, 5 (1958). — 14. MEYER-UHLENRIED, K. H.: b) Holzanatomische Untersuchungen an der Pappel. Holzforschung 11, 150—157 (1958). — 15. MEYER-UHLENRIED, K. H.: im Druck: Eine Methode zur Präparation von Holzfasern zu Meßzwecken. — 16. PAULEY, S. S.: Early selection for heterosis in poplar hybrids. Genetics 32, 100 (1947). — 17. SCHOCH-BODMER, H. und B. HUBER: Spitzenwachstum und Gabelbildung bei sekundären Fasern. Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen 100, 551 (1949). — 18. v. WETTSTEIN, W.: Transgression und Heterosis bei *Populus*-Kreuzungen. Forstwissenschaftl. Centralblatt 60, 555. (1938). — 19. WIELER: Über Anlage und Ausbildung von Librifasern in Abhängigkeit von äußeren Verhältnissen. Bot. Ztg. 517 (1889). — 20. WIELER: Über Beziehungen zwischen dem sekundären Dickenwachstum und den Ernährungsverhältnissen der Bäume. Tharandter Forstl. Jahrb. XLII (1892).

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung Kleinwanzleben der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin und dem Institut für Kulturpflanzenforschung Gatersleben der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin

## Mutationsversuche an Kulturpflanzen

### X. Über Pleiotropie und eine zweifache Mutante bei Wintergerste

Von GERHARD BANDLOW

Mit 1 Abbildung

Spontane wie experimentell erzeugte Mutanten sind in den meisten Fällen gegenüber der Ausgangsform nicht nur in einem, sondern in mehreren Merkmalen abgeändert, die bei einem Mutationsschritt pleiotrop oder durch mehrere gleichzeitige Mutationen entstanden sein können. Die Kreuzungsanalyse ent-

scheidet im allgemeinen über den jeweiligen Zustand. Doch können in seltenen Fällen Doppelmutanten mit absoluter Koppelung zweier mutierter Gene vorliegen, so daß zwischen Pleiotropie und Koppelung nicht unterschieden werden kann. Bei umfangreichem Mutantenmaterial gestattet die große Anzahl vorliegender

Mutanten eine vollständige Analyse oft nicht sogleich. Dann wird zunächst meist Pleiotropie angenommen aus der Überlegung, daß die Wahrscheinlichkeit für einen Treffer größer ist als die für zwei oder gar mehrere. In vielen Fällen wird daher auch Pleiotropie vorliegen, doch sind gelegentlich auch zwei- und selten dreifache Mutanten zu erwarten, die im einzelnen experimentell nachgewiesen werden müssen, vgl. auch HARTE (1955) und SCHOLZ (1957).

### Zur Frage der Inaktivierung einzelner Phäne in einem pleiotropen Muster

Die vorliegende Arbeit ist ebenfalls mit in mehreren Merkmalen abgeänderten Mutanten durchgeführt worden, die als pleiotrop angesehen waren. Ich wollte bei Versuchsbeginn im Jahre 1949 am Institut für Kulturpflanzenforschung in Gatersleben die Frage klären, ob man möglicherweise aus einem pleiotropen Merkmalskomplex ein einzelnes Phän durch Kreuzung mit anderen Mutanten ausschalten kann. Das ist ein genphysiologisch wie züchterisch gleichermaßen wichtiges Problem. Es gibt Beispiele dafür, daß ein pleiotropes Muster nicht immer eine konstante Einheit bleiben muß, sondern sich in bestimmten Fällen modifikativ und genisch abändern läßt.

Die modifikative Beeinflussbarkeit einzelner Phäne hat H. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY (1931) an der Genovariation *Polyphaen* bei *Drosophila funebris* nachgewiesen. Durch Temperaturerniedrigung konnten Penetranz und Expressivität des abnormen Abdomens, der gespreizten Flügelhaltung, der abnormen Flügeladerung und Borstenentwicklung in verschiedenem Grade beeinflußt werden. Einzelne Borsten ließen sich sogar polar verändern: sowohl bis zur Verdoppelung als auch bis zum vollkommenen Fehlen. Im ganzen manifestieren sich in fast allen Fällen die einzelnen Merkmale, die keine ausgesprochen sensible Periode haben, unabhängig voneinander, und zwar zunehmend mit sinkender Temperatur. Lediglich das Augen-Phän erweist sich als einziges Merkmal temperaturunabhängig.

Auch multiple Allele pleiotroper Formen sind häufig nicht gleichsinnig in den einzelnen Gliedern abgeändert. So sind die 3 Allele der *Ephestia*-Mutante *a* in der Pigmentstärke der Augen, Hoden und larvalen Ocelli in der Reihenfolge  $a^+ a^h a$  (schwarz, braun, rot) abgestuft (CASPARI 1952), hinsichtlich der Entwicklungsgeschwindigkeit dagegen in der Folge  $a^+ a a^h$  (schnell, mittel, langsam) (PIEPHO 1935). — Auch bei den Allelen der *white*-Serie von *Drosophila*, bei denen die Pigmentation der Augen in den meisten Fällen mit der der Malphigischen Gefäße parallel verläuft, machen zwei Glieder eine Ausnahme:  $w^{bl}$  mit sehr dunklen Augen hat sehr helle Malphigische Gefäße, während  $w^{sat}$  sehr helle Augen mit hellgelben, vom Wildtyp kaum unterscheidbaren Malphigischen Gefäßen besitzt (BREHME und DEMEREC 1942). — An *erectoides*-Mutanten der Gerste konnte v. WETTSTEIN (1954) ebenfalls zeigen, daß zwei Glieder einer Serie multipler Allele ( $a^{19}$  und  $a^{23}$ ) sich im Gefäßbündelquerschnitt und dem gesamten Querschnitt der Internodien I und IV ungleichsinnig verhalten:

Gefäßbündel der Internodien I und IV:

$$B^+ < a^{21} < a^{28} < a^{23} < a^{19},$$

Gesamtquerschnitt der Internodien I und IV:

$$B^+ < a^{21} < a^{28} < a^{19} < a^{23}.$$

Zeigen schon diese Beispiele homozygoter Allele eine unregelmäßige Manifestierung bestimmter Phäne, so wird dieses Verhalten bei Heterozygoten besonders deutlich. Die dominante Mutante *Ri* von *Oenothera odorata* ist als Homozygote in der Größe reduziert, die Blätter sind durch stärkeres Wachstum der Unterseiten gerollt. Unregelmäßige Proliferationen und tumorartige Bildungen treten teilweise am Stengel, den Hypanthien der Blüten und im Gynaeceum auf. Der Chlorophyllgehalt scheint im ganzen erhöht, die Anthozyanbildung dagegen gehemmt zu sein. Die Palisadenschicht liegt, statt wie normal auf der oberen Blattseite, auf der unteren. Bei der Heterozygoten *Riri* verschieben sich die genetischen Verhältnisse einzelner Merkmale. So ist die Blattrollung nur noch fast dominant, die umgekehrte Lage der Palisadenschicht vererbt sich dagegen intermediär, die Proliferationen rezessiv, während in der Größe sogar Heterosis festgestellt worden ist (WEIDNER 1950). Auch bei der *W*-Serie der Maus ( $+$ , *W*, *W'*) verhalten sich die beiden pleiotropen dominanten Merkmale „scheckiges Fell“ und „macrocytische Anämie“ in den drei möglichen heterozygoten Verbindungen verschieden und unabhängig voneinander (DUNN 1937). Besonders eindrucksvoll sind die umfangreichen Versuche von ANDERS (1957) mit der stark pleiotropen *Drosophila*-Mutante *lozenge-clawless* ( $lz^{cl}$ ), die mit mehreren andern Mutanten, deren Allele einzelnen  $lz^{cl}$ -Phänen entsprechen, gekreuzt wurde. Dabei konnten Inaktivierungen dieser Phäne erzielt werden. Bei dem reich gegliederten Muster von  $lz^{cl}$  sind die Augen (Form, Farbe, Oberfläche), das dritte Antennenglied, Sinneshaare, Klauen, Schlüpftrate der Eier, die Spermatheken, Parovarien und fluoreszierende Substanzen verändert. Kreuzt man diesen Stamm mit der Mutante *vermillion* (*v*, zinnoberrote Augen), dann wird in der Nachkommenschaft nur das Augenphän von  $lz^{cl}$  betroffen und seine ockerbraune Farbe in mattweiß mit einem feinen zinnoberroten Rand verwandelt. — Bei Kombination mit der *Drosophila*-Mutante *spineless-aristapedia* ( $ss^a$ , Umwandlung der Antenne in einen mehrgliedrigen Tarsus bis etwa zur Form des Praetarsus) ändert sich das Krallenphän von  $lz^{cl}$  (weitgehende Reduktion der Klauen am Praetarsus) derart, daß das Verhältnis Kopftarsuskralle zu Schreitbeinkralle bei  $lz^{cl}ss^a$ -Fliegen nicht das gleiche wie bei den Kontrolltieren ist und am Kopftarsus Krallen ganz anderer Dimension als am Schreitbein vorkommen. Das von  $lz^{cl}$  bedingte Krallenphän realisiert sich jetzt je nach Umgebung in verschiedener Art (S. 146). In der gleichen Kombination von  $lz^{cl}$ - mit  $ss^a$ -Tieren ändert sich auch die Struktur des 3. Antennengliedes. Während bei  $lz^{cl}$  die Sensilla basiconica weitgehend reduziert sind, werden bei  $lz^{cl}ss^a$  die Sensilla trichodea am stärksten verändert. Am Antennenfuß gibt es Bezirke, wo sich die wachstumsfördernde Aktivität des *aristapedia*-Faktors gegenüber der reduzierenden Genwirkung von  $lz^{cl}$  durchsetzt. Gleichzeitig teilt sich das 3. Antennenglied gen- und entwicklungsphysiologisch in verschiedene Areale auf. — Durch Kombination mit der rezessiven *transformer*-Mutante (*tra*), die genetische 2x-Weibchen in phänotypische Männchen verwandelt, wird das Genitalphän der  $lz^{cl}$ -Fliegen beeinflußt, an dem die beiden Anhangsdrüsen des Uterus, die Spermatheken und Parovarien, verschwunden sind. Bei heterozygoten *lztra*-Fliegen dagegen

werden Spermatheken und Parovarien wieder gut ausgebildet. — Die Kombination mit *Lobe* (*L*, starke Verkleinerung des Auges) bewirkt schließlich das Verschwinden der für *lz<sup>cl</sup>* charakteristischen Mandelform des Auges.

Diese Beispiele zeigen sehr deutlich, daß Einzelphäne eines pleiotropen Musters durch Einkreuzen eines entsprechenden Gens in ihrer Manifestierung verändert werden können, ohne daß dadurch der übrige Merkmalskomplex betroffen wird. Diese Wirkung wird freilich nicht bei jedem Kreuzungspartner erreicht, sondern nur bei bestimmten, wie ANDERS ebenfalls zeigen konnte. Das hängt außer von dem Kreuzungspartner von dem entwicklungsphysiologischen Determinationspunkt der einzelnen Phäne von *lz<sup>cl</sup>* ab. Je später dieser liegt, um so leichter läßt sich ein Phän beeinflussen.

### Eigene Versuche mit Wintergerstenmutanten

Um die Möglichkeit zu prüfen, ob auch bei Gerstenmutanten ein Phän eines pleiotropen Musters durch Einkreuzung eines bestimmten Gens inaktiviert werden kann, wurden im Jahre 1949 mehrere Kreuzungen zwischen röntgeninduzierten Wintergerstenmutanten in Gatersleben durchgeführt. Zunächst seien die verwendeten Mutanten in ihren den Ausgangsformen gegenüber abgeänderten Merkmalen beschrieben (vgl. auch STUBBE und BANDLOW, 1947). Ausgangssorte für *curta*, *fragilis*, *divaricata*, *matura* und Mut. 434 ist Friedrichswerther Berg, für *eburata* und Mut. 674 Peragis Mittelfrühe I.

1. *curta*  
Ausgesprochen kurzgrannige Form. Die Grannen sind nur halb so lang wie die Ähre, dünn und weich. Das Korn ist schmal. Die Ähre bleibt schartig. Halmlänge 100,1 cm (Kontrolle 103,0 cm)<sup>1</sup>, 1000-Korngewicht 44,7 g<sup>2</sup> (Kontrolle 43,9 g). Nr. 18/1947.
2. *fragilis*  
Die Grannen sind weich, dünn, zerbrechlich und so lang wie die Ähren oder wenig länger. Sie sind meist verbogen und stehen wirt durcheinander, nur selten verlaufen sie gerade. Sie vergilben schon nach der Blüte und sind zur Reifezeit wie die Ähren weißgelb. Häufig brechen sie vorher an jeder beliebigen Stelle ab. Die Bestockung ist schwach, das Korn dünn. Halmlänge 89,1 cm<sup>1</sup> (Kontrolle 103,0 cm). Nr. 1/1947.
3. *divaricata*  
Die Grannen haben in den einzelnen Ähren verschiedene Stellung: gespreizt, geknickt oder bogig gekrümmt. Oft weichen innerhalb der Ähre auch nur Teile der Grannen in dieser Form ab, während die übrigen gerade verlaufen. Der Halm hört mit dem Wachstum frühzeitig auf, so daß die Ährenbasis der Blattscheide aufsitzt, und wird nur 53,5 cm<sup>1</sup> lang (Kontrolle 103,0 cm). Die Ähre ist zu 19% schartig<sup>3</sup>. Nr. 46/1947.
4. *matura*  
Frühreif. Ährenschieben 6 Tage früher<sup>4</sup> als bei der Ausgangssorte Friedrichswerther Berg. 3,5% schartig<sup>3</sup>. Halmlänge 96,3 cm<sup>1</sup>. Nr. 423/1947.
5. Mut. 434/1947  
Als großkörnig und langährig ausgelesen.
6. *eburata*  
Die Deck- und Vorspelzen der Blüte, die Ährenspindel und Blattröhren bilden kaum Chlorophyll aus und bleiben weißlich wie Elfenbein. Nur die Spitzen der Deckspelzen und die Grannen ergrünen. Die Ähren neigen zum Offenblühen und sind 10% schartig<sup>3</sup>. Der Typ schoßt etwa 5 Tage später als die Ausgangssorte Peragis Mittelfrühe I. Nr. 621/1947. Abb. 1.

<sup>1</sup> 8jähriger Durchschnitt. — <sup>2</sup> 6jährig. — <sup>3</sup> 3jährig. — <sup>4</sup> 5jährig. — <sup>5</sup> 5jährig.

7. Mut. 674/1947  
Kräftig, langährig, hoch (110,4 cm<sup>5</sup>; Kontrolle 104,6 cm<sup>5</sup>).

### Kreuzungsanalysen

- |                 |   |                 |
|-----------------|---|-----------------|
| 1. <i>curta</i> | × | Mut. 674        |
| kurzgrannig     | × | normal begrannt |
| schartig        |   | voll fertil     |
| 2. <i>curta</i> | × | Mut. 434        |
|                 |   | normal begrannt |
|                 |   | voll fertil     |

Die Kreuzungen zwischen der kurzgrannigen und schartigen Mutante *curta* und den beiden normal begranneten voll fertilen Mut. 674 und 434 hatten zum Ziel, das Phän „schartig“ zu inaktivieren. Im Erfolgs-



Abb. 1. Rechts Mut. *eburata* 621 mit weißer Ähre und grünen Grannen, links Ausgangssorte Peragis Mittelfrühe I.

falle hätten in den beiden F<sub>2</sub>-Generationen kurzgrannige voll fertile Gerstenpflanzen auftreten müssen, die jedoch in keiner der beiden Nachkommenschaften gefunden wurden. Es traten nur die beiden Elternformen wieder auf. Die beiden pleiotrop bedingten Merkmale von *curta*, Kurzgrannigkeit und Schartigheit, haben sich durch den eingekreuzten Genotyp nicht trennen lassen.

- |                    |   |                 |
|--------------------|---|-----------------|
| 3. <i>fragilis</i> | × | Mut. 674        |
| hinfallige Granne  | × | normal begrannt |
| schwacher Habitus  |   | langährig       |
| 4. <i>fragilis</i> | × | Mut. 434        |
|                    |   | normal begrannt |
|                    |   | langährig       |

Die Kreuzungen *fragilis* × Mut. 674 und Mut. 434 hatten die Ausschaltung der hinfalligen Granne bei *fragilis* zum Ziel, so daß in der F<sub>2</sub> normal begrannete Pflanzen mit dem *fragilis*-Habitus hätten auftreten müssen. Dieser Typ wurde nicht gefunden, es traten wieder nur die zwei Elternformen auf. Eine Unterdrückung des pleiotrop bedingten Merkmals war auch hier nicht möglich.

- |                      |   |                 |
|----------------------|---|-----------------|
| 5. <i>divaricata</i> | × | <i>eburata</i>  |
| gespreizte Granne    |   | weißährig, spät |
| niedrig              |   |                 |

Tabelle 1. *divaricata* × *eburata*. Dihybride Aufspaltungen.

Granne Ähre	Befund				Erwartung				P	Pflanzenbestand absolut und % der Aussaat
	normal grün	gespreizt grün	normal weiß	gespreizt weiß	normal grün	gespreizt grün	normal weiß	gespreizt weiß		
F <sub>2</sub> (1950)	643	136	104	19	504	168	168	56	10 <sup>-10</sup>	902 = 47,5%
F <sub>3</sub> (1951)	255	98	89	42	272	90,8	90,8	30,3	0,1	484 = 47,6%

Essolltegeprüft werden, ob eines der beiden Merkmale von *divaricata* inaktiviert werden kann, so daß in der F<sub>2</sub>-Generation hohe Pflanzen mit gespreizten Granen oder niedrige normal begrannete Formen hätten entstehen müssen. Beide Typen wurden nicht gefunden. Gespreizte Granne und niedriger Wuchs blieben stets pleiotrop gekoppelt.

Im übrigen ist die Aufspaltung der Ährenfarbe und des Grannentypus verfolgt worden (Tab. 1).

In dem Bestand der F<sub>2</sub>-Generation sind von den ausgelegten 1900 Gerstenkörnern nur 902 = 47,5% zu reifen Pflanzen herangewachsen, wobei die einzelnen Phänotypenklassen verschieden stark dezimiert worden sind, so daß die Spaltungsverhältnisse sehr stark von der Erwartung abweichen. Am relativ vitalsten erscheint die doppelt dominante Klasse der normal begranneten grünen Pflanzen, die bei Vergleich mit dem theoretischen Verhältnis in Überschuß geraten ist. Die beiden einfach heterozygoten Dreiergruppen zeigen sehr ungleich starke Verluste, die doppelt Rezessiven das stärkste Defizit.

Die Aufspaltung der F<sub>3</sub>-Generation ist im Vergleich zu der F<sub>2</sub> überraschend gut. Die doppelt rezessive Klasse ist hier sogar stärker vertreten, als zu erwarten ist. Dabei ist der Pflanzenbestand mit 47,6% ebenso niedrig wie in der F<sub>2</sub>. Der große Unterschied in den Aufspaltungen der F<sub>2</sub> und F<sub>3</sub> erscheint zunächst unerklärlich, denn das Zahlenmaterial der F<sub>2</sub> ist für eine klare Spaltung groß genug und die morphologischen Merkmale sind eindeutig. Anscheinend hat die ungünstige Herbstwitterung 1950 mit den Oktoberfrösten einzelne Phänotypenklassen verschieden stark dezimiert. Auch SCHOLZ<sup>1</sup> hat bei Kreuzungen von Wintergerstenmutanten jahrgangsweise teilweise gestörte Aufspaltungen erhalten, die er auf Winterschäden zurückführt. Die Pflanzenbestände in der F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> und F<sub>3</sub> sind andererseits mit 45%, 47,5%, 47,6% gleichmäßig niedrig (1950, 1951, 1952) und zeigen damit starke zygotische Letalität in der dihybriden Kombination an. Die Keimfähigkeit der elterlichen Mutanten ist trotzdem annähernd normal und beträgt bei *eburata* und *divaricata* im Feld 84,0%, im Keimteller sogar 97% bzw. 98%. Auch die Überwinterung ist in beiden Fällen normal gewesen.

6. *eburata* × *matura*  
weißährig, spät schartig      früh, leicht schartig

Bei Versuchsbeginn im Jahre 1949 nahm ich Pleiotropie für alle drei Phäne von *eburata* an und wollte versuchen, die Spätreife durch Einkreuzen einer frühreifen Mutante auszuschalten. Beide Partner unterscheiden sich im Schoßtermin um 8 Tage. Die F<sub>2</sub>-Generation spaltete folgendermaßen auf (Tab. 2).

Ich halte diese Aufspaltung für dihybrid, da die entsprechenden vier Phänotypen aufgetreten sind. Die fehlende statistische Sicherung scheint mir ebenso

<sup>1</sup> Briefliche Mitteilung.

wie bei der Kreuzung Tab. 1 durch die ungünstige Herbstwitterung 1950 bedingt zu sein, nur daß in Tab. 2 eine F<sub>3</sub>-Generation fehlt, die in Tab. 1 signifikant aufspaltete. Doch die Dominanz der Spätreife (S) und Rezessivität der Weißährigkeit (*eb*) kommen klar zum Ausdruck.

Tabelle 2. *eburata* × *matura*. Dihybride F<sub>2</sub>-Aufspaltung.

	grün spät	grün früh	weiß spät	weiß früh	P	Pflanzen- bestand absol. und % der Aussaat
Befund	1204	123	245	31	< 10 <sup>-10</sup>	1603 = 48,9%
Erwartung	902	301	301	100		

spät = mindestens so spät wie *eburata*; ab 1 Tag früher = früh. Die in geringer Anzahl aufgetretenen mittelfrühen sind zu den schon im Defizit stehenden frühen gezählt. *eburata* ist 2 Tage später als die späte Sorte Friedrichswerther Berg, *matura* 3 Tage früher als die mittelfrühe—frühe Sorte Peragis I.

Im Falle einer monogen pleiotrop bedingten Kopplung von weißährig und spätreif hätte entweder das Gen für den Reifetermin oder dasjenige für die Chlorophyllbildung mutiert sein können. Wäre ein die Reifezeit bestimmender locus abgeändert und damit gleichzeitig eine Weißährigkeit ausgelöst, so müßte dieses „Teilgen“ für weiß epistatisch über alle anderen chlorophyllbildenden Gene sein und spät-weiß in der F<sub>2</sub> dominieren. Das ist aber nicht der Fall. Wäre andererseits der Farblocus mutiert und gleichzeitig Spätreife erzeugt (*eb<sup>S</sup>*), so müßten alle weißen Typen (*eb<sup>S</sup>c'* u. *eb<sup>S</sup>c*) spät sein, da S über das Gen *c'* (oder *C'*), früh — mittelfrüh, der eigenen Ausgangssorte Peragis I und über das Allel *c* für früh in *matura* epistatisch ist. (Daß *c'* und *c* Allele sind, beweist die monogene Rückkreuzung weiß früh × weiß spät, Tab. 4.) Es dürften also keine weißen frühen Pflanzen auftreten, dagegen müßten die grünen früh sein. Beides trifft nicht zu. Bei Pleiotropie und Erreichung des eingangs gestellten Zieles, nämlich Inaktivierung des Spätreife-Phäns in *eburata* durch Einkreuzung der Frühreife von *matura* müßte diese F<sub>2</sub> in 9 grün früh:3 grün früh:3 weiß spät:1 weiß früh (*eb<sup>S</sup>eb<sup>S</sup> c' c'*) spalten. In diesem Falle würde bei den doppelt rezessiven die Frühreife *c'* die pleiotrop bedingte Spätreife nach Art einer Epistasie ausschalten. Weiß-frühe Pflanzen sind zwar vorhanden, aber vor allem grün-späte, die nicht auftreten dürfen. Also ist auch diese Hypothese nicht verwirklicht. Dagegen sind die bei einer gewöhnlichen digenen Kreuzung zu erwartenden Phänotypen aufgetreten. Wir schließen daraus auf zwei mutierte Gene bei *eburata*, ein rezessives für Weißährigkeit und ein dominantes für Spätreife. Für die Beurteilung der Pleiotropie-Frage fällt diese Kreuzung daher aus.

Die Kreuzungsnachkommenschaft weist ebenso wie die vorige einen sehr lückigen Bestand von 49,0%

Pflanzen auf, wobei alle Phänotypenklassen dezimiert sind, vor allem die frühreifen. Wahrscheinlich sind dafür ebenso wie in der Kreuzung *eburata* × *divaricata* die Oktoberfröste des Jahres 1950 verantwortlich. In reinem Bestand ist die Keimfähigkeit der doppelt Rezessiven mit  $\varnothing$  90,4%, diejenige von *eburata* mit 84,5% und die von *matura* mit 89% (1953) annähernd normal.

Ob die beiden mutierten Gene weißährig und spät-reif gekoppelt oder unabhängig in verschiedenen Chromosomen vorliegen, müßte an dem lückigen Bestand von 49% reif gewordenen Pflanzen entschieden werden. Dadurch ist die Berechnung von Anfang an mit einem so starken Unsicherheitsfaktor belastet, daß eine Angabe der berechneten Zahlen wertlos ist und ich darauf verzichten will. Die Wahrscheinlichkeit einer Kopplung bei den 7 Chromosomenpaaren der Gerste ist allgemein  $\frac{1}{7}$  und diejenige für Unabhängigkeit der Allele  $\frac{6}{7}$ , so daß wir hypothetisch letztere annehmen.

In der  $F_2$ -Generation sind frühreife Pflanzen ausgelesen worden. Dabei haben sich von 35 früh-weißen 31 in der  $F_3$  bestätigt und von 142 früh-grünen 123. Als früh waren diejenigen Parzellen der  $F_3$  (1 m<sup>2</sup>) bezeichnet worden, die etwa so früh wie *matura* geblüht haben. Ein Muster von 15 frühreifen weißährigen rezessiven Linien ist in den folgenden 5 Jahren weiter angebaut worden und hat seine Frühreife konstant erhalten (Tab. 3). In der  $F_2$ -Generation zeigte die Kreuzung *eburata* × *matura*, wie wir gesehen haben, sehr starke, sicher witterungsbedingte Abweichungen von der Erwartung. Wir haben diesen dihybriden Erbgang daraufhin in einen monohybriden aufgelöst und 14 frühe weiße Linien mit dem späten weißen *eburata*-Elter zurückgekreuzt (Tab. 4).

Die Termine des Ährenschiebens liegen klar getrennt: bei *eburata* zwischen dem 29. 5.—5. 6. und bei der frühen Nr. 2574 als einem Muster der übrigen  $\pm$  gleich früh-weißen Linien zwischen dem 20.—23. 5. Auffallend ist der scharfe Schnitt der späten Pflanzen beim 5. 6. Lediglich einige ganz späte Pflanzen fallen aus dem Rahmen, die nur in der letzten Kreuzung wegen ihres relativ hohen Anteils erwähnenswert sind. Durch diese monohybride Kreuzung ist es möglich geworden, ein

signifikantes Verhältnis von 3 spät:1 früh zu erzielen und die schon in der dihybriden Spaltung deutliche Dominanz der Spätreife von *eburata* statistisch zu sichern. Lediglich in zwei einseitigen Kreuzungen der Nummern 10 und 14 fehlt die statistische Sicherung. Da jedoch in beiden Fällen die reziproken Kreuzungen gut gesicherte 3:1-Spaltungen ergeben haben, liegen bei Nr. 10a wahrscheinlich technische Fehler vor und bei Nr. 14b einige Selbstungen der späten Samenpflanze. Die Gene für spät und früh müssen demnach Allele sein, wenn auch die späte *eburata* aus der Sorte Peragis I (mittelfrüh—früh) und der frühe Kreuzungspartner über *matura* aus der spätreifen Sorte Friedrichswerther Berg hervorgegangen sind. Im Gegensatz zu den Dihybriden fehlt in diesem monohybriden Erbgang ein Rezessivdefizit. Ob das an einem normalen Anteil der homozygoten Rezessiven liegt oder ob ein Rezessivdefizit durch Ausfall von Heterozygoten maskiert ist, läßt sich auch jetzt nicht entscheiden. Wir gehen auf das Vorkommen vital geschwächter Heterozygoter im folgenden Abschnitt näher ein. Vielleicht hat auch nur das normale Winterwetter 1956/57, das 1950/51 bei den Dihybriden fehlte, die signifikante Aufspaltung der Monohybriden bewirkt. Andererseits ist der ganze Pflanzenbestand 1957 wieder in derselben Größenordnung herabgesetzt wie bei den beiden dihybriden *eburata*-Kreuzungen, nämlich auf 54%. Dafür müssen Letalfaktoren verantwortlich sein, die in jeder Genkombination bei allen Phänotypenklassen, in di- wie monohybrider Verbindung, gleich wirksam sind.

Neben der Weißährigkeit und Spätreife ist das dritte auffallende Phän von *eburata* die Schartigkeit mit 9,5% tauben Ährchen<sup>1</sup> je Ähre, während der Kreuzungspartner *matura* in demselben Zeitraum bei praktisch gleicher Ährenlänge und Spindelstufenzahl nur 3,5% taube Ährchen aufweist.

Die in der  $F_2$  ausgelesenen und in  $F_3$ — $F_7$  bestätigten 15 doppelt rezessiven weißährig-frühreifen Typen sind ebenfalls auf Schartigkeit untersucht worden und haben niedrige Werte ergeben. 8 von 15 zeigen die gleiche geringe oder eine noch schwächere Schartigkeit als

<sup>1</sup> 3jähriger Durchschnitt:

Tabelle 3. Ährenschieben der ausgelesenen frühen, weißen Wintergersten ( $F_3$ — $F_7$ ) aus der Kreuzung *eburata* × *matura* mitsamt den entsprechenden Terminen der Eltern. Angegeben ist die Differenz der Tage des Ährenschiebens gegenüber denen von *eburata* und *matura*. Früher: —, später: +.

Eltern und Nr. der $F_2$ Pflanzen	$F_3$ (1952)		$F_4$ (1953)		$F_5$ (1955)		$F_6$ (1956)		$F_7$ (1957)		5jähriger Durchschnitt des Ährenschiebens		
	5. 6.	21. 5.	27. 5.	21. 5.	8. 6.	1. 6.	5. 6.	28. 5.	31. 5.	21. 5.	absolut	Differenztage zu	
											3. 6. 25. 5.	<i>eburata</i>	<i>matura</i>
<i>eburata</i>													
<i>matura</i>													
2574			-6	0	-8	-1	-4	+4	-11	-1	26. 5.	- 7,3	+ 0,5
2576	-12	+ 3	-6	0	-7	0	-6	+2	-12	-2	25. 5.	- 8,6	+ 0,6
2577	-13	+ 2	-6	0	-7	0	-8	0	-11	-1	25. 5.	- 9,0	+ 0,2
2579	-10	+ 5	-6	0	-6	+1	-8	0	-12	-2	25. 5.	- 8,4	+ 0,8
2580	-10	+ 5	-6	0	-5	+2	-6	+2	-11	-1	26. 5.	- 7,6	+ 1,6
2581	-10	+ 5	-7	-1	-5	+2	-5	+3	-12	-2	26. 5.	- 9,8	+ 1,4
2582	-15	0	-6	0	-7	0	-8	0	-11	-1	24. 5.	- 8,1	- 0,2
2583	-4	+11	-6	0	-5	+2	-6	+2	-12	-2	27. 5.	- 6,6	+ 2,6
2584	-10	+ 5	-7	-1	-7	0	-7	+1	-14	-4	25. 5.	- 9,0	+ 0,2
2585	-10	+ 5	-8	-2	-5	+2	-8	0	-13	-3	25. 5.	- 8,8	+ 0,4
2586	-10	+ 5	-7	-1	-6	+1	-7	+1	-13	-3	25. 5.	- 8,6	+ 0,6
2587	-10	+ 5	-7	-1	-7	0	-8	0	-14	-4	25. 5.	- 9,2	0
2588	-15	0	-7	-1	-7	0	-8	0	-14	-4	24. 5.	-10,2	+ 1,0
2589	-10	+ 5	-6	0	-7	0	-8	0	-14	-4	25. 5.	- 9,0	+ 0,2
2591	-3	+12	-6	0	-4	+3	-6	+2	-12	-2	28. 5.	- 6,2	+ 3,0

$\varnothing$  — 8,4 Tage | + 0,7 Tage



die  $F_2$ -Population aus  $\frac{1}{4}$  homozygoten und  $\frac{3}{4}$  heterozygoten Pflanzen. Dementsprechend verteilen sich auch etwa die beiden Schartigkeitsgruppen mit 25:54 Pflanzen ( $P = 0,12$ ).

Gegenüber diesen dihybriden Kreuzungen steigt die Schartigkeit bei monohybriden Bastarden weniger stark an, wie die Rückkreuzungen der frühen weißen Auslesen mit dem späten weißen *eburata*-Elter zeigen, deren  $F_2$  wir bereits bei der Schoßvererbung kennen gelernt haben. Von jeder dieser  $F_2$ -Generationen ist ein Muster früh und spät schossender Pflanzen auf Schartigkeit untersucht worden (Tab. 7). Bei den dominanten Spätreifen sind theoretisch  $\frac{1}{3}$  Homozygote und  $\frac{2}{3}$  Heterozygote zu erwarten, die bei den kleinen Mustern der einzelnen Kreuzungsnachkommenschaften stark variieren werden. Wir werten daher die 16  $F_2$ -Aufspaltungen summarisch aus. Das mag in diesem Falle erlaubt sein, da der eine Kreuzungselter *eburata* in allen 16 Kreuzungen der gleiche ist und der jeweils zweite Partner seine rezessive Frühreife von demselben Elter *matura* übernommen hat. Unter den insgesamt 433 untersuchten dominanten spätreifen  $F_2$ -Pflanzen sind 288 heterozygote zu erwarten, die bei gleichem Verhalten wie die Dihybriden stark erhöhte Schartigkeit zeigen müßten. In Wirklichkeit zählen wir aber nur 124 stärker schartige Werte. Das ist weniger als die Hälfte der Heterozygoten. Ausgewertet sind hierbei signifikant erhöht schartige Einzelpflanzen. In Tab. 7 stehen aus räumlichen Gründen nur die durchschnittlichen Schartigkeitsprozente der darunter angegebenen Pflanzen- und Ährenzahlen. Die gesteigerte Schartigkeit Heterozygoter manifestiert sich bei diesen Monohybriden also deutlich schwächer als bei den vorhin besprochenen Dihybriden. Auffallend stark schartige Pflanzen kommen vereinzelt auch unter den homozygoten Frühreifen vor. Ob das Modifikationen oder im Ährenschieben herausfallende Heterozygote sind, ist nicht untersucht worden.

Diese Kreuzungen sind gleichzeitig für die Untersuchung der Frage geeignet, ob die Anlage für die Schartigkeit hier mendelt. Wenn das zuträfe, müßten die Aufspaltungen der Tab. 7 dihybrid verlaufen: bei den späten wie den frühen wären sowohl schwache wie stärker schartige in einem Zahlenverhältnis zu erwarten, das bei unabhängiger Vererbung unter Berücksichtigung der Umweltabhängigkeit ungefähr 9:3:3:1 sein müßte. In Wirklichkeit lassen sich zwar vier Phänotypenklassen nachweisen, doch die Zahlenverhältnisse sind unverständlich:

spät stark schartig	spät schwach schartig	früh stark schartig	früh schwach schartig
263	171	24	117
A. B.	A. b	a B.	a b

In den spätreifen Gruppen dominiert die stärkere Schartigkeit unvollständig, und in der frühreifen Gruppe dominiert die schwache Schartigkeit sehr stark. Eine unabhängige Vererbung beider Eigenschaften liegt also nicht vor. Aber mit Koppelung lassen sich die Aufspaltungen auch nicht erklären, da die AB- und ab-Typen nicht zahlreich genug und die Ab- sowie die aB-Gruppen nicht gleichmäßig schwach genug vertreten sind.

Wichtig für den Bestäubungserfolg ist auch die Witterung zur Blütezeit, die in dieser  $F_2$  sowohl für

früh wie spät schossende Pflanzen günstig war (viel Sonne, wenig Wind, mittlere Temperaturen) und sich bestimmt zu Gunsten einer modifikativ schwachen Schartigkeit ausgewirkt hat. Vielleicht erklärt sich damit der relativ hohe Anteil schwach schartiger unter den späten Gersten. Den großen Überschuß der frühen schwach schartigen kann man freilich nicht verständlich machen. Es scheint so, als ob die Frühreife selbst schartigkeiterniedrigend wirkt.

Wir haben auch den Einfluß der Ährenlänge auf den Grad der Schartigkeit untersucht, da die Frühreifen kurzähriger (5 cm) als die Spätreifen (7 cm) und durchweg schwachschartig sind. Doch von den 24 frühen stärker schartigen sind nur 5 signifikant ( $t_{0,27\%}$ ) langähriger als die schwach schartigen, und in der spätreifen Gruppe haben von 263 stärker schartigen Pflanzen nur 99 (38%) signifikant längere Ähren als die 171 schwächer schartigen Gersten. Das sind zwar mehr als in der frühreifen Gruppe, doch reichen sie zur Erklärung der ungewöhnlichen Schartigkeitsverhältnisse nicht aus. Wegen dieser Unklarheit scheint mir die Annahme eines Gens für Schartigkeit nicht geboten, wenn wir auch ihre durch äußeres und inneres Milieu beeinflussbare idiotypische Steuerung erkennen.

### Besprechung der Ergebnisse

Den vorliegenden Versuchen lag ursprünglich die Frage zugrunde, ob einzelne Phäne pleiotroper Gerstenmutanten durch Einkreuzung anderer Mutanten inaktiviert werden können, ein genphysiologisch wie züchterisch gleich wichtiges Problem. Die Kreuzungsergebnisse haben gezeigt, daß dies mit den verwendeten Mutanten nicht möglich ist. Die Merkmalskomplexe der Mutanten *curta*: kurzgrannig/schartig, *fragilis*: schwacher Habitus/hinfällige Granne, *divaricata*: gespreizte Granne/niedrig bleiben stets pleiotrop gekoppelt. Mit diesen Befunden ist jedoch nicht gesagt, daß eine Inaktivierung einzelner Phäne in einem pleiotropen Muster bei Gerste überhaupt unmöglich wäre. ANDERS betont bei seinen entsprechenden *Drosophila*-Versuchen mit der Mutante *lozenge clawless*, daß eine Ausschaltung bestimmter Phäne nicht in allen Fällen erreichbar ist, sondern nur bei spät angelegten Merkmalen. Vielleicht spielt bei diesem Problem auch das phylogenetisch sehr hohe Alter der Gerste eine Rolle.

Die Mutante *eburata* erscheint uns nicht pleiotrop, sondern die beiden Phäne weißährig und spätreif sind offenbar durch zwei unabhängige Mutationen gleichzeitig entstanden, die Weißährigkeit durch ein rezessives Allel, die Spätreife durch ein dominantes. Die Schartigkeit wird bei zugleich starker Umweltwirkung ebenfalls erblich gesteuert, doch können wir ein Gen für diese partielle Sterilität nicht klar nachweisen. *Eburata* hat sich während der Jahre der Beobachtung in den drei Phänen stets einheitlich verhalten, wenn diese auch bei Auffindung der Mutante nicht sofort vollzählig registriert worden sind. Wir bezeichnen *eburata* daher als zweifache Mutante.

Weißährige Mutanten sind in Gatersleben im Laufe der Jahre bei Wintergerste mehrfach gefunden worden, zunächst zwei nach Röntgenbestrahlung von Peragis Mittelfrühe II (Mut. 751 und Mut. 831), die ebenfalls später als die Ausgangsform Ähren schieben: Mut.

Tabelle 7. Scharftigkeit (%) der früh und spät schossenden F<sub>2</sub>-Pflanzen aus der Kreuzung früh-weißährig × ebwata (eb).

P-Generationen (Nr. früh-weiß × eb.)	F <sub>2</sub> -Generationen Ährenschieben	früh												spät												Durchschnittliche Scharftigkeit (%)	
		Mai						Juni						Juni						F <sub>2</sub> -Genera- tionen		P-Generationen					
		17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	25.	27.	29.	31.	1.	3.	5.	6.	7.	8.	9.	11.	12.	früh	spät	früh	ebwata		
10. eb × 2574	Scharftigkeit (%) Pflanzen/Ähren					1,7 2/14	0,9 2/8	5,2 3/22		44,9 1/7		5,6 5/39	9,2 5/28	4,9 10/44							3,0	8,0	8,2	9,0			
14. 2577 × eb	"	4,2 1/4		3,3 4/12	5,5 1/4	2,1 2/10	1,4 1/10	13,2 1/10		17,3 12/79		19,0 13/55	6,1 1/4	24,6 2/3							4,9	18,2	12,7	9,0			
31. 2579 × eb	"			0,0 2/11	5,7 3/18	0,0 1/3	2,5 3/14	3/13		5,7 1/8		8,1 15/90	6,0 2/5							0,0 1/1	2,6	6,7	10,8	9,0			
33. 2580 × eb	"	0,0 1/1		3,7 1/4	2,8 4/13	2,4 2/10	1,6 1/5	11,5 1/2		0,0 2/2		7,2 15/50	5,3 6/28	19,1 10/25							3,3	10,0	3,3	9,0			
39. 2581 × eb	"			2,0 2/7				0,5 2/5	0,8 1/3	49,6 3/21		5,3 5/20	5,5 7/45	3,7 6/31						2,6 2/2	1,2	8,7	4,3	9,0			
43. 2582 × eb	"	0,0 1/1	12,7 1/8	0,6 3/18		0,4 1/5	0,3 3/18	8,5 2/23	4,4 1/1	3,6 3/12		7,6 4/23	3,3 5/36	5,6 2/20			1,7 1/8	8,0 1/10		3,1	4,7	3,6	9,0				
52. eb × 2583	"			3,0 2/13		2,1 2/27	2,6 4/44	4,7 3/18	2,4 5/33	2,2 1/17		35,2 3/19	3,7 5/33	5,7 7/32						2,9	14,7	3,6	9,0				
60. eb × 2584	"					4,3 2/12	1,6 2/11	4,8 3/34	1,4 2/15	0,0 1/3		18,9 4/38	7,2 7/45	7,8 12/65						3,2	9,0	11,3	9,0				
62. eb × 2585	"			4,5 3/49	2,4 2/14	5,1 2/21	0,0 1/1	10,2 1/7		11,4 1/11		4,3 7/59	9,0 20/150	8,3 1/2						4,3	9,2	4,0	9,0				
66. 2586 × eb	"			1,2 1/4			0,6 1/6		1,0 2/4	49,1 1/20		7,8 2/14	11,4 10/72	5,9 4/17						0,9	12,7	1,9	9,0				
73. eb × 2586	"	28,7 1/11		3,5 2/15	2,7 4/28	6,5 1/5	0,7 4/20	41,9 1/11	20,1 1/11	11,9 3/25		11,8 8/37	14,1 5/19	9,3 5/19						8,4	15,0	1,9	9,0				
80. eb × 2587	"						2,7 3/13	1,9 6/25	0,0 1/1			10,3 3/11	8,4 10/62	10,9 7/19						2,0	9,5	1,7	9,0				
89. 2588 × eb	"					5,4 1/2	0,9 5/14			20,0 1/8		10,8 5/22	11,1 10/56	6,1 13/42						1,7	9,1	2,1	9,0				
90. 2589 × eb	"					1,2 1/6	6,4 1/1	1,7 1/8	0,9 1/6	0,0 1/2		17,3 6/37	11,1 15/97	17,0 1/3						2,6	12,5	1,7	9,0				
99. 2591 × eb	"	8,8 1/1		10,9 3/16			1,5 2/4			10,1 3/14		16,3 24/95	16,9 5/13							7,4	15,8	3,1	9,0				
104. eb × 2591	"			1,9 3/10			3,0 3/12	0,4 1/5		4,0 2/18		11,9 4/20	9,0 6/18	9,2 14/37	8,3 1/4	17,5 5/16				2,2	10,4	3,1	9,0				

751 5 Tage<sup>1</sup> später, während Mut. 831 nur 2,8 Tage später ist. Beide Mutanten<sup>2</sup> sind unter sich und mit der hier verwendeten *eburata*-Mut. 621 genetisch identisch. Die Weißährigkeit wird rezessiv vererbt (Peragis × Mut. 751, F<sub>2</sub> 174:59). Auch bei der Sorte „Kleinwanzlebener 12“ traten nach Bestrahlung vier weißährige Mutanten in verschiedenen Jahren auf, von denen nur Mut. 936 und Mut. 937 etwas später kommen (2,5 und 1 Tag<sup>3</sup>). Mut. 935a und 967b schieben dagegen 2,5 und 4 Tage<sup>3</sup> früher die Ähren. Von den 7 aufgetretenen *eburata*-Formen blühen also vier später, eine etwa gleichzeitig und zwei früher. Die Korrelation mit dem Reifetermin ist also verschieden stark ausgeprägt. 4 Mutanten sind gleichzeitig weißährig und spät, was Pleiotropie vermuten läßt. Doch ich kann sie im Falle der *eburata* 621 nicht nachweisen. Auch wenn man berücksichtigt, daß drei Genorte für den Reifetermin bei Gerste bekannt sind (s. HOFFMANN, 1957), so läßt die monogen spaltende Rückkreuzung weiß-spät × weiß-früh auf Allelie der Anlage für den Reifetermin schließen (Tab. 4). Das bedeutet die Annahme eines besonders mutierten Reifegens bei Mut. *eburata*, die aus der Sorte Peragis I (mittelfrüh—früh) hervorgegangen ist.

Die durch das zweite mutierte Allel von *eburata* 621 bedingte Spätreife vererbt sich dominant. Das ist erwähnenswert, da sonst fast alle Gerstenmutanten rezessiv sind. Doch bei umfangreichen Untersuchungen sind auch vereinzelt dominante Formen gefunden worden. Als spontane Mutanten dieser Art sind bekannt die Kapuzengerste (HARLAN, 1931), eine Zwergform (MIYAZAMA, 1921), ein *intermedium*-Typ (IKENO, 1925) und eine homozygot letale Kümmerform (HONECKER, 1936). Als induzierte dominante Gerstenmutanten sind beschrieben worden je eine frühreife von NÖTZEL (1952) und SCHOLZ (1957) sowie eine halbdominante frühreife und ein gigas-Typ mit halbdominantem bis dominantem Erbgang (GUSTAFSSON, 1954), zwei *erectoides*-Formen mit vollständiger und eine mit teilweiser Dominanz (HAGBERG, 1958), zwei Gene für Mehltaresistenz mit vollständiger und unvollständiger Dominanz bei acht (1 + 7) Wintergersten (NOVER und BANDLOW 1958) und eine schwarzährige, vielzeilige Form (POLLHAMER, 1958). Auf die Möglichkeiten des Dominanzwechsels bei Mutanten durch Veränderung des Genotyps, der physikalischen und biologischen Umwelt hat GUSTAFSSON (1951) hingewiesen.

Das dritte Phän von *eburata* ist die genetisch bedingte Schartigkeit mit 9,5% tauben Ährchen je Ähre. Aus der Kreuzung mit der schwach schartigen *matura* (3,5%) wurden in der F<sub>2</sub>-Generation doppelt rezessive weißährig-frühreife Pflanzen ausgelesen, die im allgemeinen die Schartigkeit des frühen *matura*-Elters besaßen und diese in den drei Prüfungsjahren mit den für diese Eigenschaft typischen Schwankungen behielten. In der Rückkreuzung dieser homozygoten früh-weißen Linien mit der späten schartigeren *eburata* (Tab. 7) spalten die spät- und frühreifen Gruppen für Schartigkeit entgegengesetzt auf. Eine klare Analyse dieser Eigenschaft ist in unserem Beispiel daher nicht möglich. Charakteristisch ist jedoch der steile Anstieg der Schartigkeit bei dihybriden Hetero-

zygoten; bei monohybriden ist er schwächer. Die Manifestierung dieser Sterilitätsform hängt offensichtlich von dem Zusammenspiel mehrerer innerer und äußerer Faktoren ab.

An der Analyse dieser Erscheinung haben mehrere Autoren gearbeitet. DAS (1957) wies an einer aus Röntgenbestrahlung hervorgegangenen Gerstenpflanze mit 80% Ei- und 15% Pollensterilität monogenen Erbgang nach. Die F<sub>2</sub> spaltete in 3 normal:1 schwach schartig. Der Grad der partiellen Sterilität schwankt demnach auch in diesem Beispiel. KATTERMANN (1939) konnte bei einer Gruppe schartiger Gersten weibliche Gametenselektion nachweisen. In einigen Fällen war überhaupt kein Embryosack ausgebildet, in den meisten jedoch nur kein Antipodenapparat bis auf wenige Zellen bei sonst normalem Eiapparat. Der Autor macht ein Gen für diese Störung verantwortlich. In diesen Fällen ist gametische Letalität nachgewiesen. JOHANNSEN (1926) spricht bei seinen Messungen der Fruchtknotenlängen schartiger Gersten von großen und kleinen Hemmlingen, d. h. auf verschiedener Entwicklungsstufe abortierten Fruchtknoten. Hier liegt anscheinend zygotische Letalität vor. HONECKER (1936/37) weist ebenfalls auf beide Entstehungsmöglichkeiten der Schartigkeit bei Gerste hin. Auch JOHANNSEN (1926), HALLQUIST (1923, 1926/27) und GUSTAFSSON (1947) sind bei ihren Kreuzungen zwischen Gerstenmutanten gleich uns zu dem Ergebnis gekommen, daß die Höhe der Schartigkeit je nach Kreuzungspartnern sehr variieren kann und bei dihybriden Heterozygoten — HALLQUIST spricht von synthetischer Letalität — im allgemeinen größer als bei monohybriden ist.

Neben der Schartigkeit sind wir noch einer zweiten Form der teilweisen Letalität begegnet: der verminderten Keimfähigkeit des Saatgutes von F<sub>1</sub>-, F<sub>2</sub>- und F<sub>3</sub>-Generationen der verschiedenen *eburata*-Kreuzungen. Der Pflanzenbestand betrug durchweg nur um 50%, gleichgültig, ob es sich um mono- oder dihybride Nachkommenschaften handelte, ob die Aufspaltungen signifikant oder nicht signifikant waren. Offenbar ist das harmonische Gefüge der Pflanzen durch die Kombination zweier Mutanten, ja selbst schon durch monogene Einführung einer mutierten Eigenschaft (weiß früh × weiß spät) stark gestört. Wahrscheinlich wirken sich dabei disharmonische Kern-Plasmabeziehungen aus, indem Mutanten nicht nur im Kern, sondern auch im Plasmon abgeändert sind und dann kombiniert Unverträglichkeiten erzeugen, die zuerst und empfindlich die Fertilität betreffen (vgl. auch MICHAELIS, 1958).

### Zusammenfassung

Es ist untersucht worden, ob einzelne Phäne pleiotroper Mutanten durch Einkreuzungen anderer Mutanten ausgeschaltet werden können. Das ist bei den verwendeten drei Wintergersten-Mutanten nicht gelungen: *curta* (kurzgrannig/schartig), *fragilis* (schwacher Habitus/hinfällige Granne), *divaricata* (gespreizte Granne/niedrig). *Eburata* (weißährig, spätreif, 10% schartig) hat sich in der Kreuzung mit *matura* (früh, 4% schartig) als doppelte Mutante mit dem rezessiven Allel für Weißährigkeit und einem dominanten für Spätreife erwiesen. Außerdem liegt eine idiotypisch bedingte Schartigkeit vor, die bei doppelt heterozygoten Mutanten stark ansteigt.

<sup>1</sup> 6jähriger Durchschnitt.

<sup>2</sup> Briefliche Mitteilung von Herrn Dr. SCHOLZ, Gatersleben.

<sup>3</sup> 4- und 3jähriger Durchschnitt.

## Literatur

1. ANDERS, G.: Untersuchungen über das pleiotrope Manifestationsmuster der Mutante *lozenge-clawless* (*lsc<sup>cl</sup>*) von *Drosophila melanogaster*. Z. A. u. Vererbungslehre **87**, 113—186 (1955). — 2. BREHME, K. S. und M. DEMEREC: A survey of Malpighian tube color in the eye color mutants of *Drosophila melanogaster*. Growth **6**, 351—355 (1942). — 3. CASPARI, E.: Pleiotropic gene action. Evolution **6**, 1—18 (1952). — 4. DAS, K.: Partial sterility in a line of X-ray irradiated barley. Ind. J. Genetics and Plant Breeding **17**, 58—64 (1957). — 5. DUNN, L. C.: Studies in spotting patterns. II. Genetic analysis of variegated spotting in the house mouse. Genetics **22**, 43—64 (1937). — 6. GUSTAFSSON, Å.: Mutations in agricultural plants. Hereditas **33**, 1—100 (1947). — 7. GUSTAFSSON, Å.: Induction of changes in genes and chromosomes. II. Mutation, Environment and Evolution. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. XVI, 263—281 (1951). — 8. GUSTAFSSON, Å.: Mutations, viability and population structure. Acta Agric. Scand. IV, 602—632 (1954). — 9. HAGBERG, A.: Cytogenetik einiger Gerstenmutanten. Der Züchter **28**, 32—36 (1958). — 10. HALLQUIST, C.: Gametenelimination bei der Spaltung einer zwerghaften und chlorophylldefekten Gerstensippe. Hereditas IV, 191—205 (1923). — 11. HALLQUIST, C.: Koppelungen und synthetische Letalität bei den Chlorophyllfaktoren der Gerste. Hereditas **8**, 229—254 (1926—27). — 12. HARLAN, H. V.: The origin of hooded barleys. J. Heredity **22**, 264—272 (1931). — 13. HARTE, C.: Genetik der Samenpflanzen. In Fortschritte Bot. **17**, 636—637 (1955). — 14. HOFFMANN, W.: Vererbung und Koppelung der Eigenschaften (Gerste). In Kappert-Rudolf Hdb. Pflanzenzüchtung. II, 298—319 (1957). — 15. HONECKER, L.: Die Bedeutung von Letal- und Defektfaktoren bei der Gerste. Forschungsdienst, Sonderheft **3**, 80—92 (1936). — 16. HONECKER, L.: Die Stellung der Gerste in der Erzeugungsschlacht. Prakt. Bl. Pflanzenbau und Pflanzenschutz XIV, 325—342 (1936/37). — 17. IKENO, S.: Studien über die mutative Entstehung eines *intermedium*-Typus bei Gerste. Z. A. und Vererbungslehre **37**, 210—228 (1925).
- 18. JOHANNSSEN, W.: Elemente der exakten Erblchkeitslehre (1926). — 19. KATTERMANN, G.: Sterilitätsstudien bei *Hordeum distichum*. Z. A. und Vererbungslehre **77**, 63—103 (1939). — 20. MICHAELIS, P.: Über die Bedeutung des plasmatischen Erbgutes für die Mannigfaltigkeit der Gattung *Epilobium*. Biol. Zentralbl. **77**, 165—196 (1958). — 21. MIYAZAMA, B.: Dwarf forms in barley. J. Gen. **11**, 205—208 (1921). — 22. NÖTZEL, H.: Genetische Untersuchungen an röntgeninduzierten Gerstenmutanten. Kühn-Archiv **66**, 73—132 (1952). — 23. NOVER, I., und G. BANDLOW: Mutationsversuche an Kulturpflanzen VIII. Mehlauresistenz und ihre Genetik bei Wintergersten-Mutanten. Der Züchter **28**, 184—189 (1958). — 24. PIEPHO, H.: Über die Temperaturmodifikabilität und Genetik zweier rotäugiger Rassen der Mehlmotte *Ephestia Kühniella* Z. Arch. Entwicklungsmech. **133**, 495—517 (1935). — 25. POLLHAMER, E.: Versuche zur Erzeugung von Mutationen bei Sommergerste. Növénytermelés **7**, 11—26 (1958). — 26. SCHOLZ, F.: Mutationsversuche an Kulturpflanzen. VII. Untersuchungen über den züchterischen Wert röntgeninduzierter Mutanten verschiedener Merkmalsgruppen bei Sommer- und Wintergerste. Z. Pflanzenzüchtung **38**, 181—220, 225—274 (1957). — 27. SCHOLZ, F., und CHR. O. LEHMANN: Die Gaterslebener Mutanten der Saatgerste in Beziehung zur Formenmannigfaltigkeit der Art *Hordeum vulgare* L. s. l. I. Kulturpflanze VI, 123—166 (1958). — 28. STUBBE, H., und G. BANDLOW: Mutationsversuche an Kulturpflanzen. I. Röntgenbestrahlungen von Winter- und Sommergersten. Der Züchter **17/18**, 365—374 (1946/47). — 29. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, H.: Über phänotypische Manifestierung der polytopen (pleiotropen) Genovariation *Polyphaen* von *Drosophila funebris*. Naturwissenschaften **19**, 765—768 (1931). — 30. WEIDNER, E.: Die Manifestation von Gen *Ri* bei der Komplexheterozygoten *Eu-Oenothera* l. I. Biol. Zentralbl. **69**, 478—499 (1950). — 31. WETTSTEIN, D. v.: The pleiotropic effects of erectoides factors and their bearing on the property of straw-stiffness. Acta Agr. Scand. **4**, 491—506 (1954).

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung Bernburg/Saale der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

## Zur Methodik der künstlichen Samenträgerkultur und Sämlingsanzucht bei *Salix*

Von CHR. ORTMANN

Mit 4 Abbildungen

### Einleitung und Problem

Nachdem bereits seit dreieinhalb Jahrzehnten von H. NILSSON, W. v. WETTSTEIN und A. HÅKANSSON theoretisch über genetische und züchterische Fragen der Gattung *Salix* gearbeitet wurde, findet in jüngerer Zeit die praktische Weidenzüchtung in zunehmendem Maße Beachtung.

Das wachsende Interesse an der Weide ist auf verschiedene Ursachen zurückzuführen. Der eine und vielleicht wesentlichste Grund ist der, daß sich inzwischen die Verwendungsmöglichkeiten der Weide über die der Brennholz- und Flechtrutenutzung hinaus wesentlich erweitert haben, wobei künftig der Einsatz mehrjährigen Weidenholzes in der Holzmassenindustrie im Vordergrund stehen dürfte (2, 3, 4). Die Massenwüchsigkeit einjähriger, als Flechtholz genutzter Strauchweidenformen ist seit längerem bekannt (1, 7). Einjährig genutzte Baumweidenformen brachten in den Bernburger Versuchsfeldern im vergleichenden Anbau durchschnittlich gleiche Massenleistungen wie der Durchschnitt der

beobachteten Strauchweidenarten und können somit 30 fm Jahreszuwachs je ha überschreiten.

Der andere Grund, der die Gattung *Salix* als Züchtungsobjekt so aussichtsreich erscheinen läßt, ist ihre sehr ausgedehnte ökologische Streubreite einerseits, welche nicht nur der aller heimischen Holzarten zusammengenommen gleichkommt, sondern in einigen Fällen über jene hinausgeht.

Andererseits ist es eine teilweise bemerkenswerte ökologische Differenzierung ihrer Arten, welche als Voraussetzung für die ökologische Streubreite der Gattung als Gesamtheit anzusehen ist und deshalb große Möglichkeiten bietet, auf dem Wege der künstlichen Kreuzung wertvolle Eigenschaftskombinationen vorzunehmen.

Die der natürlichen Hybridisation durch die Variation der Blühzeiten gezogenen Schranken wurden durch die v. WETTSTEINSche Methode der Gewächshauskreuzung (8), welche nach ihrer Publikation vornehmlich in der Pappelzüchtung Anwendung fand, beseitigt.