

mal haben wir große Schwankungen, die aber nicht übereinstimmen. Verschieben wir aber die Kurve für die Versuche d. J. 1956 so viel nach rechts, daß der Abstand 19 Tagen entspricht, so verlaufen die Kurven auf einmal recht ähnlich.

Die Abb. 20 zeigt, daß die hl.hl-Samen der Ernte d. J. 1955 anfänglich weniger lichtbedürftig waren als diejenigen der Ernte d. J. 1956. Aber das ändert sich schlagartig, so daß von dem Versuch vom 4. 3. an die Samen d. J. 1956 viel weniger lichtbedürftig waren als die d. J. 1955. Bei diesen wird die Lichtbedürftigkeit allmählich, bei dem Versuch vom 7. 5. aber wieder schlagartig geringer; doch waren bis zuletzt die Samen d. J. 1955 lichtbedürftiger als die d. J. 1956, wenn schon die Unterschiede hernach nicht mehr groß sind. Die beidemale vorhandenen Schwankungen im Kurvenverlauf sind sich recht ähnlich. Das braucht im einzelnen nicht mehr besprochen zu werden.

Auch wenn die Kurven für die Keimung der hl.hl-Samen bei den Versuchen d. J. 1956 und 1957 einen recht ähnlichen Verlauf haben, was in gewissem Sinn auch für die I.I-Samen gilt, so hat man doch berechtigte Zweifel, ob die Schwankungen auf das Vorhandensein einer endogenen Rhythmik bei den Samen von Oenotheren hindeutet. Dafür sind sie zeitlich und in ihrem Ausmaß zu unregelmäßig, vor allem, wenn man sie mit den so eindeutigen Kurven bei sonstigen Untersuchungen vergleicht. Wodurch sie aber dann verursacht werden, ist unbekannt, jedenfalls nicht durch nicht konstant genug gehaltene Versuchsbedingungen. Sicher müssen weitere Versuche gemacht werden, wobei darauf zu achten ist, daß die Versuche in den beiden Jahren jeweils zum gleichen Datum angesetzt werden. Es wäre auch gut, wenn anderswo Keimversuche mit Samen von Oeno-

theren gemacht würden. Das notwendige Versuchsmaterial wird gerne zur Verfügung gestellt.

Zusammenfassung

1957 wurden Keimversuche mit Samen folgender Homozygoten aus der Ernte 1956 gemacht: I.I (eine mit den Plastiden der *Oenothera Berteriana* lebensfähige Homozygote mit dem I-Komplex der *Oe. odorata*), *Oe. longiflora* (hl.hl), *Oe. scabra* (hsc.hsc) und *Oe. argentinea* (ha.ha). Die Samen der ha.ha keimten wieder nicht.

Es zeigte sich, daß die Nachreife, die Lichtbedürftigkeit der Samen bei der Keimung und der Keimverlauf hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich, durch die genetische Konstitution der Embryonen in den Samen bestimmt sind. Die Befunde der Versuche des Jahres 1956 mit den Samen der gleichen Formen konnten bestätigt werden. Doch sind Unterschiede zwischen den beiden Versuchsreihen vorhanden, die möglicherweise durch die unterschiedlichen Reifebedingungen in den Jahren 1955 und 1956 bedingt sind. In beiden Jahren haben wir bei den verschiedenen Samensorten große Schwankungen in der Keimung. Sie stimmen aber zu wenig überein, als daß daraus auf das Vorhandensein einer endogenen Rhythmik bei diesen Oenotherensamen geschlossen werden könnte. Wodurch die Schwankungen bedingt sind ist unbekannt.

Die Bedeutung der genetischen Konstitution der Embryonen in den Samen für die Keimung zeigten dann auch die Versuche mit Samen der *Oe. Hookeri* und von 3 Standortsformen der *Oe. affinis*, die der *Oe. longiflora* nahe stehen.

Literatur

J. SCHWEMMLE: Keimversuche auf genetischer Grundlage. V. Versuche mit Samen von Homozygoten. *Planta* (Berl.) 56, 357—376 (1961).

Eine neue sterile Mutante von *Pisum, microsurgulus*, mit einer Übersicht über bisher bekannte sterile Mutanten der Erbse*¹

Von HERBERT LAMPRECHT, Landskrona

Mit 8 Abbildungen

Die Mutante *microsurgulus* kann folgendermaßen gekennzeichnet werden. Die Entwicklung der Pflanzen ist gewöhnlich in keiner Weise gehemmt, sie erreichen gleiche Größe wie normal fruktifizierende hohe (Gen *Le*) bzw. niedrige (Gen *le*) Individuen. Aber in den Blattachsen entwickeln sich keine Infloreszenzen, sondern fast durchweg nur sehr kleine Sprosse. Die Abb. 1 zeigt einen solchen, etwa 4 mm langen Sproß bei starker Vergrößerung. Die Blättchen dieser Sprosse sind, namentlich an den Rändern, auffallend stark behaart.

In Abb. 2 ist unten der mittlere Teil einer hohen Pflanze (*Le*), oben der daran anschließende Gipfel des Hauptstammes abgebildet. Wie ersichtlich, sind am

mittleren Teil sowie auch weit hinauf gegen den Gipfel in den Blattachsen keine Blütenstände, sondern nur die winzigen Sprosse vorhanden. Erst am obersten Teil der Pflanze gewahrt man die Ausbildung einiger Knospen. In den meisten Fällen kommt es bei diesen nicht mehr zur Ausbildung von Hülsen, aber in einigen Fällen konnten einzelne solche mit ausgebildeten Samen geerntet werden.

Die aus solchen Samen erhaltenen Nachkommen zeigten, daß es sich um Rückmutationen zum Normaltyp handelte. Entweder fand wieder Spaltung nach normalen:sterilen Typen statt, oder auch die Nachkommen waren konstant normal. Die Spaltung war monogen. Das hier wirksame Gen soll, abgeleitet von *microsurgulus*, mit *mis* symbolisiert werden. Die Rückmutation von *mis* zu *Mis* fand auf der Mutante im somatischen Gewebe demnach teils zum heterozygoten, teils auch zum homozygoten Zustand statt.

* Frau Professor Dr. E. SCHIEMANN zum 80. Geburtstag gewidmet.

¹ Die vorliegende Arbeit wurde mit Unterstützung von „Jordbrukets Forskningsråd“ und „Statens naturvetenskapliga Forskningsråd“ ausgeführt, wofür ich ehrerbietigen Dank sage.

Auf einer Anzahl von niedrigen Pflanzen (*le*) war die Wirkung des Gens *mis* insofern abweichend, als in den untersten (normal Infloreszenzen tragenden) Blattachsen anstatt der Mikrosprosse stark gestauchte kurze Stammverzweigungen saßen, wie dies in der Abb. 3 unten zu sehen ist.

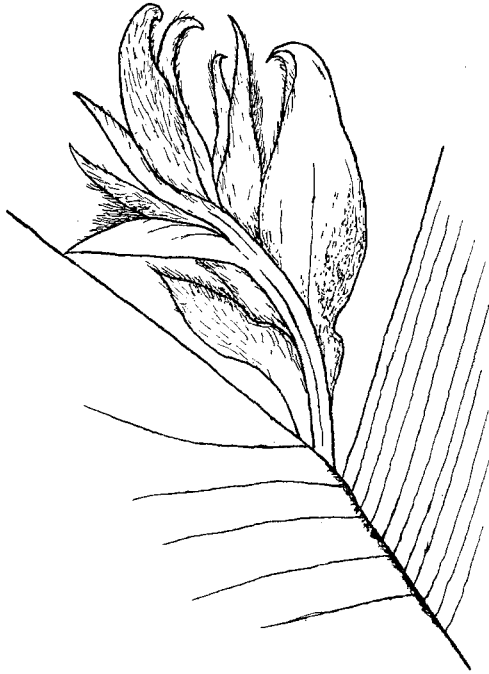


Abb. 1. Die *microsurculus*-Mutante. Ein in der Blattachsel sitzender, etwa 4 mm langer Sproß bei starker Vergrößerung.

Die Ausspaltung der *microsurculus*-Mutante

Die hier in Frage stehende Mutante spaltete in der F_2 meiner Kreuzung Nr. 1288 aus. Diese ist Linie Nr. 577 \times L. 862. L. 577 ist *le A Z r S fs sal N con td Pur Wb Au Asc*, L. 682 ist *Le A Z R s Fs Sal n Con Td pur wb asc|au*. Der | bedeutet *aurea*-Chlorophyllmutanten ausspaltend.

Linie 577 stammt aus Kreuzung Nr. 209: L. 151 aus „Purpurvioletschotige“ (seinerzeit von Hagemann & Schmidt, Erfurt, erhalten), *Le A Z fs r Pur N con Wb* \times L. 187, Mutante im interspezifischen Gen *Uni* (*uni* = einfache unpaarige Blätter) aus der Kreuzung „Stens“ (hohe schwedische Markerbse) \times „Concordia“ (hohe schwedische Kocherbse), *Le a Z Fs R pur N Con Wb |uni*. L. 862 stammt aus Kr. 430: L. 232 aus DE WINTON (1927), *Le A Z R s pl m mp b k st td wb* \times L. 563, *le a Z s pl m wb n Con d |au*. L. 563 stammt aus Kr. 68: L. 7 aus „Chenille“ \times L. 110 aus „roi des gourmands“.

Die in Kreuzung 1288 studierten Gene bedingen folgende Merkmalspaare (die römischen Zahlen in Klammern geben die Chromosomenzugehörigkeit an):

- Le—le* (IV): Internodien lang (hoher Wuchs) — kurz, zickzackgestellt, niedriger Wuchs.
R—r (VII): Samen rund oder rundlich — runzelig.
Fs—fs (V): Zusammen mit *A* Testa mit blauviolettten Punkten — ohne solche. Polymer mit Gen *F* im Chromosom III.
Sal—sal (I): Zusammen mit *A* normale Testafarbe — *salmones* (gelblich lachsfarben; s. LAMPRECHT 1961).
S—s (II): Außenseite der Testa ohne Tragantabscheidung — mit solcher, daher im reifen Zustand miteinander verklebende Samen.
N—n (IV): Hülsenwand von normaler Dicke — etwa doppelt so dick; mit *Con* Hülsen stets mehr oder weniger gekrümmt.



Abb. 2. Mittlerer und oberster Teil einer *microsurculus*-Pflanze mit Entwicklung von Knospen am Gipfel.

- Con—con* (IV): Zusammen mit *N Cp* gerade, mit *N cp* konkav gekrümmte Hülse — mit *N* konvex gekrümmte, mit *n* stets gerade Hülse.
Td—td (IV): Blättchen treppenförmig gezähnt — ungezähnt.
Wb—wb (II): Ganze Pflanze normal wachsig — sehr schwach wachsig, mehr weniger glänzend.
Mis—mis (?): Normal ausgebildete Infloreszenzen — in sehr kleine Sprosse umgewandelt; *microsurculus*.
Asc—asc (?): Stammverzweigungen aufrecht wachsend — etwa 45° schräg nach außen oben gerichtet.

Au—au (I): Normale Ausbildung von Chlorophyll — goldgelb (*aurea*) aufgehend und nach kurzer Zeit eingehend.

Gewisse Klassifizierungsschwierigkeiten bestehen für die Gene *Con*, *Fs* und *Asc* wie folgt. Die Abgrenzung von *Con*- gegen *con*-Hülsen wird in Kreuzungen mit stärkerer Spaltung in Hülsenlänge nicht selten unsicher, da kurze *n Con*-Hülsen ebenso gerade sein können wie längere bzw. lange *n con*-Hülsen (s. LAMPRECHT 1955). Betreffs *Fs*, so spalten in gewissen Kreuzungen Pflanzen aus, deren Testa kleine graublau Punkte hat, die von durch *Fs* bedingten nicht immer sicher zu unterscheiden sind, da auch *Fs*-Samen bei weniger guter Ausreifung die Punkte sehr schwach und ähnlich ausgebildet haben können. Die Beurteilung von *Asc:asc* kann dadurch unsicher werden, daß es teils Pflanzen ohne Stammverzweigungen geben kann, teils können diese im Zusammenhang mit gewissen Belichtungsverhältnissen auch bei *asc*-Individuen sich bald nach oben ausrichten.

Für die Spaltung in *S* wird häufig ein mehr oder weniger starkes Defizit an *s*-Individuen angetroffen, da bei Pflanzen mit größerem Abstand zwischen den Samen in den Hülsen, wodurch die Samen während des Reifens nicht miteinander in Berührung stehen, diese auch nicht miteinander verkleben können. Eine mikroskopische Untersuchung der Testa zeigt aber immer die Tragantausscheidung.

Die F_1 -Generation von Kr. 1288 war normal fertil, was für übereinstimmende Chromosomenstruktur spricht. Es wurden zwei F_2 und eine F_3 untersucht. Zur F_2 1959 wurden 500 Samen gesät, aus denen sich 384 Pflanzen, aber nur 333 (= 66,6%) mit reifen Samen entwickelten. Für F_2 1960 waren die entsprechenden Zahlen: 740 Samen gesät, 577 Pflanzen, davon 552 (74,6%) samenreif. F_3 1960: gesät 750 Samen, 633 (= 84,5%) samenreife Pflanzen.

Für die Spaltung im Gen *Sal* wurde die Kreuzung bereits früher ausgewertet; s. LAMPRECHT 1961. Es folgen die digenen Spaltungsverhältnisse in den 12 studierten Genen. Die Spaltung in den Genen *R*, *Con* und *Sal* wurde in F_2 1959 nicht beurteilt. Die Individuenzahlen wechseln teils im Zusammenhang hiermit, teils mit Hinblick auf die wechselnde Anzahl F_3 -Familien, die in den einzelnen Genen spalten. Die mitgeteilten Spaltungsverhältnisse beziehen sich auf das gesamte Material, also F_2 1959, F_2 und F_3 1960.

886 <i>Le</i>	: 306 <i>le</i>	; D/m = +0.54
762 <i>R</i>	: 215 <i>r</i>	; D/m = -2.16
879 <i>Fs</i>	: 215 <i>fs</i>	; D/m = -4.08
599 <i>Sal</i>	: 175 <i>sal</i>	; D/m = -1.53
741 <i>S</i>	: 107 <i>s</i>	; D/m = -8.32
863 <i>N</i>	: 255 <i>n</i>	; D/m = -1.69
648 <i>Con</i>	: 132 <i>con</i>	; D/m = -6.86
965 <i>Td</i>	: 346 <i>td</i>	; D/m = +1.18
944 <i>Wb</i>	: 189 <i>wb</i>	; D/m = -6.46
877 <i>Mis</i>	: 117 <i>mis</i>	; D/m = -9.64
990 <i>Asc</i>	: 346 <i>asc</i>	; D/m = +0.76
335 <i>Au</i>	: 78 <i>au</i>	; D/m = -2.87

Wie die D/m-Werte zeigen, besteht für nicht weniger als sieben der zwölf spaltenden Gene ein deutliches bzw. großes Defizit an Rezessiven. Für die Gene *Asc*, *Con*, *Fs* und *S* wurde bereits vorstehend eine wahrscheinliche Ursache angegeben. Eine Abweichung in der monogenen Spaltung in *R* wird durch die Auslese der F_2 -Samen zur Saat bestimmt und kann im Zusammenhang hiermit ebensogut zu einem Defizit wie zu einem Überschuß an Rezessiven führen. Die

Spaltung im Chlorophyllgen *Au* führt nicht selten zu einem gewissen Defizit an Rezessiven, da *au*-Samen auch bald nach dem Keimen, also bevor sie noch die goldgelben Keimpflanzen entwickelt haben, eingehen können.

Verbleiben die großen Defizite an *mis*- und *wb*-Pflanzen. Für die *mis*-Individuen bestand ein sehr großes Defizit, indem statt einer monogenen Spaltung nach 877 *Mis*:292 *mis* eine solche von 877 *Mis*:117 *mis* gefunden worden ist. Dies entspricht einem



Abb. 3. Eine niedrige (*le*-) *microscurculus*-Pflanze. Aus den untersten Blattachsen entspringen stark gestauchte, aber gleichfalls sterile Seitenzweige.

Ausfall von etwa 60% *mis*-Individuen. A priori ist man bei einer Ausspaltung von solchen abnormen sterilen Pflanzen nicht sicher, ob diese durch ein rezessives Gen oder durch einen Wegfall eines kleinen Chromosomenstückes bedingt ist. Zwei Erscheinungen geben diesbezüglich einwandfreien Bescheid. Erstens die am Gipfel der sterilen Pflanzen beobachteten Rückmutationen, die z. T. zu in *Mis* heterozygoten und zu geringem Teil sogar zu in diesem Gen homozygoten Samen führten. Bei einer Bedingtheit der Mutante durch den Wegfall eines kleinen Chromosomenstückes könnte diese Rückmutation nicht stattfinden. — Es ist aber auch möglich, daß *Mis* ein interspezifisches Gen darstellt (s. u.).

Das Verhalten der F_3 gibt einen weiteren sicheren Bescheid. In den beiden F_2 , zu denen insgesamt 1240 Samen gesät wurden, entwickelten sich einschließlich der sterilen *mis*-Individuen 961 Pflanzen, d. h. 77,5%. Normal wäre in dieser Kreuzung mit einer Entwicklung von etwa 90% Pflanzen zu rechnen gewesen, was in der F_3 annähernd erreicht worden ist. Samenreife Pflanzen gab es in der F_3 insgesamt 885, d. h. ca. 71,4%. Der Ausfall der Pflanzen überhaupt kann bedingt sein durch Zygotenletalität bzw. durch Absterben im frühen Keimlingsstadium. Es fragt sich nun, in welchem Ausmaß dieses Defizit die

mis-Pflanzen betroffen hat. Ein Vergleich der in *Mis* spaltenden F_2 - und F_3 -Familien gibt folgendes Bild:

$$F_2: 556 \text{ } \underline{Mis} : 44 \text{ } \underline{mis}; D/m = -9.99$$

$$F_3: 321 \text{ } \underline{Mis} : 73 \text{ } \underline{mis}; D/m = -2.97$$

Diese Spaltungen zeigen, gleichwie die oben erwähnten Rückmutationen, einwandfrei, daß die *microsurculus*-Mutante durch Rezessivität in einem Gen bedingt wird. Das Verhältnis in *Mis* spaltender nicht spaltender F_3 -Familien, das 2:1 sein sollte, betrug 10:10, wofür sich ein D/m von $-1,55$ ergibt. Wahrscheinlich gab es noch ein paar spaltende Familien, in denen aber wegen der geringen Individuenanzahl keine *mis*-Pflanzen angetroffen worden sind.

In der F_3 ist, wie ersichtlich, ein viel geringeres Defizit an *mis*-Individuen gefunden worden als in der F_2 . Bedingt dürfte dies zweifellos dadurch sein, daß für ein Studium der F_3 in erster Linie die Samen der vitalsten F_2 -Pflanzen von in *Mis* spaltenden Familien ausgelesen worden sind. Es werden dies solche Pflanzen gewesen sein, deren übrige genotypische Konstitution zusammen mit *mis* nicht zu Zygotenletalität oder Eingehen im Keimlingsstadium führt. Damit dürfte die Wirkung des Sterilität bedingenden Gens *mis* in der Hauptsache gekennzeichnet sein.

Der beobachtete große Ausfall an Rezessiven gewisser Gene könnte natürlich auch durch Koppelung mit dem Gen *Mis* verursacht werden. Da beide Elternlinien normale Fertilität zeigten, wird die Mutation bei der Entstehung der F_1 -Zygote stattgefunden haben, denn sonst könnte nicht schon in F_2 eine Ausspaltung von *mis mis*-Pflanzen gefunden worden sein. Unklar verbleibt hierbei, in welchen Elterngameten dies der Fall gewesen ist, so daß über eine mit gewissen Genen zu erwartende Koppelung nichts ausgesagt werden kann.

Für die Mehrzahl der spaltenden Gene kann kein digenes Verhältnis nach 9:3:3:1 überprüft werden, da an den *mis*-Pflanzen keine Genenwirkung an Hülsen und Samen ermittelt werden kann. Es verbleiben demnach nur die Gene *Asc*, *Le*, *Td* und *Wb*. Aber keines dieser Gene gab diesbezüglich sicheren Bescheid, da alle CrO-Werte für die Kombinationen dieser mit *Mis* in der Nähe von 50% lagen. Am wahrscheinlichsten ist eine Koppelung mit *Wb*. Eine solche würde auch den ungewöhnlich hohen Ausfall an *s*-Individuen erklären, da die im Chromosom II liegenden Gene *wb* und *s* sehr stark gekoppelt sind. Zur Sicherstellung dieser Koppelung sind indessen weitere Untersuchungen erforderlich.

Die verschiedenen Fälle von Sterilität bei *Pisum*

Sterilität kann durch die Wirkung einzelner Gene, durch die komplexe Wirkung mehrerer Gene, d. h. durch eine gewisse genotypische Konstitution, durch die Chromosomenstruktur sowie schließlich durch die Einwirkung von Parasiten verursacht werden. Diese letztgenannten Fälle bleiben hier unberücksichtigt. Im übrigen soll folgende Einteilung benutzt werden:

1. Partielle Sterilität:
 - a) durch die Chromosomenstruktur bedingt,
 - b) durch die genotypische Konstitution bedingt.
2. Vollkommene Sterilität:
 - a) chromosomal bedingte Sterilität,
 - b) genisch verursachte Sterilität.

Wenn von der Wirkung artfremder Allelen interspezifischer Gene abgesehen wird, die immer zu vollkommener Sterilität führen, kann der Grad der Sterilität oder auch diese als solche durch die übrige genotypische Konstitution sowie z. T. auch durch die Umweltverhältnisse modifiziert werden. Es folgen Beispiele für die vier oben angeführten Gruppen.

1a. Durch die Chromosomenstruktur bedingte partielle Sterilität

Partielle Sterilität tritt häufig auf nach Kreuzung von Linien mit verschiedener Chromosomenstruktur. Bei Kreuzung einer Linie mit einer einfachen Translokation, d. h. der Translokation eines Stückes eines Chromosoms an ein anderes, mit einer Linie von Normalstruktur zeigen die Nachkommen ca. 25% Sterilität. Bedingt wird dies dadurch, daß etwa einem Viertel der Gameten dieses Chromosomenstück fehlt. In entsprechender Weise wird bei einer reziproken Translokation (verkürzt Relokation), d. h. bei dem gegenseitigen Austausch je eines Stückes zweier Chromosomen, Semisterilität (= ca. 50%) erhalten. Der Austausch zweier Stücke je eines Chromosoms mit einem gemeinsamen dritten gibt 62,5% Sterilität. Derselbe Sterilitätsgrad ist auch, wie leicht einzusehen, das Resultat einer Kombination einer Relokation mit einer einfachen Translokation, d. h. 50% + 25% der übrigen 50% (12,5%) = 62,5%. Zwei verschiedene Relokationen geben entsprechend 75% Sterilität und drei, d. h. sechs Chromosomen betreffend, bedingen eine Sterilität von 87,5%. Beispiele für solche Fälle sind wiederholt studiert worden (s. LAMPRECHT 1951, 1961a, 1961b).

Für alle diese durch verschiedene Chromosomenstruktur bedingten Fälle von Sterilität gilt indessen, daß im Zusammenhang mit den zahlreichen bei *Pisum* vorhandenen Duplikationen, die polymere Gene enthalten, nicht selten ein geringerer Grad oder auch gar keine Sterilität gefunden werden kann. So kann z. B. in einer Kreuzung, in der auf Grund der Strukturunterschiede der Elternlinien 75% Sterilität zu erwarten ist, nur Semisterilität gefunden werden und statt Semisterilität kann sogar volle Fertilität beobachtet werden (s. LAMPRECHT 1954 und 1961a).

In diesen Abschnitt gehören auch die partiell sterilen, trisomischen *Pisum*-Pflanzen, die von E. R. SANSOME (1934) studiert worden sind.

Erwähnt sei hier noch, daß durch Wegfall eines kleinen Chromosomstückes Zwerge bzw. Halbzwerge entstehen können, die zuweilen einzelne Samen ausbilden können. Sicher ist in solchen Fällen allerdings nicht, daß es sich hierbei nicht um eine Änderung der Chromosomenstruktur zur normalen handelt.

1b. Durch die genotypische Konstitution bedingte partielle Sterilität

Nur ein Gen scheint bei *Pisum* bekannt zu sein, das stets, d. h. bei im übrigen verschiedener genotypischer Konstitution, monogen rezessiv bedingte Sterilität gibt. Dieses Gen, *mex* (abgeleitet von *marmoratus* und *extinguere*, da es die durch *M* bedingte Testamarmorierung auslöscht), verursacht Subletalität der Zygoten. *mex*-Samen sind schlecht ernährt, ein großer Teil derselben geht früh ein, die restierenden entwickeln Zwerge oder schwache Pflanzen, die vollkommen steril sind, also niemals keimfähige

Samen ausbilden. Indirekt bedingt *mex* die Auslöschung der Testamarmorierung in dem der Mutterpflanze angehörigen *Mex*-Gewebe (Näheres s. LAMPRECHT 1960a).

Seither konnte festgestellt werden, daß *mex* in analoger Weise auch die durch die polymeren Gene *F* und *Fs* je für sich bedingte blauviolette Punktierung der Testa auslöscht.

In diese Gruppe gehört ferner eine Anzahl von Fällen, in denen ein Gen in Kombinationen mit gewissen anderen Genen partielle bis vollständige Sterilität bedingen kann. Näher untersucht sind diesbezüglich die Gene *red*, *cry* und *la*, sowie *fr* und *fru*. Auch gewissen Chlorophyllgenen kommt eine ähnliche Wirkung zu.

Das Gen *red* verursacht eine starke Reduktion der Blattfläche. Vor allem wird die Breite, weniger die Länge der Blättchen und Stipel vermindert. Bei *Red*-Pflanzen bedingen verschiedene Kombinationen der Gene *Fo*, *Fob*, *Fol*, *Fom*, *Lat*, *Ten*, *X* und *Y* (s. LAMPRECHT 1960) Längen/Breiten-Indices (L/BrI) der Blättchen von etwa 1,0 bis zu 3,3. Bei Rezessivität in *red* werden alle diese L/BrI stark erhöht. Ein *Red*-L/BrI von etwa 1,5 wird durch *red* auf etwa 4,5—6 erhöht, ein solcher von 3,0 aber auf nicht weniger als 12—20 und mehr. Sowohl Blättchen wie Stipel haben dann eine Breite von nur 1,5—3,0 mm, womit natürlich eine erhebliche Verringerung der assimilierenden Fläche der Pflanze einhergeht. Solche *red*-Pflanzen können im Zusammenhang hiermit nur einzelne, mehr oder weniger sterile Hülsen oder auch überhaupt keine ausbilden.

Ein analoges Ergebnis kann bei einer übermäßigen vegetativen Entwicklung beobachtet werden. Zwei Genkombinationen mit einer solchen Wirkung sind näher studiert.

Ein besonders typisches Beispiel hierfür bildet der durch die komplementäre Wirkung der Gene *cry* und *la* bedingte Slendertyp (RASMUSSEN 1927, DE HAAN 1927, LAMPRECHT 1947). Bei diesem erreicht die Pflanze, je nach der übrigen genotypischen Konstitution, eine Höhe von 2,5 bis 4 m. Die Wirkung von *cry la* dokumentiert sich in besonders langen Internodien. Der Hülsenansatz ist normal, jedoch sind in den Hülsen gewöhnlich nur einzelne oder wenige der Samenanlagen zu Samen entwickelt. Die Wirkung dieser Gene ist keine direkte auf die Ausbildung der Samen, sondern es wird ein zu großer Teil der Assimilate für den Riesenwuchs verwendet, so daß die Zufuhr dieser in die Hülsen zur normalen Entwicklung der Samen nicht ausreicht.

Eine partielle und zuweilen vollkommene Sterilität kann auch durch eine übermäßig starke Stammverzweigung hervorgerufen werden. Verantwortlich hierfür sind die Gene *fr* und *fru* (LAMPRECHT 1950). Vf. fand in einer Kreuzung *fr fru*-Individuen mit bis zu 19 Stammverzweigungen, trotzdem die Pflanzen in normalem Abstand von 10 cm in den Reihen standen. Die Individuen mit etwa 12 und mehr Verzweigungen zeigten stark verminderte Fertilität und waren z. T. ganz ohne normal entwickelte Samen. Gleichwie bei den *cry la*-Individuen wurde bei den *fr fru*-Pflanzen ein zu großer Teil der Assimilate für die starke vegetative Entwicklung verwendet, so daß nur eine unzulängliche Menge davon für das Fruktifizieren zur Verfügung stand.

Diese Erscheinung ist aber bei den *fr fru*-Pflanzen, wie zu erwarten, sehr stark teils von der übrigen genotypischen Konstitution, teils von den Umweltverhältnissen abhängig. So wurden durch Röntgenbestrahlung Mutanten mit bis zu 30 Stammverzweigungen erhalten, die aber bei etwas größerem Pflanzenabstand doch einigermaßen normale Samenernten gaben. Zu beachten ist bei diesen *fruticosa*-Typen auch, daß sie im Zusammenhang mit der starken vegetativen Entwicklung spät zur Blüte kommen, so daß das Fruktifizieren durch eine kurze Vegetationsperiode begrenzt werden kann.

Eine stark verminderte bis vollkommene Sterilität ist auch bei gewissen Chlorophyllmutanten zu beobachten. Dies gilt namentlich für die *chlorina*-Mutanten. Mehrere dieser entwickeln sich zu fast normal großen Pflanzen, geben aber entweder keine oder eine stark verminderte Samenernte. Der wechselnde Hülsen- und Samenansatz ist bei diesen stark von der übrigen genotypischen Konstitution abhängig.

2a. Chromosomal bedingte vollkommene Sterilität

Diese Art vollkommener Sterilität ist nur in verhältnismäßig wenigen Fällen sicher nachgewiesen. Die Ausspaltung solcher Pflanzen, die meistens extreme Zwerge sind, konnte in Kreuzungen zwischen Linien mit abweichender Chromosomenstruktur wiederholt festgestellt werden. Abb. 4 zeigt drei solche Zwerge, die in einer Kreuzung zwischen einer Linie mit normaler und einer Linie aus einer Wildform mit abweichender Chromosomenstruktur ausgespalten haben (LAMPRECHT 1954). In diesem Falle handelte es sich um den Wegfall eines kleinen Chromosomenstückes, das keine Funktionsuntauglichkeit der Gameten zur Folge hatte. Trifft dies dagegen zu, so resultieren die im ersten Abschnitt besprochenen Fälle mit partieller Sterilität. Eine solche ist bei Translokationen und verschiedenen Relokationen gewöhnlich vorhanden. In den hier in Frage stehenden Fällen wird daher anstatt einer 25prozentigen Sterilität

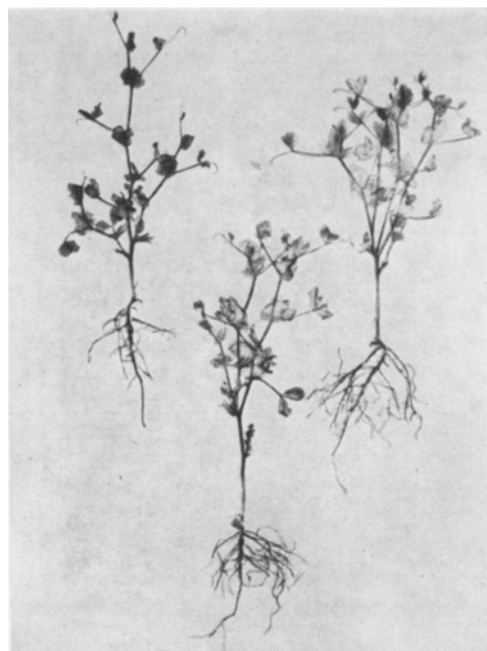


Abb. 4. Vollkommen sterile Zwerge, monogen rezessiv aus einer Kreuzung *oect. arvense* × *arvense* ausspaltend.

(einfache Translokation) eine Ausspaltung von 25% sterilen Zwergen festgestellt.

Bei *Pisum* ist mir eine ziemlich große Anzahl (etwa 40) steriler Zwerge und Halbzwerge von verschiedenem Habitus bekannt. Die Abbildungen 5 und 6 zeigen einige davon. Die Zwerge in Abb. 5 stammen aus der Kreuzung *oect. sativum* × *oect. fulvum* (s. LAMPRECHT 1961b). Die unteren vier Zwerge sind 10—15 cm hoch und haben sehr stark reduzierte Blätter. Abb. 6 zeigt zwei aus einer Kreuzung *oect. arvense* × *arvense* ausgespaltenesterile Zwerge.

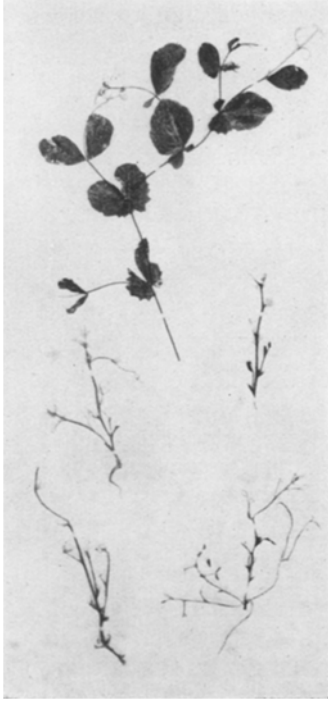


Abb. 5. Zwerge aus der Kreuzung *oect. sativum* × *oect. fulvum*.



Abb. 6. Zwerge aus der Kreuzung *oect. arvense* × *arvense*.



Abb. 7. Normal entwickelte, aber vollkommen sterile Pflanze aus der Kreuzung *oect. arvense* × *oect. fulvum*.

In Kreuzungen zwischen Linien mit großen Unterschieden in der Chromosomenstruktur können auch vollkommen sterile, aber im übrigen normal entwickelte Pflanzen ausspalten. Diese bilden normal und reichlich Hülsen aus, aber keine der Samenanlagen entwickelt sich zu Samen. Eine solche Pflanze zeigt Abb. 7, die in einer Kreuzung zwischen *oect. arvense* und *oect. fulvum* ausgespalten hat.

2b. Genisch bedingte vollkommene Sterilität

In den meisten, wenn nicht in allen diesen Fällen dürfte es sich um die Wirkung der Allelen von interspezifischen Genen handeln. Interspezifische Gene sind dadurch gekennzeichnet, daß ihre Allelen auf verschiedene Spezies verteilt sind. Wenn dann ein artspezifisches Allel eines solchen Gens zum artfremden mutiert, so resultiert ein artfremdes Merkmal und stets gleichzeitig vollkommene Sterilität. Eine solche Mutation kann entweder den vegetativen und den floralen Teil der Pflanze, oder auch nur den letzteren treffen. Nicht selten beobachtet man an solchen Mutanten im oberen oder obersten Teil der Pflanze, also in somatischem Gewebe, eine Rückmutation zum arteigenen Allel. Im Zusammenhang hiermit kann es zur Ausbildung von Hülsen und Samen kommen, die aber dann wieder normale Nachkommen geben. Diese können in dem in Frage stehenden interspezifischen Gen hetero- oder auch homozygot sein. Dies bildet einen Beweis dafür, daß es sich um eine Gen-

mutation und nicht um ein chromosomal bedingtes Merkmal handelt. Näheres hierüber bei LAMPRECHT 1959.

Im folgenden soll eine Anzahl der wichtigsten solcher Mutanten besprochen werden. Eine der anschaulichsten ist die *obovatus*-Mutante (s. LAMPRECHT 1945). Bei dieser sind die Blättchen statt eiförmig umgekehrt eiförmig. Die Pflanzen sind gewöhnlich

etwas schwächer entwickelt als die Mutterlinie. Alle Blütenelemente sind diminutiv, aber im übrigen nicht verändert, mißbildet. Der Unterschied im Habitus ist demnach gegenüber normalen Pflanzen nicht groß. Aber es besteht vollkommene Sterilität. Rückmutationen wurden bei dieser Mutante noch nicht beobachtet. Gensymbol *i-obo* (das *i* gibt an, daß es sich um ein interspezifisches Gen handelt).

Eine weitere, aber im Habitus stark abweichende Mutante ist *unifoliata* (s. LAMPRECHT 1933). Statt des paarig gefiederten Blattes sind bei dieser nur einfache oder von einem Punkt aus zwei- bis dreiteilige Blätter, wie bei *Trifolium*, vorhanden. Gleichzeitig hiermit sind die Infloreszenzen und Blütenteile sehr stark umgebildet. Der Blütenstand ist wiederholt verzweigt, mit stark gestauchten Internodien, so daß köpfchenartige Gebilde resultieren. Es sind so 32 oder mehr Blüten dicht gedrängt vorhanden. Die Blütenelemente sind mehr oder weniger pistilloid umgebildet. Statt der Kelch- und Blumenblätter findet man kleine, sehr spitze grüne Blättchen mit Samenanlagen an den Rändern. Rückmutationen wurden nicht angetroffen. Gensymbol *i-uni*.

Eine interessante Mutante ist *brevifilamentosus*, mit verkürzten Staubfäden (LAMPRECHT 1939). Die Seitenzweige dieser Mutante sind gestaucht, mit kurzen Internodien. Im übrigen ist der Habitus der Pflanzen normal. Die Staubfäden reichen nicht ganz bis zur Hälfte des Pistills hinauf, so daß Selbstung

ausgeschlossen ist. Ab und zu kommt es durch Thrips zu einer Bestäubung. Zuweilen wird in diesen Pflanzen auch ein etwas offenes Gynaeceum angetroffen. Das Genallel *i-brev* ist mit Hinblick auf seine Wirkung zweifellos als artfremd aufzufassen. Es bedingt bei dem obligaten Selbstbefruchter *Pisum* den Blütenbau eines Fremdbestäubers, der für die Pollination auf den Besuch von Insekten angewiesen ist. Rückmutationen zu *i-Brev* sind nicht selten.

Die *laciniata*-Mutante (LAMPRECHT 1945) ist vom Normaltyp stark abweichend. Es gibt nur ein Paar Blättchen, und diese sind tief geschlitzt, mit dem Hauptnerv aus der eingeschnittenen Blattspitze weit vorragend. Die Basis der Blättchen ist trichterförmig. Auch die Stipel haben abweichende Form. Die Infloreszenz ist stark reduziert und gewöhnlich mit nur einer endständigen Knospe. Sehr auffallend verändert ist das Gynaeceum, in dem die Samenanlagen sich zu Pistillen entwickeln. Im übrigen zeigen die *i-lac*-Pflanzen gute Wuchskraft. Einzelne Rückmutationen wurden beobachtet, wodurch es im oberen Teil der Pflanze zur Ausbildung normaler Blüten kommen kann. Hülsen und Samen wurden bisher nicht erhalten, was aber von der übrigen genotypischen Konstitution abhängig sein kann.

Die *aphacoides*-Mutante wurde zuerst von NILSSON-LEISSNER (1924) in Wintererbsen angetroffen. Der ganze Habitus dieser Mutante (s. Abb. 8) ähnelt in hohem Grad einem *Lathyrus aphaca* (s. LAMPRECHT 1959). Die Blättchen sind langschmal, lanzettlich, und die Stipel haben die für *Lathyrus* charakteristische langspitze Dreiecksform mit quer abgeschnittener Basis. Auch die Kelch- und Blumenblätter sind schmal und mehr oder weniger zugespitzt. Das Gynaeceum ist offen und die Samenanlagen wachsen zu pistillähnlichen Gebilden aus. Gegen den Gipfel der Pflanzen tritt häufig Normalisierung der Blüten ein, was auf somatische Rückmutation zurückzuführen ist (Näheres s. l. c.). Gensymbol *i-aph*.

Die *inflorescentia conversa*-Mutante (LAMPRECHT 1958) ist dadurch gekennzeichnet, daß sämtliche Infloreszenzen in mehr oder weniger diminutive Seitenzweige umgewandelt sind. Gensymbol *i-inc*. Die Entwicklung der *i-inc*-Pflanzen ist dieselbe wie die normaler Individuen. Die Ränder der Blättchen sind an der Basis stets trichterförmig miteinander verwachsen. Dies gilt auch für die kleinen Blättchen der diminutiven Seitenzweige. Die Nebenblätter zeigen eine mehr oder weniger auffallende Asymmetrie, so daß das eine oft 2—3 mal so groß sein kann wie das andere. Rückmutation ist häufig, sowohl am Gipfel des Hauptstengels wie an den Enden der *i-inc*-Zweige. An einem Teil der Pflanzen kam es im obersten Teil auch zur Ausbildung von Hülsen und keimfähigen Samen, die in *i-Inc* entweder hetero- oder homozygot waren.

Außer den oben besprochenen sechs Mutanten in interspezifischen Genen sind bisher folgende genanalytisch studiert: *angustifolia*, *breviramosus*, *inflorescentia reducta* (Gen *i-re*), *infundibuliformis*, *sine vexillo*, *stipuloides* und *tripistillum* (s. LAMPRECHT 1959, 1960b.) Weitere wurden beobachtet, konnten aber wegen begrenzter Möglichkeiten genanalytisch nicht untersucht werden. Dasselbe gilt auch für die vielen Zwerg- von denen vielleicht auch einige dieser Gruppe zuzurechnen sein könnten.

Zusammenfassung

1. Es wird eine neue, vollkommen sterile Mutante von *Pisum, microscurculus*, beschrieben. Gekennzeichnet ist diese dadurch, daß in den Blattachsen anstatt Infloreszenzen sehr diminutive Sprosse sitzen.

2. Das Merkmal *microscurculus* spaltet monogen rezessiv aus. Das hierfür verantwortliche Gen ist *Mis*. Es ist möglich, daß es sich bei diesem um ein interspezifisches Gen, *i-Mis*, handelt.



Abb. 8. Die *aphacoides*-Mutante, erhalten nach Röntgenbestrahlung einer *sativum*-Form.

3. Es folgt eine Übersicht über bisher bekannte partiell und vollkommen sterile Typen von *Pisum*. Diese werden folgendermaßen in vier Gruppen zusammengefaßt:

- a) durch die Chromosomenstruktur bedingte partielle Sterilität,
- b) durch Genwirkung verursachte partielle Sterilität,
- c) Fälle mit chromosomal bedingter, vollkommener Sterilität sowie
- d) Fälle mit genisch bedingter, vollkommener Sterilität.

4. Die Bedeutung der übrigen genotypischen Konstitution für den Grad partieller Sterilität sowie das z. T. auftretende Fruktifizieren bei sonst vollkommener Sterilität infolge von Rückmutationen im somatischen Gewebe wird erörtert.

Literatur

1. HAAN, H. DE: Length-factors in *Pisum*. *Genetica* 9, 481—498 (1927). — 2. LAMPRECHT, H.: Ein *unifoliata*-Typus von *Pisum* mit gleichzeitiger Pistilloidie. *Hereditas* 18, 56—64 (1933). — 3. LAMPRECHT, H.: Über Blüten- und Komplex-Mutationen bei *Pisum*. *Z. A. u. Vererbungslehre* 77, 177—185 (1939). — 4. LAMPRECHT, H.: Intra- and interspecific genes. *Agri Hort. Gen.* 3, 45—60 (1945). — 5. LAMPRECHT, H.: Durch Komplexmutation bedingte Sterilität und ihre Vererbung. *Arch. Jul. Klaus-Stiftg. Vererbungsforsch.* 126—141 (1945a). — 6. LAMPRECHT, H.: The inheritance of the slender type of *Phaseolus vulgaris* and some other results. *Agri Hort. Gen.* 5, 72—84 (1947). — 7. LAMPRECHT, H.: The degree of ramification in *Pisum*

caused by polymeric genes. *Agri Hort. Gen.* 8, 1—6 (1950). — 8. LAMPRECHT, H.: Über partielle und Semisterilität, insbesondere bei *Pisum sativum*. *Z. Pflanzenzüchtung* 30, 422—433 (1951). — 9. LAMPRECHT, H.: Zur Kenntnis der Chromosomenstruktur bei *Pisum*. Eine Übersicht und ein neuer Fall, mit chromosomal bedingter Ausspaltung von sterilen Zwergen. *Agri Hort. Gen.* 12, 121—149 (1954). — 10. LAMPRECHT, H.: Über die Wirkung der Gene *Con* und *Co* bei *Pisum* mit einer Übersicht von bisher über die Vererbung der Hülsenform Bekanntem. *Agri Hort. Gen.* 13, 19—36 (1955). — 11. LAMPRECHT, H.: Eine *Pisum*-Mutante mit in diminutive Stammverzweigungen umgewandelten Infloreszenzen und ihre Vererbung. *Agri Hort. Gen.* 16, 112—129 (1958). — 12. LAMPRECHT, H.: Der Artbegriff, seine Entwicklung und experimentelle Klarlegung. *Agri Hort. Gen.* 17, 103—264 (1959). — 13. LAMPRECHT, H.: Zur Wirkung und Koppelung des Gens *Fom* für die Blattform von *Pisum*. *Agri Hort. Gen.* 18, 62—73 (1960). — 14. LAMPRECHT, H.: Zwei bemerkenswerte genbedingte Chimären von *Pisum*.

Agri Hort. Gen. 18, 125—134 (1960a). — 15. LAMPRECHT, H.: Studien zur Manifestation und Koppelung des Sterilität bedingenden Gens *Re* von *Pisum*. *Agri Hort. Gen.* 18, 169—180 (1960b). — 16. LAMPRECHT, H.: Eine neue Testfarbe von *Pisum*-Samen: *salmoneus*. *Agri Hort. Gen.* 19, 213—222 (1961). — 17. LAMPRECHT, H.: Über die verschiedene Struktur von Chromosom V von *Pisum* sowie Allgemeines zum genanalytischen und zytologischen Nachweis verschiedener Strukturtypen. *Agri Hort. Gen.* 19, 245—268 (1961a). — 18. LAMPRECHT, H.: *Pisum fulvum* SIBTH. & SM. Genanalytische Studien zur Artberechtigung. *Agri Hort. Gen.* 19, 269—297 (1961b). — 19. NILSSON-LEISSNER, G.: Über eine aberrante Form von Wintererbsen. *Hereditas* 5, 87—92 (1924). — 20. RASMUSSEN, J.: Genetically changed linkage values in *Pisum*. *Hereditas* 10, 1—152 (1927). — 21. SANSOME, E. R.: Segmental Interchange in *Pisum* II. *Cytologia* 5, 15—30 (1934). — 22. WINTON, D. DE: Further Linkage Work in *Pisum sativum* and *Primula sinensis*. *Verh. V. Int. Kongr. Vererbs.-wiss.* Berlin 2, 1594—1600 (1900).

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung Dornburg/Saale der Friedrich-Schiller-Universität Jena

Versuche zur Anwendung von P^{32} in der Mutationszüchtung bei Sommergerste

III. Die Chlorophyllmutationsrate und das Mutationsspektrum nach P^{32} -Behandlung in verschiedenen Stadien der Ontogenese*

Von E. KEPPLER und W. HENTRICH

Mit 2 Abbildungen

Einleitung

Die Fortschritte der Mutationsforschung haben in der Pflanzenzüchtung ein nachhaltiges Echo gefunden. Neben zahllosen praktischen Mutationsversuchen, die durch die Ergebnisse der klassischen Strahlengenetik angeregt wurden, mehren sich Experimente, in denen die verschiedensten ionisierenden Strahlenquellen und in zunehmendem Maße auch chemische Mutagene verwendet werden.

Verständlicherweise sind die Bemühungen der praktischen Züchtung darauf gerichtet, die einzelnen Verfahren, mit denen Mutationen erzeugt werden können, möglichst sicher zu handhaben. Für die Entwicklung rationeller Methoden interessiert daher die Frage, auf welche Weise eine maximale Zahl Mutationen induziert wie auch erhalten und schließlich erkannt werden kann. In neuester Zeit haben sich im deutschen Schrifttum besonders GAUL (1958) und zuletzt HOFFMANN (1959) zu diesem Thema geäußert.

In diesem Zusammenhang ist es von Interesse, Behandlungen mit Mutagenen zu verschiedenen Stadien der Ontogenese vorzunehmen. Es lassen sich dadurch möglicherweise Phasen erkennen, in denen entweder eine besondere Empfindlichkeit gegen eine Behandlung gegeben ist oder vorzugsweise Mutationen erzeugt werden. In ihren Bestrahlungsversuchen an Maispollen, die in den prämeiotischen Stadien begonnen und bis zur Anthesis fortgesetzt wurden, konnten SINGLETON und CASPAR (1954) eindeutig zwischen einer Periode der stärksten Empfindlichkeit für eine Pollenschädigung und einer Periode der höchsten Mutationsrate unterscheiden. Andererseits

haben NYBOM und GUSTAFSSON (1956) in ihren Versuchen mit einer chronischen γ -Bestrahlung bei Gerste keinen derartig sensiblen Entwicklungsabschnitt ermittelt.

Mit Strahlen, die beim Zerfall radioaktiver Isotope entstehen, kann man auf Pflanzen in jedem Stadium der Ontogenese entweder exogen oder endogen einwirken. Zur endogenen Bestrahlung kommt von allen geeigneten Isotopen dem radioaktiven Phosphorisotop P^{32} eine besondere Bedeutung zu, weil Phosphor ein wichtiger Bestandteil der Chromosomen ist, von der Pflanze leicht in allen Phasen ihrer Entwicklung aufgenommen und besonders in meristematische Gewebe eingebaut wird.

Das Landwirtschaftlich-Chemische Institut der Universität Jena (damaliger Direktor Prof. Dr. G. Michael) und die Institute für Pflanzenzüchtung der Universitäten Halle (damaliger Direktor Prof. Dr. W. Hoffmann) und Jena haben daher in einem Gemeinschaftsversuch dem radioaktiven Phosphorisotop P^{32} besondere Aufmerksamkeit geschenkt und dessen Verwendungsmöglichkeiten unter den oben genannten Aspekten für die Mutationszüchtung bei Sommergerste geprüft. MACHOLD und MARSCHNER (1958) sowie HOFFMANN (1959) haben erste Ergebnisse über die Wirkung relativ hoher P^{32} -Dosen auf das Pflanzenwachstum mitgeteilt. In zwei ausführlichen Arbeiten wurde dann von uns (HENTRICH, 1960a u. b) die Reaktion der Sommergerste auf P^{32} in der Behandlungsgeneration geschildert und die für die einzelnen Stadien der Ontogenese anwendbaren Gaben bekanntgegeben. Die Dosimetrie ist leider nicht leicht zu handhaben, da zwischen applizierter Gabe und effektiver Dosis erhebliche Unterschiede bestehen können, die in erster Linie vom Zeitpunkt der Behandlung bestimmt werden. Da sich die Auf-

* Frau Professor Dr. E. SCHIEMANN zum 80. Geburtstag gewidmet.