

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg in Hohenthurm

## Subvitale F<sub>1</sub>-Kombinationen beim Weizen

### I. Genetische Untersuchungen

Von H. SCHMALZ

Mit 3 Abbildungen

#### A. Einleitung

Das Auftreten von sogenannten semi-letalen F<sub>1</sub>-Pflanzen bei bestimmten Weizensortenkreuzungen ist bereits mehrfach beschrieben worden. Wie wir unten noch näher ausführen werden, halten wir es jedoch für zutreffender, zur Kennzeichnung der Erscheinung des vorzeitigen Absterbens von Hybridpflanzen in unseren Versuchen die Bezeichnung Subvitalität zu verwenden.

KOSTIŮČENKO (1936) hat mehrere derartige Kreuzungen analysiert. Er führt das vorzeitige Absterben der F<sub>1</sub>-Pflanzen auf das Zusammenwirken von zwei dominanten Komplementärfaktoren zurück. In der F<sub>2</sub> erhielt er Aufspaltungsverhältnisse, die mit einem unter diesen Umständen zu erwartenden 9:7-Verhältnis übereinstimmten. Das frühe Absterben der F<sub>1</sub>- und eines Teiles der F<sub>2</sub>-Pflanzen wurde von ihm unabhängig von der geographischen Breite und der Höhenlage des Anbauortes festgestellt. Die F<sub>1</sub>-Pflanzen verschiedener Kreuzungen starben unterschiedlich stark ab. Er weist darauf hin, daß bereits von DEKAPRELEVIČ (1929) und anderen sowjetischen Wissenschaftlern ähnliche Letalitätsercheinungen beobachtet wurden. Von MÜLLER (1941) wurde über eine F<sub>1</sub>-Verzweigung bei bestimmten Kreuzungen mit einem anatolischen *Compactum*-Weizen berichtet, die zu einem mehr oder weniger starken Absterben dieser Pflanzen führte. Möglicherweise gehört auch dieser Fall in den hier zu erörternden Bereich. CALDWELL und COMPTON (1943) kreuzten mehrere Winterweizensorten mit der Sommerweizensorte *Marquillo* und erhielten F<sub>1</sub>-Pflanzen, die innerhalb von vier bis sechs Wochen vollständig abstarben. Andere Kreuzungen mit dieser Sorte erbrachten demgegenüber normale F<sub>1</sub>-Hybriden. Diese Autoren führen die F<sub>1</sub>-Letalität ebenfalls auf das Zusammenwirken von zwei Komplementärfaktoren zurück. Sie prüften diese Hypothese, indem sie vitale F<sub>1</sub>-Generationen, die jedoch Träger des einen der beiden Komplementärfaktoren waren, mit einer Sorte, die Träger des anderen Komplementärfaktors war, zurückkreuzten. Sie erhielten eine befriedigende Übereinstimmung mit einem dann zu erwartenden 1:1-Verhältnis. HEYNE, WIEBE und PAINTER (1943) bekamen in Kreuzungen mit *Marquillo* ebenfalls in der F<sub>1</sub>-Generation vollständig absterbende Pflanzen. In Übereinstimmung mit den schon genannten Autoren beobachteten sie, daß diese Pflanzen zunächst normal aufziefen, dann aber bereits im 2—3-Blattstadium abzusterben begannen. Die Pflanzen waren vollständig abgestorben, wenn sie das 4—5-Blattstadium erreicht hatten. Das Wurzelsystem der Pflanzen schien normal entwickelt zu sein. Durch Zusatzlicht und höhere Temperaturen konnte der vorzeitige Absterbevorgang nicht aufgehalten werden. HERBERT und MIDDLETON (1955) beobachteten in der Kreuzung Atlas 66 × Quanaah ebenfalls ein vollständiges Absterben. Die Eltern- und die F<sub>1</sub>-Pflanzen waren im Herbst ausgesät worden. Während des Herbstes

wuchsen sie normal; im Februar setzte jedoch der vorzeitige Absterbevorgang ein, und bereits Ende März waren alle Pflanzen abgestorben. Die Blätter welkten von der Spitze her ab. Die Beteiligung pathogener Organismen oder bestimmter Umweltfaktoren an den Krankheitserscheinungen konnte ausgeschlossen werden. Auch in diesem Falle schien das Wurzelsystem normal entwickelt zu sein. Umfangreiche Versuchsergebnisse sind in jüngster Zeit von HERMSEN (1957) mitgeteilt worden. In sieben verschiedenen Kreuzungen wurde von ihm das Auftreten von Semi-Letalität beobachtet. In sechs Kreuzungen gelang es, eine F<sub>2</sub>-Generation zu ziehen. Auf Grund der beobachteten 9:7-Aufspaltungsverhältnisse wird von ihm in Übereinstimmung mit den älteren Autoren das Wirksamwerden von zwei dominanten Komplementärfaktoren angenommen. Während in der F<sub>1</sub>-Generation für den Semi-Letalitäts-Charakter Einheitlichkeit festgestellt werden konnte, trat in der F<sub>2</sub>-Generation ein unterschiedlich starkes Absterben der semi-letaln Pflanzen in Erscheinung. In Kreuzungen, in denen in F<sub>1</sub> die semiletalen Pflanzen noch zum Ährenschieben gekommen waren, traten in der F<sub>2</sub>-Generation auch vollständig absterbende Pflanzen auf.

Von MORRISON (1957) sind alle Fälle von Semi-Letalität in einem Sammelreferat zusammengestellt und erörtert worden.

Auch nach Art- und Gattungskreuzungen ist mehrfach das Auftreten von semi-letaln F<sub>1</sub>-Kombinationen beobachtet worden. SEARS (1940) erhielt in Kreuzungen zwischen *Aegilops umbellata* und *Triticum monococcum* in einem sehr frühen Wachstumsstadium absterbende F<sub>1</sub>-Hybriden. Von NISHIKAWA (1953) wird auf F<sub>1</sub>-Letalität in Kreuzungen zwischen *Triticum dicoccum* und *Aegilops squarrosa* hingewiesen. Der Autor nimmt an, daß komplementäre letale Gene in *Triticum dicoccum* und im Genom D von *Aegilops squarrosa* vorhanden sind. SACHS (1953) hat in Kreuzungen zwischen *Triticum macha* und *Triticum vavilovi* Semi-Letalität beobachtet. Die Pflanzen starben in einem früheren oder späteren Stadium ihrer vegetativen Entwicklung ab und bildeten nur in sehr seltenen Fällen Ähren. Es werden von ihm zwei komplementäre Faktoren dafür verantwortlich gemacht. Die Meiose verlief normal. Es gibt Formen von *Triticum macha*, die den entsprechenden Komplementärfaktor nicht übertragen. ROY (1955) kreuzte verschiedene amphidiploide Hybriden aus *Triticum* × *Aegilops*-Kreuzungen mit verschiedenen hexaploiden Weizen und mit anderen Gattungs-Amphidiploiden aus *Triticum* × *Aegilops*. Es wurden dabei semi-letaln F<sub>1</sub>-Pflanzen erhalten, die fast alle im 2—3-Blattstadium abstarben. Die Versuchsergebnisse wurden ebenfalls mit der Annahme einer komplementären Genwirkung gedeutet.

WIEBE (1934) hat in der Kreuzung zweier Gerstensorten beobachtet, daß die normal entwickelten Bastardkörner zwar noch keimten, sich aber nicht



vitale“ Pflanzen wurde deshalb die Differenz zwischen der Gesamtpflanzenzahl der ersten Zählung und der Anzahl „vollvitaler“ Pflanzen zum Zeitpunkt der zweiten Zählung gewertet.

Die Homogenität der Aufspaltung der einzelnen F<sub>2</sub>-Familien innerhalb einer Kreuzung und die Übereinstimmung der Gesamtsplittingsverhältnisse der F<sub>2</sub>-Generationen mit einem angenommenen theoretischen Splittingsverhältnis wurde mit Hilfe des *Chi<sup>2</sup>-Testes* überprüft (*P*-Schätzungen nach WEBER (1956) bzw. PÄTAU (1942)).

### C. Versuchsergebnisse

#### 1. F<sub>1</sub>-Untersuchungen

Bei der Durchführung umfangreicher Kreuzungen zur Genetik des Sommer-Winter-Typus (SCHMALZ 1958) beobachteten wir 1951 erstmalig in der Kreuzung *Svalöf* 0987 × *Garnet* das Auftreten einer subvitalen F<sub>1</sub>-Generation. In den Folgejahren wurden weitere subvitale Kombinationen erkannt. Wir strebten daraufhin an, alle Sorten, die in bestimmten Kombinationen eine subvitale F<sub>1</sub>-Generation ergeben hatten, möglichst vollständig diallel miteinander zu kreuzen.

Die Tab. 1 enthält die F<sub>1</sub>-Ergebnisse, die bei der Kombination von sechzehn derartigen Sommer- und Winterweizensorten erhalten wurden. Es sind darin die Ergebnisse von 84 verschiedenen Kreuzungen (120 mögliche Kombinationen) niedergelegt.

Aus der Tabelle 1 geht weiter hervor, daß sich diese sechzehn Sorten in zwei Gruppen einteilen lassen. Die eine Gruppe besteht aus elf Sorten (Gensymbolik auf Grund der F<sub>2</sub>-Ergebnisse Seite 212/214 *aaBB*). Die zweite Sortengruppe umfaßt fünf Sorten (Gensymbolik *AAbb*). Siehe auch Tab. 1, Anmerkung 4.

Alle Kreuzungen innerhalb der beiden Gruppen ergaben vollvitale F<sub>1</sub>-Pflanzen. Wurde bei einer Kreuzung jedoch die Gruppengrenze überschritten, dann resultierte daraus eine subvitale F<sub>1</sub>-Generation.

**Krankheitsbild:** Die Bastardkörner aller subvitalen Kombinationen waren normal ausgebildet. Die Pflanzen liefen auch in jedem Falle normal auf. Im 2—3-Blattstadium setzte jedoch bei den subvitalen Kombinationen von der Spitze des ältesten Blattes her ein Abwelkvorgang ein. Dieser „Krankheitsprozeß“ trat, noch ehe das älteste Blatt vollständig abgewelkt war, bereits auf das nächste Blatt über. In Abhängigkeit von der Kreuzungskombination waren bereits vor dem Ährenschieben oder kurz danach alle Blätter abgestorben. Die Blätter zeigten im Endzustand je nach Kreuzungskombination charakteristische gleichmäßige gelbliche oder rötliche Verfärbungen. Eine Ver-

wechslung mit dem durch einen Fritfliegenbefall hervorgerufenen Krankheitsbild war nicht möglich.

Pilzliche Krankheitserreger haben sich unter Freilandverhältnissen nie auf den Blättern der subvitalen F<sub>1</sub>-Pflanzen, auch nicht, so lange diese noch voll vital erschienen, gezeigt. Unter Gewächshausbedingungen konnte jedoch bei einigen subvitalen F<sub>1</sub>-Generationen

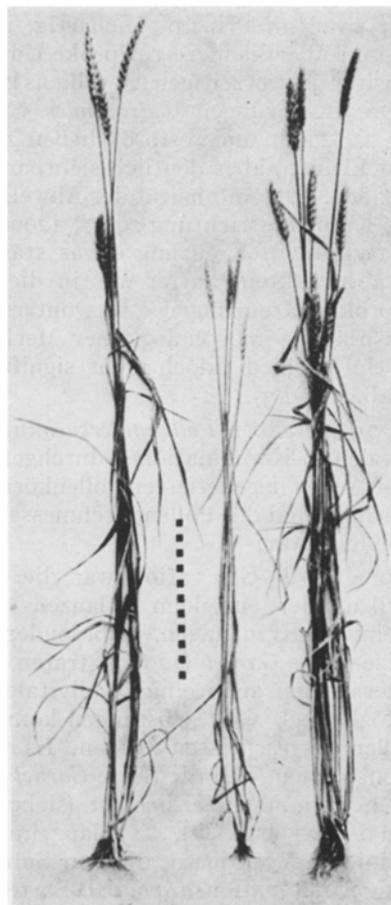


Abb. 1. Subvitale F<sub>1</sub>-Pflanze im Vergleich zu Elternpflanzen. — Links: Koga II; Mitte: F<sub>1</sub> Koga II × 12272; Rechts: 12272.

im Herbst 1958 ein schwacher Mehlaufbefall beobachtet werden. Das Wurzelsystem der subvitalen F<sub>1</sub>-Pflanzen war zwar schwächer, aber im übrigen normal entwickelt. Die Abwelkvorgänge griffen in keinem Falle auf die Halme und Ähren über. Die Pflanzen reiften lediglich durch den Verlust der Blatt-Assimilationsfläche vorzeitig ab und blieben mehr oder weniger kümmerlich

Tabelle 2. Vergleich einiger subvitaler F<sub>1</sub>-Generationen mit der Elternsorte *Garnet* (12009)

Jahr	Kreuzung	Pflanzenlänge mm	Ährenlänge <sup>2</sup> mm	Ährchenzahl <sup>2</sup>	Ährenzahl/Pflanze	n
1952	135 × 12009	806,5 ± 13,0	86,3 ± 1,62	20,7 ± 0,30		30
	12009 × 135	779,3 ± 13,2	83,3 ± 2,29	20,4 ± 0,18		30
	12009	1062,0 ± 23,2	106,1 ± 3,89	18,0 ± 0,30		10
1954	135 × 12009	866,1 ± 11,6	91,9 ± 1,13	19,9 ± 0,17	3,0 ± 0,19	76
	12009 × 135	844,8 ± 24,6	91,3 ± 3,78	19,6 ± 0,64	3,3 ± 0,35	13
	12009	1098,2 ± 13,8	118,1 ± 5,83	17,9 ± 0,21	6,6 ± 0,42	25
1954	291 × 12009	923,5 ± 17,5	109,2 ± 2,30	20,0 ± 0,33	4,5 ± 0,40	10
	12009 × 291	964,8 ± 17,1	107,4 ± 2,23	19,4 ± 0,33	5,3 ± 0,72	20
	12009	1098,2 ± 13,8	118,1 ± 5,83	17,9 ± 0,21	6,6 ± 0,42	25

<sup>1</sup> + + +, + = Differenzen der F<sub>1</sub>-Generationen zu 12009 signifikant bei P = 0,001 bzw. 0,05. Die Unterschiede zwischen den F<sub>1</sub>-Generationen der reziproken Kreuzungen sind in keinem Falle signifikant. — <sup>2</sup> der Hauptähren.

(siehe z. B. Abb. 1). Ein vollständiges Ausbleiben des Ährenschiefens wurde nur einmal im Versuchsjahre 1956 (sehr ungünstige Witterungsverhältnisse) bei der Kreuzung 12272 × *Salzmünder Standard* (12133) festgestellt. In acht anderen F<sub>1</sub>-Generationen aus dieser Kreuzung, die in den Jahren 1952 bis 1955 angebaut wurden, konnte stets eine Nachkommenschaft erhalten werden.

Die F<sub>1</sub>-Generationen reziproker Kreuzungen verhielten sich zwar im Prinzip gleichartig, in einigen Fällen konnten aber kleinere reziproke Unterschiede in der Intensität des vorzeitigen Abwelkens beobachtet werden. Die Kreuzungen *Salzmünder Standard* × *Garnet* (291 × 12009) und reziprok ließen z. B. einen solchen sehr kleinen, aber deutlich sichtbaren Unterschied erkennen. Die Intensität der Abwelkvorgänge war in der Kreuzungsrichtung 291 × 12009 im Vergleich zur reziproken Kreuzung etwas stärker. Die Farbe der abgewelkten Blätter war in diesem Falle in den reziproken Kreuzungen etwas unterschiedlich. Auf die Ausprägung morphologischer Merkmale hat sich dieser Unterschied jedoch nicht signifikant ausgewirkt (Tab. 2 und 3).

Im Jahre 1954 ergaben *Pollenuntersuchungen*, die an sechs subvitalen F<sub>1</sub>-Kombinationen durchgeführt wurden, daß der Anteil degenerierter Pollenkörner durchweg leicht erhöht und der Pollendurchmesser um etwa 3–5% erniedrigt war.

Innerhalb einer F<sub>1</sub>-Generation war die Intensität des Absterbens der einzelnen Pflanzen einheitlich stark. In einigen Kreuzungen, insbesondere mit der Sommerweizensorte *Garnet* (12009), traten jedoch in den F<sub>1</sub>-Generationen auch einige vollvitale Pflanzen auf. Die Möglichkeit von Selbstungen konnte in den meisten Fällen ausgeschlossen werden. Es muß daher angenommen werden, daß die Sorte *Garnet* für dieses Merkmal genetisch uneinheitlich ist (siehe auch die „Diskussion der Ergebnisse“). Es gelang, im Laufe der Zeit eine Linie zu selektieren, die den Subvitalitätscharakter in Kombination mit aaBB-Sorten einheitlich vererbt.

Die Tabelle 2 enthält eine Reihe Meß- und Zähl-ergebnisse. Für das Merkmal *Pflanzenlänge* wurde bei zwei verschiedenen Kreuzungen in jedem Falle eine sehr signifikante Verkürzung der F<sub>1</sub>-Pflanzen gegenüber den Pflanzen der Elternsorte *Garnet* (12009) beobachtet.

Die *Ährenlänge* war in einer der beiden Kreuzungen, *Svalöf 0987* × *Garnet* (135 × 12009) und reziprok, in den Jahren 1952 und 1954 ebenfalls signifikant verringert. In der Kreuzung *Salzmünder Standard* × *Garnet* (291 × 12009) und reziprok war die Ährenlänge zwar ebenfalls vermindert, der Unterschied zu *Garnet* war jedoch nicht signifikant.

Die *Ährchenzahl* war in jedem Falle gegenüber *Garnet* signifikant erhöht.

Diese Erhöhung ist darauf zurückzuführen, daß es sich bei den beiden untersuchten Kombinationen um Winter- × Sommerform-Kreuzungen handelte. Die F<sub>1</sub>-Generationen aus solchen Kreuzungen besitzen einen geringen Vernalisationsbedarf (SCHMALZ 1958). Infolgedessen ist die Jugendentwicklung solcher F<sub>1</sub>-Pflanzen, während der sie noch keine Absterbeerscheinungen zeigen, verlängert und die Intensität und Dauer der Vegetationskegel-Differenzierung wird erhöht. Das nachfolgende vorzeitige Absterben der Blätter hat auf die Ährchenanlage keinen Einfluß mehr. Lediglich der Anteil reduzierter und steriler Ährchen wird erhöht.

Die *Ährenzahl je Pflanze* war in drei von vier F<sub>1</sub>-Generationen ebenfalls signifikant vermindert. Bei keinem Merkmal bestand zwischen den F<sub>1</sub>-Generationen reziproker Kreuzungen ein signifikanter Unterschied.

In der Tabelle 3 sind die *Tausendkorngewichte* (TKG) von 39 F<sub>1</sub>-Generationen (22 verschiedene Kreuzungen aus sieben Jahren) zusammengestellt (siehe auch Abbildung 2). Es bestanden gewisse Jahresunterschiede; diese waren jedoch nicht sehr erheblich. Das TKG verschiedener subvitaler Kombinationen variierte von 3,4 bis 28,3 g.

Tabelle 3. *Tausendkorngewichte (TKG) subvitaler F<sub>1</sub>-Generationen*

Kreuzung <sup>1</sup>	Jahr	Probengröße (Korn)	TKG (g)
12133 × 12272	1954	522	3,5
12272 × 12133	1954	311	3,4
12272 × 12133	1955	54	4,8
12133 × 12009	1954	492	4,7
12009 × 12133	1954	441	5,1
12133 × 12009	1957	83	7,1
Koga II × 12272	1958	566	8,6
Koga II × 16010	1957	221	10,5
12272 × 135	1954	516	12,6
135 × 12272	1955	829	9,8
135 × 12009	1952	951	15,6
12009 × 135	1952	878	15,9
135 × 12009	1953	4106	10,8
12009 × 135	1953	578	9,5
135 × 12009	1954	4320	11,2
12009 × 135	1954	406	9,2
135 × 12009	1957	1303	14,3
12009 × 135	1957	903	13,6
12272 × 43	1955	792	10,8
12009 × 43	1957	84	14,9
43 × S3	1954	598	14,6
S3 × 43	1954	818	15,2
S3 × 43	1955	233	15,4
43 × S3	1956	741	10,5
16010 × 43	1958	253	13,5
12272 × 291	1955	114	12,4
291 × 12272	1957	430	12,4
291 × 12009	1954	516	13,7
12009 × 291	1954	1260	15,6
291 × S3	1956	148	13,1
S1a × 12009	1957	2882	23,0
S1a × S3	1957	2639	23,8
S1b × S3	1957	3594	26,4
296 × 12009	1958	3441	21,7
296 × S3	1957	2840	27,3
290 × 12009	1958	5487	24,0
S4 × 12272	1958	2964	17,8
S4 × 12009	1958	8997	21,2
S3 × S4	1957	1753	28,3

Elternsorten (Ernte 1958):

12133	34,0	S1a	37,9	12272	33,0
Koga II	38,0	S1b	46,2	12009	33,4
135	45,2	296	52,4	16010	42,6
43	46,6	S4	36,8	S3	47,8
291	44,9	290	48,9		

<sup>1</sup> Sortennamen siehe Tab. 4

Gewisse Modifikationen können die Tausendkorngewichte der verschiedenen subvitalen F<sub>1</sub>-Generationen durch die ihnen innewohnende unterschiedliche generative Entwicklungsintensität erhalten haben; aber auch diese Einflüsse sind zweifellos von relativ untergeordneter Bedeutung gewesen.

Unter Verwendung der Tausendkorngewichte aus Tabelle 3, die deshalb trotzdem als ein Indikator der Intensität der vorzeitigen Absterbevorgänge gewertet werden können, und unter Berücksichtigung umfangreicher Feldbeobachtungsergebnisse wurden die Sorten in Tabelle 1 nach bestimmten Gesichtspunkten geordnet. In der Sortengruppe *aaBB* (Tabelle 1 links) ergaben die Sorten *12133* und *Koga II* in Kombination mit *AAbb*-Sorten besonders stark subvitale F<sub>1</sub>-Pflanzen. Die Sorten *135*, *43* und *291* nahmen in dieser Beziehung eine Mittelstellung ein. Die Sorten *S1a* bis *S4* induzierten in F<sub>1</sub> Absterbevorgänge, die nur relativ geringe Verminderungen des TKG und der übrigen Pflanzenausprägung hervorriefen (Sortennamen Tabelle 4). Die Sorte *Heine VII* konnte noch nicht sicher eingeordnet werden.

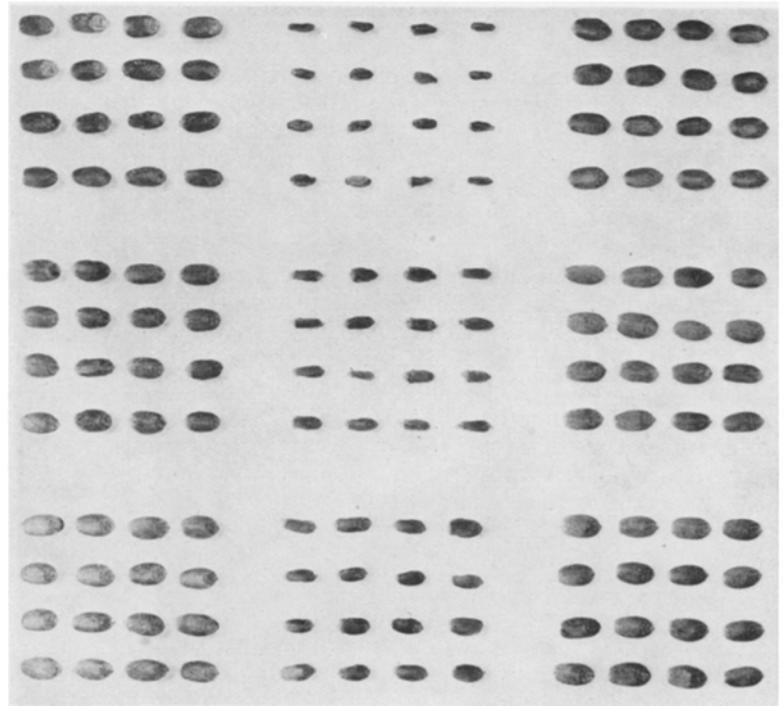


Abb. 2. Kornausbildung verschiedener subvitaler F<sub>1</sub>-Kombinationen. Obere Reihe v. l. n. r.: 12009, F<sub>1</sub> 12009 × 12133, 12133; Mittlere Reihe v. l. n. r.: Koga II, F<sub>1</sub> Koga II × 12272, 12272; Untere Reihe v. l. n. r.: S<sub>4</sub>, F<sub>1</sub> S<sub>4</sub> × 12272, 12272.

Tabelle 4. Zuordnung von 54 Weizensorten zu den Genotypengruppen *AAbb*, *aaBB* und *aabb* [als Vergleich Ergebnisse von HERMSEN (1957)]

<i>AAbb</i>	Genotypen-Gruppen <sup>1</sup> <i>aaBB</i>	<i>aabb</i>
1. 12272 — Sortenname unbekannt (S) <sup>2</sup>	1. 12133 — Saumur (S)	1. Bastard II (W)
2. 12009 — Garnet (S)	2. Koga II — Heines Koga II (S)	2. Breustedts Werla (W)
3. 16010 — Stamm Hohenthurm 16010/52 (S)	3. 135 — Svalöf 0987 (W)	3. Carstens Dickkopf V (W)
4. S <sub>3</sub> — Auslese a. Criewener 104 (S)	4. 43 — Strubes Roter Schlanstedter (S)	4. Carsten VI (W)
5. Koga (S)	5. 291 — Salzmünder Standard (W)	5. Criewener 104 (W)
6. Engelens Attila (W)	6. S <sub>1a</sub> — Vernalisationsmutante aus Hadmerslebener IV (S)	6. Hadmerslebener Qualitas (W)
7. Janetzkis Markgraf (S)	7. S <sub>1b</sub> — Vernalisationsmutante aus Hadmerslebener IV (S)	7. Heges Basalt (W)
	8. 296 — Hadmerslebener IV (W)	8. Langs Weihenstephaner Tassilo (W)
	9. 290 — Rimpaus früher Bastard (W)	9. Schweigers Taca (W)
	10. S <sub>4</sub> — Auslese a. Rimp. fr. Bastard (S)	10. Zapfs Neuzucht (W)
	11. H. VII — Heines VII (W)	11. Breustedts Teutonen (S)
	12. Carsten VIII (W)	12. Capega (S)
	13. Hohenwetttersbacher begrannter Dickkopf (W)	13. Lichts Weihenstephaner Früh (S)
	14. Hohenwetttersbacher Braun (W)	14. Lohmanns Weender (S)
	15. Stamm Dornburg 412 (W)	15. NOS Nordgau (S)
	16. Adlungs Alemannen (S)	16. Peko (S)
	17. Blaue Dame (S)	17. Diana (W)
	18. Grüne Dame (S)	18. Panzer III (W)
	19. Hohenheimer Franken II (S)	19. Dankowska Selekcynja (W)
	20. Banco (W)	20. Ostka Kazimierska (W)
	21. Minhardi (W)	21. Wysokolitewka Sztynnosloma (W)
	22. Pawnee 2687 (W)	22. Comanche (W)
		23. Wichita (W)
		24. Reward (S)
		25. Thatcher (S)
HERMSEN (1957) <sup>3</sup>	1. H 11	1. Trit. spelta rescenscens
1. Koga	2. Heines VII	2. Sukkula
2. Eskischir	3. Heines 476	3. Aegyptischer
3. Mus	4. Mendel	4. Carstens VI
	5. Spelt line 10	5. Wevia
	6. Plantahof	6. Minister

<sup>1</sup> Die Sorten *AAbb* 1—3 und *aaBB* 1—11 wurden auf Grund der Ergebnisse von fast vollständigen diallelen Kreuzungen (Tabelle 1) gruppiert. Die Zuordnung der Sorten *AAbb* 6—7, *aaBB* 12—22 und *aabb* 1—25 erfolgte auf Grund von Testkreuzungen im Jahre 1958 mit je einer Sorte aus den Gruppen *AAbb* und *aaBB*.

<sup>2</sup> (S) = Sommerweizen; (W) = Winterweizen. <sup>3</sup> Die kursiv gedruckten Sorten wurden auch von uns in dieser Weise gruppiert.

Die Sorten der Gruppe *AAbb* unterschieden sich in der Induzierung des subvitalen  $F_1$ -Charakters nicht annähernd so stark wie die Sorten der Gruppe *aaBB*. Es wurde aber doch beobachtet, daß die Sorten 12272 und 12009 besonders intensive Absterbevorgänge in Kombination mit Sorten der Gruppe *aaBB* ergaben.

Die extremste subvitale  $F_1$ -Generation erbrachte die Kreuzung 12272  $\times$  12133 und reziprok (TKG: 3,4 bis 4,8 g).

Die Tabelle 4 umfaßt die bereits in Tabelle 1 enthaltenen Sorten. Darüber hinaus sind in ihr weitere Sorten angegeben, die auf Grund von Testkreuzungen gruppiert wurden. In diese Kreuzungen war 1958 eine größere Anzahl Sorten einbezogen worden, die auf Zugehörigkeit zu einer der beiden Gruppen *AAbb* oder *aaBB* getestet werden sollten. Diese Testung erfolgte durch Kreuzung dieser Sorten mit je einer Sorte aus den Sortengruppen *AAbb* und *aaBB*.

Es war auf diese Weise möglich, dreizehn weitere Sorten den Gruppen *AAbb* (2) und *aaBB* (11) zuzuordnen. 25 Sorten ergaben mit den Testsorten beider Gruppen keine subvitalen  $F_1$ -Pflanzen. Sie werden demzufolge in Tabelle 4 der Sortengruppe mit dem Genotyp *aabb* zugeteilt. Diese Tabelle enthält auch die Sorten, die von HERMSEN (1957) in gleicher Weise gruppiert worden sind. In jeder der drei von HERMSEN gebildeten Gruppen befinden sich Sorten, die auch in unseren Untersuchungen in dieser Weise gruppiert werden konnten. Wir erhielten keine widersprechenden Ergebnisse und waren somit auch in der Lage, die gleiche Gensymbolik, wie sie von HERMSEN gewählt worden ist, zu verwenden.

Unter Einbeziehung der von HERMSEN bestimmten Sorten liegt damit die Gruppenzugehörigkeit von 65 Sorten fest. Es ist offensichtlich, daß die Gruppe *AAbb* wesentlich schwächer besetzt ist als die Gruppe *aaBB*. Daher erklärt sich auch das relativ seltene Vorkommen von subvitalen  $F_1$ -Kombinationen.

Nach unseren Befunden gehören die Sorten *Koga* und *Koga II* nicht der gleichen Sortengruppe an, sondern den Gruppen *AAbb* bzw. *aaBB* (Tabelle 4). Herr Dr. SCHULZE, Forschungsstelle für Getreidezüchtung der DAL zu Berlin in Kloster Hadmersleben, Bezirk Magdeburg, teilte uns auf unsere Anfrage hin dankenswerterweise mit, daß er in der Kreuzung *Koga* (braunrostanfällige Linie)  $\times$  *Koga II* 1954 und 1955 vollständig bzw. teilweise subvitale  $F_1$ -Generationen beobachtet hat<sup>1</sup>. Durch dieses Versuchsergebnis wird die Richtigkeit unserer Zuordnung bestätigt. Von uns wurde diese Kreuzung noch nicht durchgeführt.

Die Zugehörigkeit der Sorte *Koga* und des Stammes *Dornburg 412* zu den Gruppen *AAbb* bzw. *aaBB* wird durch bisher unveröffentlichte Ergebnisse erhärtet, die Herr Dipl.-Landwirt HENTRICH, Institut für Pflanzenzüchtung der Universität Jena in Dornburg, erhielt<sup>1</sup>.

Weiterhin ist bemerkenswert, daß die *Vernalisationsmutanten* aus *Hadmerslebener IV* (S1a und S1b) in der gleichen Weise wie *Hadmerslebener IV* selbst den Subvitalitätscharakter in Kombination mit *AAbb*-Sorten vererbten. In der gleichen Weise stimmt auch eine *Auslese aus Rimpaus frühem Bastard* (S4) mit ihrer Ausgangssorte überein. Eine *Ausleseform aus Crieewener 104* (S3) weicht demgegenüber von *Crieewener 104* ab. Diese Sorte mußte in die Sortengruppe *aabb* eingeordnet werden (Tabelle 4). Die nähere Beschreibung der Vernalisationsmutanten und der Auslesen ist bei SCHMALZ (1958) gegeben.

<sup>1</sup> An dieser Stelle möchte ich beiden Herren nochmals verbindlichst für die freundliche Überlassung ihrer Versuchsergebnisse danken.

Eine Anzahl Sorten konnte nicht vollständig mit Vertretern der Gruppen *AAbb* und *aaBB* gekreuzt werden. Die Tabelle 5 enthält alle die Sorten, die auf Grund der vorhandenen Testergebnisse einer der beiden Sortengruppen nicht angehören können. Sie ergaben mit dem Vertreter einer Sortengruppe eine vollvitale  $F_1$ -Generation. Von 26 Sorten konnte auf diese Weise festgestellt werden, daß sie nicht zur Sortengruppe *AAbb* gehören; vier Sorten in Tabelle 5 gehören nicht der Sortengruppe *aaBB* an. Durch weitere Testkreuzungen wird noch zu ermitteln sein, inwieweit diese Sorten eventuell in die jeweils komplementäre Sortengruppe eingereiht werden müssen, oder ob sie in die sicherlich umfangreichste Sortengruppe *aabb* gehören.

Die  $F_1$ -Generationen dieser Testkreuzungen wurden nicht im Freiland untersucht. Sie kamen in den Monaten Oktober bis Dezember 1958 im Gewächshaus zum Anbau.

Tabelle 5. Weitere Test-Kreuzungsergebnisse aus dem Jahre 1958

Nicht <i>AAbb</i> <sup>1</sup>	Nicht <i>aaBB</i> <sup>2</sup>
1. Ackermanns Bayernkönig (W) <sup>3</sup>	1. v. Rümkers Weihenstephaner Erli (S)
2. Crieewener 192 (W)	2. Wahrberger (S)
3. Dippes Triumph (W)	3. Ardito (S)
4. Firlbeck I (W)	4. Timstein (S)
5. Gohls II (W)	
6. Graf Toerring II (W)	
7. Hauter II (W)	
8. Hochland (W)	
9. Holzapfels Darwin (W)	
10. Kleinwanzlebener (W)	
11. Kraffts Siegerländer (W)	
12. Lang-Doerflers Braunweizen Walthari (W)	
13. Salzmünder Bartweizen (W)	
14. Heines Kolben (S)	
15. Eroica (W)	
16. Eroica II (W)	
17. Ertus (W)	
18. Hansa (W)	
19. Probus (W)	
20. Schwedischer Landweizen aus Halland (W)	
21. Svale (W)	
22. Virtus (W)	
23. Nord Desprez (W)	
24. Vilmorin 49 (W)	
25. Hard Winter (W)	
26. Marquis (S)	

<sup>1</sup> Die Sorten dieser Gruppe können nicht den Genotyp *AAbb* besitzen, da sie mit einer Sorte der Genotypgruppe *aaBB* gekreuzt eine gesunde  $F_1$ -Generation ergaben.

<sup>2</sup> Die Sorten dieser Gruppe können nicht den Genotyp *aaBB* besitzen, da sie mit einer Sorte der Genotypgruppe *AAbb* gekreuzt eine gesunde  $F_1$ -Generation ergaben.

<sup>3</sup> (W) = Winterweizen; (S) = Sommerweizen

## 2. $F_2$ - und $F_3$ -Untersuchungen

Die Tabelle 6 enthält die  $F_2$ -Aufspaltungsergebnisse zwölf verschiedener Kreuzungen (fünf davon auch reziprok). Im allgemeinen wurden Aufspaltungsverhältnisse von „vollvitalen“ zu „subvitalen“ Pflanzen beobachtet, die sich mehr oder weniger gut mit einem 7:9-Verhältnis in Einklang bringen ließen. In zwei Fällen bestand jedoch eine signifikante Abweichung von einem 7:9-Verhältnis. Das Gesamtaufspaltungsverhältnis aller  $F_2$ -Generationen läßt sich ebenfalls nicht mit einem 7:9-Verhältnis in Übereinstimmung bringen. Auch in den  $F_2$ -Generationen, die noch genügend gut oder auch sehr gut mit einem 7:9-Verhältnis übereinstimmen, ist meist ein Fehlen

kranker Pflanzen bzw. ein Überschuß gesunder Pflanzen zu beobachten.

Wir vermuteten zunächst, daß zwar das vorzeitige Absterben bestimmter  $F_1$ -Kombinationen auf die komplementäre Wirkung von zwei dominanten genetischen Faktoren zurückzuführen sei, daß die dann zu erwartende 7:9-Spaltung in  $F_2$  aber nicht exakt erhalten wird, da der Genotyp  $AABB$  bereits als Zygote abstirbt (ein Ausfall infolge verminderter Keimfähigkeit kam auf Grund von Keimprüfungen nicht in Betracht). Unter diesen Umständen wäre in  $F_2$  ein 7:8-Verhältnis von vollvitalen zu subvitalen Pflanzen zu erwarten. Einige  $F_2$ -Generationen, die mit einem 7:8-Verhältnis besser als mit einem 7:9-Verhältnis übereinstimmen, schienen diese Vermutung zu bestätigen. Diese Hypothese konnte jedoch nicht aufrecht erhalten werden. Es zeigte sich, daß in den Kreuzungen mit besonders stark absterbenden  $F_1$ -Pflanzen im allgemeinen in  $F_2$  eine besonders gute Übereinstimmung mit einem 7:9-Verhältnis in Erscheinung trat. Wäre unsere ursprüngliche Hypothese richtig, müßte gerade das Gegenteil erwartet werden. Mit einer solchen Annahme stünde auch nicht in Einklang, daß in den  $F_3$ -Generationen (Tabelle 7) die Nachkommenschaften besonders stark subvitaler  $F_2$ -Pflanzen eine bessere Übereinstimmung mit einem 7:9-Verhältnis zeigten als die Nachkommenschaften weniger subvitaler  $F_2$ -Pflanzen, die ihrerseits wiederum einen gewissen Überschuß an normalen Pflanzen aufwiesen. Es wäre auch schwierig zu erklären, wie die beiden Komplementärfaktoren, die offensichtlich einen bestimmten Einfluß auf den Chlorophyllapparat haben, bereits in einem so frühen Entwicklungsstadium zu wirken vermögen.

Es muß deshalb im Gegenteil angenommen werden, daß nicht ein gewisser Teil subvitaler Pflanzen als Zygote verloren geht, sondern daß ein Teil der genotypisch subvitalen Pflanzen nicht als subvital erkannt wird und eine Fehlzuordnung erfolgt. Eine solche Fehlgruppierung könnte in allen den Fällen relativ leicht auftreten, in denen in  $F_2$  auch eine Aufspaltung für den Sommer-Winter-Typus erfolgt. Es ist denkbar, daß einige genotypisch subvitale *Wintertypen* nicht als solche eindeutig zu erkennen waren. Kreuzungen zwischen Sommerformen zeigten dementsprechend auch eine besonders gute Übereinstimmung mit einem 7:9-Verhältnis, z. B. die Kreuzungen  $12272 \times 12133$ ,  $12133 \times 12009$  und  $Koga II \times 16010$ . Denkbar ist allerdings auch, daß das „Fehlen“ eines Teiles der subvitalen Pflanzen durch das Wirksamwerden von vitalitätserhöhenden *Modifikationsfaktoren* erklärt werden muß, wie es von HERMSEN (1957) in Erwägung gezogen wird.

In Übereinstimmung mit älteren Autoren, z. B. KOSTIUCENKO (1936) und HERMSEN (1957), beobachteten wir, daß die subvitalen Pflanzen in den  $F_2$ -Generationen verschieden stark abwelkten und zu einem großen Teil bereits vor dem Ährenschieben abstarben und damit im eigentlichen Sinne zu subletalen oder semiletalen Pflanzen wurden (siehe z. B. Kreuzung *Svalöf 0987*  $\times$  *Garnet* auf Abbildung 3). Wir nehmen an, daß es sich bei diesen vollständig absterbenden  $F_2$ -Pflanzen um solche vom Genotyp  $AABB$ ,  $AABb$  und  $AaBB$  handelte. Es müssen hierzu aber noch weitere Untersuchungen angestellt werden. Subvitale  $F_2$ -Pflanzen, die noch zur Ähren- und Kornausbildung gelangten, besaßen offenbar einen Genotyp, der dem der  $F_1$ -Pflanzen entsprach ( $AaBb$ ). Die  $F_3$ -Analysen (Tabelle 7) lassen eine solche Deutung als allein richtig erscheinen. In allen Fällen waren die  $F_3$ -Generationen, was die Richtigkeit dieser Schlussfolgerung unterstreicht, in sich homogen.

Da die  $F_3$ -Aufspaltungen weiterhin im wesentlichen den  $F_2$ -Aufspaltungen entsprachen, muß der Genotyp

der  $F_2$ -Pflanzen, die zum  $F_3$ -Anbau gelangten, dem Genotyp der  $F_1$ -Pflanzen entsprochen haben. Auf diese Weise erklärt sich auch das völlige Fehlen einheitlich vererbender subvitaler  $F_3$ -Nachkommenschaften.

Wenn auch keine größeren Unterschiede in der Aufspaltung der verschiedenen  $F_3$ -Familiengruppen bestanden, so geht doch aus Tabelle 7 hervor, daß die Nachkommenschaften *sehr subvitaler*  $F_2$ -Pflanzen besser mit einem 9:7-Verhältnis übereinstimmen, als die

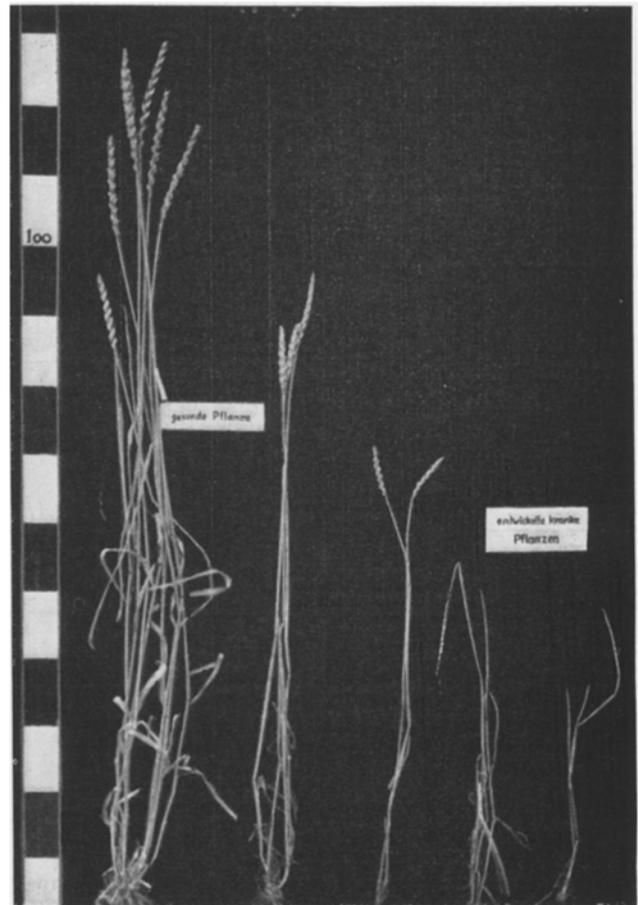


Abb. 3. Gesunde und verschieden subvitale (kranke)  $F_2$ -Pflanzen der Kreuzung *Svalöf 0987*  $\times$  *Garnet*.

Nachkommenschaften *weniger subvitaler*  $F_2$ -Pflanzen. Möglicherweise beruht dieser Unterschied wiederum auf dem Wirksamwerden von Modifikationsfaktoren, wodurch in den Nachkommenschaften der etwas weniger subvitalen  $F_2$ -Pflanzen ein Teil subvitaler Pflanzen nicht als solche erkannt wurden. Das Gesamt- $F_3$ -Aufspaltungsverhältnis (Tabelle 7) läßt sich gut mit einem 7:9-Verhältnis in Deckung bringen ( $P = > 0,50$ ). Das Gesamtspaltungsverhältnis aller  $F_3$ -Analysen stimmt auch mit dem aller  $F_2$ -Analysen noch genügend gut überein ( $P = > 0,10$ ).

Infolge der z. T. sehr niedrigen Tausendkorngeichte lief ein Teil der  $F_2$ - bzw.  $F_3$ -Pflanzen nicht auf (Tabelle 6 und 7), obwohl bei Keimprüfungen festgestellt worden war, daß die Keimfähigkeit der meisten subvitalen  $F_1$ -Pflanzen-Nachkommenschaften durchaus normal war und nicht unter der der zugehörigen Elternsorten lag. Noch bei einem Tausendkorngewicht von etwa 10,0 g war normale Keimfähigkeit zu beobachten. Die  $F_1$ -Pflanzen-Nachkommenschaften der

Tabelle 6.  $F_2$ -Analysen 1952 bis 1958 (zwölf verschiedene Kreuzungen, fünf davon reziprok).

Jahr	Kreuzung	Aufgelaufene Pfl. (%)	$F_2$ -Spaltung		$\Sigma$	Subvitale Pflanzen (%)		Homogenität (P)	Homogenität d. rezipr. Krz. (P)	Idealzahlen 7:9		Übereinstimmung mit 7:9 (P)
			voll-vital	sub-vital		voll-vital	sub-vital			voll-vital	sub-vital	
1952	135 × 12009	69,7	122	133	255	52,2	> 0,95	—	—	112	143	> 0,10
1953	135 × 12009 <sup>1</sup>	90,6	1569	1785	3354	53,2	> 0,70; > 0,10	> 0,05	—	1467	1887	< 0,0005
1954	135 × 12009	85,2	1440	1774	3214	55,2	> 0,30; > 0,10	> 0,70	—	1406	1808	> 0,10
1955	135 × 12009	62,1	1326	1665	2991	55,7	> 0,10; > 0,70	> 0,30	—	1309	1682	> 0,50
	12272 × 12133	48,5	174	233	407	57,2	> 0,50; > 0,70	> 0,10	—	178	229	> 0,50
	12133 × 12009	53,8	235	266	501	53,1	> 0,10; > 0,10	> 0,50	—	219	282	> 0,10
	12272 × 135	59,3	141	187	328	57,0	> 0,30	—	—	144	184	> 0,70
	291 × 12009	69,9	570	700	1270	55,1	> 0,50; > 0,30	> 0,10	—	556	714	> 0,30
	43 × S <sub>3</sub>	60,4	386	476	862	55,2	> 0,50; > 0,95	> 0,50	—	377	485	> 0,50
1957	S1a × S <sub>3</sub> <sup>2</sup>	59,1	493	604	1097	55,1	> 0,95	—	—	480	617	> 0,30
	S1a × S <sub>3</sub> <sup>3</sup>	89,1	307	387	694	55,8	> 0,025	—	—	304	390	> 0,70
	43 × S <sub>3</sub>	80,4	251	309	560	55,2	> 0,50	—	—	245	315	> 0,50
1958	12009 × 135	79,7	325	405	730	55,5	> 0,90	—	—	319	411	> 0,50
	291 × 12272	72,8	132	181	313	57,8	> 0,70	—	—	137	176	> 0,50
	Koga II × 16010	75,6	71	96	167	57,5	> 0,30	—	—	73	94	> 0,70
	S1a × 12009	85,6	1122	1344	2466	54,5	> 0,10	—	—	1079	1387	> 0,05
	S1a × S <sub>3</sub>	84,1	986	1233	2219	55,6	> 0,95	—	—	971	1248	> 0,50
	S1b × S <sub>3</sub>	84,1	1385	1563	2948	53,0	> 0,95	—	—	1290	1658	< 0,0005
	S <sub>3</sub> × S <sub>4</sub>	85,8	705	799	1504	53,1	> 0,95	—	—	658	846	> 0,01
				11740	14140	25880	54,6					
			11323	14557		9/16=56,3						
			Übereinstimmung (P) < 10 <sup>-6</sup>									

<sup>1</sup> Doppelkreuze deuten an, daß diese Kreuzung in beiden Richtungen durchgeführt und analysiert wurde

<sup>2</sup> Freilandanbau } Homogenität (P) > 0,70

<sup>3</sup> Gewächshausanbau }

Tabelle 7.  $F_3$ -Analysen 1953 und 1954.

Jahr	Kreuzung	Anzahl $F_3$ -Fam.	$F_3$ -Pflanzen-Phänotyp	Aufgelaufene Pflanzen (%)	$F_3$ -Spaltung		$\Sigma$	Subvitale Pflanzen (%)	Homogenität (P)	Idealzahlen 7:9		Übereinstimmung mit 7:9 (P)
					voll-vital	sub-vital				voll-vital	sub-vital	
1953	135 × 12009	26	subvital und sehr subvital	93,0	236	318	554	57,6	> 0,95	242	312	> 0,50
1954	135 × 12009	17	subvital	79,9	409	459	868	52,9	> 0,05	380	488	> 0,025
	135 × 12009	31	sehr subvital	72,0	381	496	877	56,6	> 0,05	384	493	> 0,70
	12009 × 135	30	subvital	80,7	404	477	881	54,2	> 0,30	385	496	> 0,10
	12009 × 135	30	sehr subvital	75,0	312	448	760	58,9	> 0,30	333	427	> 0,10
		134			1742	2198	3940					
					1724	2216						
			ideal 7:9									
			Übereinstimmung (P) > 0,50									

Kreuzungskombinationen, die Tausendkorngewichte von wesentlich unter 10,0 g ergaben, z. B. etwa 3—5 g in der Kreuzung 12272 × 12133, wiesen jedoch eine deutlich verminderte Keimfähigkeit auf.

Der Anteil aufgelaufener Pflanzen scheint auf die  $F_2$ - bzw.  $F_3$ -Aufspaltungsverhältnisse keinerlei Einfluß ausgeübt zu haben. Ein solches Ergebnis ist auch zu erwarten, da alle  $F_2$ - bzw.  $F_3$ -Pflanzen zunächst eine normale Chlorophyllproduktion haben und deshalb die durch ihre potentiell vorhandene Subvitalität belasteten Pflanzen während des Auflaufens noch nicht benachteiligt sind. Fallen Pflanzen während des Auflaufens aus, dann kann das nicht die Wirkung der beiden Komplementärfaktoren sein, sondern ist auf die allgemein vitalitätsschwächende schlechte Kornausbildung zurückzuführen.

$F_2$ -Generationen der Kreuzung S1a × S<sub>3</sub> wurden 1957 vergleichsweise im Gewächshaus und im Freiland ausgesät (Tab. 6). Obwohl sich im Gewächshaus wesentlich höhere Auflaufprozentsätze ergaben, stimmen die Ergebnisse beider Versuche sehr gut überein ( $P = > 0,70$ ). Sie lassen sich auch beide gut mit einem 9:7-Verhältnis in Einklang bringen.

#### D. Diskussion der Ergebnisse

Die in der vorliegenden Arbeit und in älteren Untersuchungen gegebenen genetischen Versuchsergebnisse zeigen, daß der Subvitalitäts- bzw. Semi-Letalitätscharakter, der in der  $F_1$  bestimmter Weizensortenkreuzungen in Erscheinung tritt, jeweils durch zwei komplementär wirkende dominante genetische Faktoren bedingt wird. Möglicherweise existieren nur zwei verschiedene derartige Faktoren. Der eine, in dieser Arbeit mit A bezeichnet, ist im Weltweizensortiment offenbar nur sehr wenig verbreitet. Der andere, mit B bezeichnet, kommt demgegenüber wesentlich häufiger vor. Diese Gensymbolik ist mit der von HERMSEN (1957) gegebenen identisch. Beim Studium der Verwandtschaftsverhältnisse der in jeweils eine Gruppe gehörenden Sorten ist das häufige Wiederkehren bestimmter Sorten, die möglicherweise die beiden Faktoren in das heutige Weltweizensortiment hineingebracht haben, zu beobachten.

Es soll jedoch einer weiteren Publikation vorbehalten bleiben, über derartige verwandtschaftliche Beziehungen einen Überblick zu geben.

Inwieweit die bei den vorliegenden Kreuzungen beobachteten Komplementärfaktoren mit den komplementär letal wirkenden Faktoren, die bei Artkreuzungen (siehe Einleitung) festgestellt wurden, identisch sind, kann noch nicht entschieden werden. Es wäre aber für die Weizenforschung von Bedeutung, wenn entsprechende Untersuchungen angestellt würden.

Die unterschiedliche Intensität der Absterbevorgänge in verschiedenen  $F_1$ -Kombinationen kann u. E. am einfachsten mit der Annahme, daß von den beiden Komplementärfaktoren *A* und *B* verschiedene Allele existieren, erklärt werden. Es hat den Anschein, als lägen von dem Faktor *A* zwei Allele, die sich jedoch in ihrer Wirkung nicht sehr stark unterscheiden, von dem Faktor *B* aber möglicherweise drei Allele vor, die in ihrer Wirksamkeit größere Unterschiede zeigen (vergl. hierzu auch die im Abschnitt „Versuchsergebnisse“ gemachten Ausführungen).

Es ist allerdings auch möglich, daß die unterschiedliche Intensität der  $F_1$ -Absterbevorgänge verschiedener Kreuzungen mit der Übertragung von Modifikationsfaktoren durch die verwendeten Sorten erklärt werden muß. Von HERMSEN (1957) ist diese Möglichkeit besonders herausgestellt worden. HERMSEN betont allerdings schon selbst, daß es sich dabei nicht unbedingt um besondere Modifikationsfaktoren handeln muß. Es kann sich vielmehr auch um verschiedene Wechselwirkungen zwischen den beiden Komplementärfaktoren *A* und *B* einerseits und dem übrigen „Gen-Milieu“ andererseits handeln (HERMSEN denkt an Wechselwirkungen mit Major-Genen).

Um entscheiden zu können, welche der drei Möglichkeiten zutrifft, ist es notwendig, weitere Kreuzungsexperimente durchzuführen.

In den Nachkommenschaften gesunder  $F_2$ -Pflanzen aus einer bestimmten subvitalen Kombination können Linien selektiert werden, die jeweils einen der beiden Komplementärfaktoren *A* oder *B* homozygot besitzen, selbst aber gesund sind. Würde der subvitale  $F_1$ -Charakter lediglich von der Allel-Natur der beteiligten genetischen Faktoren *A* und *B* bestimmt, dann müßten alle subvitalen  $F_1$ -Generationen, die sich aus der Kombination solcher gesunder  $F_2$ -Nachkommenschaften herstellen lassen, ein gleich starkes Absterben der  $F_1$ -Pflanzen zeigen. Sind andererseits aber Modifikationsfaktoren oder das gesamte genotypische Milieu mit für die Ausprägung des Subvitalitätscharakters in der  $F_1$ -Generation verantwortlich, dann muß im Gegenteil erwartet werden, daß die  $F_1$ -Kombinationen aus der Kreuzung derartiger gesunder  $F_2$ -Nachkommenschaften unterschiedlich stark subvital sind. Die Abhängigkeit der Wirkung der beiden Komplementärfaktoren von anderen genetischen Wirkungen kann auch an subvitalen  $F_1$ -Generationen aus Winter-  $\times$  Winterformkreuzungen, die einer stufenweisen Vernalisation unterworfen wurden, untersucht werden. Schließlich kann auch daran gedacht werden, Kreuzungen zwischen Sorten mit dem gleichen Komplementärfaktor (aber eventuell verschiedenen Allelen) durchzuführen. Auslesen aus solch einer Kreuzung wären dann mit einer Sorte, die den anderen Komplementärfaktor überträgt, zu kreuzen.

Bei den  $F_2$ -Aufspaltungen scheint es sich um 7:9-Verhältnisse zu handeln. Wie schon erwähnt, sind derartige Aufspaltungsverhältnisse auch von den älteren Autoren, soweit von ihnen eine  $F_2$ -Generation gezogen werden konnte, beobachtet worden. Es ist aber unverkennbar, daß ein Zuviel an gesunden Pflanzen in den meisten  $F_2$ -Generationen zu beobachten war. Wir haben die vermutlichen Ursachen dafür bereits im Abschnitt „Versuchsergebnisse“ eingehend

erörtert und nehmen an, daß es sich bei den Abweichungen von einem 7:9-Verhältnis um eine teilweise Nichterkennung von genotypisch „kranken“ Pflanzen, die eine Modifikation nach gesund erfahren haben, handelt. Da viele Kreuzungen Kombinationen von Sommer- und Winterweizenformen darstellen und demzufolge in der  $F_2$ -Generation auch das Merkmal Sommer-Winter-Typus spaltet, sind derartige Fehlgruppierungen schon aus diesem Grunde nicht ganz von der Hand zu weisen. Auch von HERMSEN (1957) ist auf Schwierigkeiten, die sich bei der Gruppierung von semiletalen und normalen Pflanzen ergaben, hingewiesen worden.

Die Maskierung genotypisch subvitaler Pflanzen kann allerdings, wie schon erwähnt, auch der Ausdruck der Wirkung bestimmter Modifikationsfaktoren oder der Wechselwirkungen der Faktoren *A* und *B* mit dem übrigen „Gen-Milieu“ sein. Von KOSTIŮČENKO (1936) ist erwähnt worden, daß durch den Anbau von  $F_2$ -Generationen unter Polarbedingungen (Chibiny) eine besonders sichere Gruppierung der  $F_2$ -Pflanzen möglich war. Bei der Durchsicht der von KOSTIŮČENKO angegebenen Aufspaltungsverhältnisse wird jedoch deutlich, daß auch unter diesen Bedingungen, obwohl die einzelnen Aufspaltungsverhältnisse noch genügend gut mit einem theoretischen 9:7-Verhältnis übereinstimmen, eine tendenziöse Abweichung nach einem Zuviel an normalen Pflanzen zu beobachten ist. (Die Summe aller Einzelaufspaltungen weicht signifikant von einem 9:7-Verhältnis ab.) Von HERMSEN (1957) sind Aufspaltungszahlen noch nicht angegeben worden.

Anmerkung bei der Korrektur:

1959 wurden von uns acht in Tabelle 6 noch nicht enthaltene  $F_2$ -Generationen analysiert. Es wurden dabei 11221  $F_2$ -Pflanzen geprüft. Alle Einzelkreuzungen stimmten aufspaltungsmäßig gut bis sehr gut mit einem 9:7-Verhältnis überein. Sie waren untereinander homogen und auch die Gesamtsummen aus allen acht Kreuzungen deckten sich gut mit einem solchen Aufspaltungsverhältnis, ohne daß dabei ein Zuviel an vollvitalen  $F_2$ -Pflanzen zu beobachten war.

Es scheint demnach auch die jeweilige Jahreswitterung einen gewissen Einfluß auszuüben. Daß es sich bei den hier untersuchten Kreuzungen um solche mit einer anderen genetischen Reaktionsweise handelt, ist zumindest sehr unwahrscheinlich.

In den  $F_2$ -Generationen traten in allen Fällen sehr verschieden stark subvitale Pflanzen neben vollvitalen auf. Auch wenn die  $F_1$ -Pflanzen einer Kreuzung noch eine Nachkommenschaft erbrachten, starb ein großer Teil der  $F_2$ -Pflanzen bereits vor dem Ährenschieben vollständig ab. Wir nehmen an, daß es sich dabei um die Genotypen mit drei und mit vier dominanten Allelen der beiden Komplementärfaktoren gehandelt hat. Das völlige Fehlen von rein vererbenden subvitalen  $F_2$ -Nachkommenschaften erhält damit eine ausreichende Erklärung.

Für genphysiologische Erwägungen ist von besonderem Interesse, daß die Wirkung der beiden Komplementärfaktoren erst von einem bestimmten Entwicklungsstadium an einsetzt und auf die Blätter beschränkt bleibt. Da die Genkombinationswirkung offenbar in einem gewissen Zusammenhange mit der Chlorophyllbildung bzw. der Lebensdauer der Plastiden steht, ist zu vermuten, daß die Wir-

kung der beiden Komplementärfaktoren erst von einem gewissen Altersstadium an einsetzt, oder aber, daß unter ihrem Einfluß eine „Stoffgruppe“ gebildet wird, die sich erst bis zu einer gewissen Konzentration anreichern muß, ehe sie auf den Chlorophyllapparat eine „schädliche“ Wirkung auszuüben vermag. Andererseits ist auch möglich, daß durch sie die Zerstörung einer Substanz forciert wird, die für die Bildung, den Ersatz oder die Lebenserhaltung der Plastiden notwendig ist. Erst wenn unter der Wirkung der beiden Komplementärfaktoren die Zerstörung dieser notwendigen Substanzen weit genug fortgeschritten ist, tritt eine visuell sichtbare Wirkung ein. In jedem Falle laufen solche Überlegungen auf die Annahme hinaus, daß unter dem Einfluß der an sich unselbständigen Wirkungen der beiden Faktoren *A* und *B*, die wahrscheinlich bestimmte Primärreaktionen hervorrufen, physiologisch negativ wirkende Sekundärreaktionen in Erscheinung treten. Es kann sich aber auch eventuell nur um einfache Schwellenwertreaktionen handeln. In den Halmen und Ähren kommt anscheinend ein genetisches Hemmsystem zur Entfaltung, welches die komplementär subvitale Wirkung der Faktoren *A* und *B* aufhebt. Von HADORN (1955) sind die verschiedenen Erklärungsmöglichkeiten, die sich bei polygen bedingter Letalität anbieten, zusammengestellt und erörtert worden.

Die Penetranz der komplementär-subvitalen Wirkung der Faktoren *A* und *B* ist anscheinend vollständig. Das ab und zu vorkommende Auftreten von vollvitalen Pflanzen in an sich subvitalen  $F_1$ -Kombinationen muß mit der Annahme einer genetischen Uneinheitlichkeit der dabei verwendeten Elternsorten erklärt werden. Von CALDWELL und COMPTON (1943) ist für die Sorte *Marquillo* das Vorkommen von Linien, die den Komplementärfaktor nicht mehr übertrugen, nachgewiesen worden. Von der Sorte *Marquillo* ist bekannt, daß sie zu chromosomalen Aberrationen neigt. In unseren Versuchen wurden in Kreuzungen mit der Sorte *Garnet* ebenfalls in einigen Fällen vollvitalen Pflanzen in subvitalen  $F_1$ -Generationen bemerkt. Auch von dieser Sorte weiß man, was evtl. auch hier als Erklärung dienen kann, daß sie zu cytologischer Instabilität neigt [HOLLINGSHEAD (1932), MORITZ-VOM BERG (1935)].

Zur Klärung der Physiologie der Genwirkung der beiden Komplementärfaktoren *A* und *B* ist es notwendig, systematische Untersuchungen durchzuführen; z. B. könnte experimentell geprüft werden, ob durch Infiltration bestimmter Substanzen in die Blätter das „Krankheitsbild“ beeinflußt oder unter Umständen sogar behoben werden kann. Sollten sich Substanzen finden lassen, die einen solchen Einfluß ausüben, so wäre das als wertvoller Hinweis auf die Natur der unter dem Einfluß der Komplementärfaktoren eintretenden Komplikationen zu werten.

Darüber hinaus ist es notwendig, den Stoffwechsel der „kranken“ Pflanzen vor Eintritt der „Krankheit“ und während des Ablaufes derselben im Vergleich zu „gesunden“ Pflanzen einer Analyse zu unterwerfen. Mit Hilfe der Papierchromatographie sollte es auch möglich sein, Preßsäfte noch äußerlich vitaler Blätter genetisch „kranker“ Pflanzen im Vergleich zu vitalen Blättern genetisch „gesunder“ Pflanzen auf evtl. vorhandene Unterschiede ihrer biochemischen Zusammensetzung zu prüfen.

Es muß angenommen werden, daß es sich bei den Faktoren *A* und *B* um die Ergebnisse von Mutationsvorgängen handelt (oder es sind Hemmfaktoren, die die „schädliche“ Wirkung der Komplementärfaktoren kompensierten, durch Mutation wirkungsmäßig ausgefallen). Da offenbar nur zwei derartige Faktoren existieren (unsere umfangreichen Kreuzungen und die von HERMSEN (1957) mitgeteilten Ergebnisse legen das nahe), scheint die Mutationsfrequenz derartiger Faktoren relativ niedrig zu liegen. Es existieren aber möglicherweise von beiden Faktoren multiple Allele.

Mit Hilfe von Kreuzungen mit mono- oder nullisomen Linien, SEARS (1959) u.v.a., sollte es auch möglich sein, festzustellen, auf welchen Chromosomen die beiden Komplementärfaktoren lokalisiert sind. Weiterhin ergibt sich dabei die Möglichkeit, die eventuelle Wirkung des Faktors *A* ohne gleichzeitige Anwesenheit von *bb*, bzw. die des Faktors *B* ohne die Anwesenheit von *aa*, zu studieren.

Für die züchterische Praxis ist das Auftreten von subvitalen  $F_1$ -Kombinationen nicht von annähernd so großer Bedeutung wie für die Genetik und die sich immer stärker entwickelnde Genphysiologie, denn in allen Fällen, in denen die  $F_1$ -Pflanzen nicht vollständig absterben, ist es möglich, in der Nachkommenschaft derartiger subvitaler  $F_1$ -Kombinationen wieder gesunde Pflanzen aus der  $F_2$  und späteren Generationen zu selektieren. Wenn die Kreuzung von Sorten oder Zuchtstämmen, die Träger der beiden Komplementärfaktoren sind, aus züchterischen Erwägungen heraus lohnend erscheint, dann sollte sie, unabhängig davon, daß eine subvitale  $F_1$  zu erwarten ist, auch durchgeführt werden. Gewisse Schwierigkeiten würden sich jedoch ergeben, wenn sich zeigen sollte, daß die beiden Komplementärfaktoren mit bestimmten pflanzenzüchterisch wichtigen Merkmalen gekoppelt sind. Die Kombination von Sorten, die in der  $F_1$ -Generation vollständig absterbende Pflanzen ergeben, ist durch Zwischenschaltung einer dem Zuchtziel möglichst entsprechenden Sorte vom Genotyp *aabb*, [(*AAbb* × *aabb*) × *aaBB*], möglich. Für die Planung solcher Kreuzungen können die hier vorgelegten Versuchsergebnisse evtl. von Bedeutung sein.

## E. Zusammenfassung

1. In bestimmten Weizensortenkreuzungen ist ein vorzeitiges Absterben der  $F_1$ -Pflanzen zu beobachten. Diese Erscheinung wird in der Literatur meist als Semiletalität bezeichnet. Da in unseren Versuchen die  $F_1$ -Pflanzen aus solchen Kreuzungen noch eine Nachkommenschaft erbrachten, sprechen wir von Subvitalität.

2. In den Jahren 1951 bis 1958 wurden 247 Kreuzungen zur Klärung der Genetik dieses Subvitalitätscharakters durchgeführt. 84 Sommer- und Winterweizensorten sind in die Untersuchungen einbezogen worden.

3. Die  $F_1$ -Pflanzen subvitaler Kombinationen beginnen etwa im Dreiblatt-Stadium von der Spitze des ältesten Blattes her abzuwelken. Dieser Abwelkvorgang greift auf alle anderen Blätter über. Zum Zeitpunkt des Ährenschiebens waren meist alle Blätter vollkommen abgestorben. Krankheitserreger konnten unter Freilandverhältnissen niemals beobachtet werden. Unter Gewächshausbedingungen trat in manchen

Kombinationen schwacher Mehлтаubefall auf. Die Abwelkvorgänge griffen nicht auf die Halme und die Ähren über. Die F<sub>1</sub>-Generationen reziproker Kreuzungen verhielten sich grundsätzlich gleichartig. Kleinere reziproke Unterschiede in der Stärke des Abwelkens konnten jedoch in einigen Fällen beobachtet werden.

4. Die Pflanzen einer F<sub>1</sub>-Generation verhielten sich im allgemeinen einheitlich. Das vereinzelt Auftreten von vitalen Pflanzen in subvitalen F<sub>1</sub>-Generationen in Kreuzungen mit *Garnet* muß auf eine genetische Uneinheitlichkeit dieser Sorte zurückgeführt werden. Es war möglich, eine rein vererbende Linie aus dieser Sorte zu selektieren.

5. Die F<sub>1</sub>-Pflanzen verschiedener Kreuzungen waren sehr unterschiedlich stark subvital. Das Tausendkorngewicht der F<sub>1</sub>-Pflanzen war dementsprechend verschieden stark vermindert (3,4 bis 28,3 g). Stärkere Jahreseinflüsse sind nicht zu beobachten gewesen. Die Pflanzenlänge und andere morphologische Merkmale waren ebenfalls verschieden stark reduziert.

6. In den F<sub>2</sub>-Generationen — es wurden zwanzig verschiedene Kreuzungen analysiert — traten 9 : 7-Aufspaltungsverhältnisse (9 „subvital“ zu 7 „vollvital“) auf. Daraus ergibt sich, daß in den subvitalen Kreuzungen zwei dominante Komplementärfaktoren zusammentreten und ihre kombinierte Wirkung die Abwelkvorgänge induziert. Die subvitalen F<sub>2</sub>-Pflanzen welkten sehr unterschiedlich stark ab. Zu einem großen Teil waren sie bereits vor dem Ährenschieben vollkommen abgestorben. Es wird angenommen, daß es sich dabei um die Pflanzen mit drei und vier dominanten Allelen der beiden Komplementärfaktoren gehandelt hat.

7. Bei F<sub>3</sub>-Untersuchungen wurden ähnliche Aufspaltungsverhältnisse wie in den F<sub>2</sub>-Generationen festgestellt. Rein vererbende subvitale F<sub>3</sub>-Familien traten nicht auf. Die Aufspaltung aller F<sub>3</sub>-Familien einer Kreuzung war jeweils homogen. Der Genotyp der zur Fortpflanzung gekommenen F<sub>2</sub>-Pflanzen muß demnach dem der F<sub>1</sub>-Pflanzen entsprechen haben.

8. Ein Teil der F<sub>2</sub>- und F<sub>3</sub>-Aufspaltungen wies, bezogen auf ein 9 : 7-Verhältnis, etwas zu viel vollvitalen Pflanzen auf. Die verschiedenen Erklärungsmöglichkeiten hierfür werden diskutiert.

9. Auf Grund der in den Tabellen 1 und 4 zusammengestellten F<sub>1</sub>-Ergebnisse lassen sich 54 Sorten in drei Gruppen einteilen. Sieben Sorten tragen den Komplementärfaktor *A* dominant (*AA**bb*), 22 Sorten besitzen den Komplementärfaktor *B* dominant (*aa**BB*) und 25 Sorten sind vom Genotyp *aabb*. 30 Sorten (Tabelle 5) konnten noch nicht endgültig gruppiert werden. Weitere Komplementärfaktoren konnten in unserem Material nicht nachgewiesen werden.

10. Das verschieden starke Abwelken in den F<sub>1</sub>-Generationen wird auf eventuell vorhandene multiple Allele der beiden Komplementärfaktoren zurückgeführt. Möglicherweise muß aber auch mit der Wirkung von Modifikationsfaktoren gerechnet werden, oder

es handelt sich um Wechselwirkungen zwischen den Faktoren *A* und *B* mit dem übrigen „Gen-Milieu“. Es werden Vorschläge gemacht, wie zwischen diesen verschiedenen Möglichkeiten versuchsmäßig entschieden werden kann.

11. Die verwandtschaftlichen Verhältnisse zwischen den Sorten mit gleichen Komplementärfaktoren werden in einer weiteren Arbeit dargestellt werden.

12. Die genphysiologischen, genetischen und züchterischen Probleme, die sich aus den Subvitalitätsercheinungen ergeben, werden erörtert.

#### Literatur

1. CALDWELL, R. M., and L. E. COMPTON: Complementary lethal genes in wheat. *Journ. of Heredity* **34**, 66—70 (1943). — 2. DEKAPRELEVIĆ, L. L.: Über das Zustandekommen nicht lebensfähiger und halbwegs lebensfähiger Kombinationen bei der Kreuzung des Weizens. Arb. d. Allunionskongr. f. Genetik, Selektion, Saatgut und Viehzucht, Bd. 2, Leningrad (1929). Zitiert nach KOSTIUCENKO (1936). — 3. HADORN, E.: Letalfaktoren. Stuttgart: Georg Thieme Verlag 1955. — 4. HERBERT, T. T., and G. K. MIDDLETON: Lethality in a wheat cross. *Agronomy Journal* **47**, 196 (1955). — 5. HERMSEN, J. G. Th.: Semi-lethality in hybrid offspring of wheat. *Euphytica* **6**, 18—25 (1957). — 6. HEYNE, E. G., G. A. WIEBE and R. H. PAINTER: Complementary genes in wheat (causing death of F<sub>1</sub> plants). *Journ. of Heredity* **34**, 243—245 (1943). — 7. HOLLINGSHEAD, L.: The occurrence of unpaired chromosomes in hybrids between varieties of *Triticum vulgare*. *Cytologia* **3**, 119—141 (1932). — 8. KOSTIUCENKO, I. A.: Das vorzeitige Absterben von Hybriden in Weizenkreuzungen. *Bull. appl. Bot., Genetics and Plant Breeding*, Ser. A, No. 19, 127—137 (1936) (Russisch). — 9. MORITZ-VOM BERG, H.: Zytologische Untersuchungen an der Nachkommenschaft künstlich erzeugter Weizenmutanten. *Ber. d. Dt. Bot. Ges.* **53**, 548 bis 559 (1935). — 10. MORRISON, J. W.: Dwarfs, semi-lethals and lethals in wheat. *Euphytica* **6**, 213—223 (1957). — 11. MÜLLER, K. O.: Über einen Subletalfaktor beim Weizen. *Landw. Jahrb.* **90**, 238—239 (1941). — 12. NISHIKAWA, K.: Lethality in F<sub>1</sub> plants of *Triticum dicoccum* × *Aegilops squarrosa*. *Seiken Jiho/Rep. Kihara Inst. biol. Res.* No. 6, 87—90 (1953) (Japanisch). Ref.: *Plant Breeding Abstr.* **25**, No. 1850, 1955. — 13. PÄTAU, K.: Eine neue X<sup>2</sup>-Tafel. *Z. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl.* **80**, 558—564 (1942). — 14. ROY, R. P.: Semi-lethal hybrids in crosses of species and synthetic amphidiploids of *Triticum* and *Aegilops*. *Indian J. Genet. and Plant Breeding* **15**, 88—98 (1955). — 15. SACHS, L.: The occurrence of hybrid semi-lethals and the cytology of *Triticum macha* and *Triticum vavilovi*. *J. Agricult. Sci.* **43**, 204 bis 213 (1953). — 16. SAWANT, A. C.: Semilethal complementary factors in a tomato species hybrid. *Evolution* **10**, 93—96 (1956). — 17. SCHMALZ, H.: Untersuchungen zur Vererbung des Sommer-Winter-Typus und der Winterfestigkeit, sowie morphologischer und ertragsphysiologischer Merkmale des Weizens. *Habil.-Schrift, Halle 1958*, Landw. Fakultät. — 18. SEARS, E. R.: Monofactorially conditioned inviability of intergeneric hybrids in the *Triticinae*. *Genetics* **25**, 134 (1940). — 19. SEARS, E. R.: The systematics, cytology and genetics of wheat. *Handb. d. Pflanzenzüchtung*, 2. Aufl., Bd. 2, 164—187. Berlin und Hamburg: Parey-Verlag (1959). — 20. WEBER, E.: *Grundriß der biologischen Statistik*. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag (1956). — 21. WIEBE, G. A.: Complementary factors in barley giving a lethal progeny. *Journ. of Heredity* **25**, 272—274 (1934).