

Über einen Fall von Koppelungswechsel und permanenter Strukturheterozygotie bei *Matthiola incana**

Von H. KAPPERT

Mit 2 Abbildungen

Unter den im Laufe meiner Versuche mit der Kulturlevkoje aufgetretenen spontanen Mutationen finden sich zwei charakteristische Habitusänderungen, mut. *compressa* und mut. *deformis*, die beide eine deutliche Koppelung mit dem Merkmal einfache bzw. gefüllte Blüte erkennen lassen. Versuche zur Lokalisation der mutierten Loci hatten zunächst für das *deformis*-Gen eine Austauschhäufigkeit zwischen $S +^{def}/s^{def}$ von etwa 25%, für das *compressa*-Gen aber nur von etwa 6% ergeben (KAPPERT 1936). Spätere Versuche (KAPPERT 1937 u. 1940) deuteten auf eine verschiedene Häufigkeit des Austausches zwischen s und co in Immerspaltern (mit dem im Pollen wirksamen Letalfaktor im S -Chromosom) und in Normalstippen (ohne Letalfaktor) sowie auf einen unterschiedlichen Austausch in den ♀ und ♂ Gonon in den *deform.* spaltenden Familien. Diese Besonderheiten machen zweifellos beide, in verschiedenen Inzuchtlinien der lackblättrigen Sommerlevkoje entstandenen neuen Habitusmutanten interessant. Darüber hinaus schien aber die mut. *compressa* durch ihren niedrigen, buschigen Wuchs, der an den Typ der Tom Thumb-Klasse im *Antirrhinum*-Sortiment erinnert, auch noch ein gewisses gärtnerisches Interesse zu besitzen, so daß der Versuch gemacht wurde, das neue Merkmal aus der glattblättrig weißgelben Stammsippe auch in behaart farbige Sorten einzukreuzen, ein Versuch, der wieder eine überraschende neue genetische Besonderheit der Kulturlevkoje, das Phänomen einer permanenten Strukturheterozygotie und eines „Koppelungswechsels“, aufdeckte.

Für die Einkreuzung des *compressa*-Merkmals in farbige *incana*-Sippen stand eine *let Sco/sco*-Linie zur Verfügung, die aus der ursprünglich zweiwüchsigen Nachkommenschaft der mutierten Stammpflanze $S +^{co}/sco$, mit normal einfachen und *compressa*-gefüllten Individuen, erhalten war. Um auch ohne allzu große Individuenzahlen ein ausreichendes Auslesematerial zu erhalten, wurde die Kreuzung mit einer Linie aus der blauvioletten, behaarten „Riesenbaum“ reziprok durchgeführt und die beiden F_1 miteinander wieder gekreuzt, nach dem Schema:

P (♀ *let Sco/sco* × ♂ *let S +^{co}/s +^{co}*) u. (♀ *let S +^{co}/s +^{co}* × ♂ *let Sco/sco*)

F_1 ♀ *let Sco/s +^{co}* × ♂ *let S +^{co}/sco*

F_2 *let Sco/sco* + $s +^{co}/sco$

(= einfach *compressa* und gefüllt normal).

Alle auf diese Weise erhaltenen einfach blühenden *compressa*-Pflanzen konnten dann als Material für die weitere Auslese herangezogen werden.

Die zuerst im Jahre 1937 herangezogene Spaltungsgeneration aus 19 Kreuzungen von $F_1 \times F_1$ brachte das folgende Ergebnis:

21 $S +^{co}$: 159 Sco : 267 $s +^{co}$: 4 sco
(= einf. norm. : einf. *compr.* : gef. norm. : gef. *compr.*).

Von diesen Phaenotypen repräsentieren die 21 $S +^{co}$ und die 4 sco -Individuen die beiden Austauschklassen. Die Häufigkeit dieses Austausches würde sich unter der Voraussetzung einer gleichen Häufigkeit im ♂ wie im ♀-Geschlecht nach dem folgenden Schema bestimmen lassen:

♀ $Sco/s +^{co}$	♂ $S +^{co}/sco$
$x S +^{co}$	$x s +^{co}$
$1 - x Sco$	$1 - x sco$
$1 - x s +^{co}$	
$x sco$	
	$(1 - x)^2 = \frac{159}{189} = 0,89$
	$x - x^2 = \frac{4}{271} = 0,0148$

Die Berechnung der Austauschhäufigkeit aus der Kategorie der einfach blühenden und der gefüllt blühenden ergab aber stark divergierende Werte. Aus dem Verhältnis der *Sco*-Genotypen zur Gesamtzahl der einfachen $Sco/\Sigma S = \frac{159}{180} = (1 - x)^2$ wurde $x = 6\%$ erhalten, aus der Zahl der gefüllt blühenden *compressa*-Typen zur Gesamtzahl der gefüllten:

$sco/\Sigma s = \frac{4}{271} = 0,0148$ aber $x = 1,5\%$.

Eine zweite Versuchsreihe, in der die F_1 $Sco/s +^{co}$ aus der Kreuzung der *compressa*-Stammform mit einem anderen glattblättrigen normalen Typ hervorgegangen war, brachte mit einer Spaltung: 8 $S +^{co}$: 33 Sco : 57 $s +^{co}$: 3 sco entsprechende Ergebnisse, aus denen sich für die Kategorie der einfachen ein Austauschwert von 10,5%, für die gefüllten aber nur ein Wert von 5,6% ergibt.

Faßt man die Ergebnisse der beiden Kreuzungsserien $F_1 \times F_1 = Sco/s +^{co} \times S +^{co}/sco$ zusammen, so ergibt sich die Spaltungsreihe: 29 $S +^{co}/sco$: 192 Sco/sco : 324 $s +^{co}$: 11 sco , die auf eine Austauschhäufigkeit von 6,8 bzw. von 3,5% schließen läßt, je nachdem der Berechnung die Verhältnisse unter den einfach oder unter den gefüllt blühenden zugrunde gelegt werden.

Diese Diskrepanz in den Austauschwerten ließ die Fortsetzung der Versuche genetisch interessant erscheinen, so daß auch die für das Züchtungsvorhaben: die Schaffung farbiger *compressa*-Levkojen, uninteressanten $S +^{co}$ -Austauschphaenotypen weiter verfolgt wurden.

Der Nachbau der $S +^{co}$ -Austauschpflanzen gab, wie zu erwarten, die verschiedensten Aufspaltungen. Am häufigsten waren die auf einen $Sco/s +^{co}$ -Genotyp deutenden Repulsionsspaltungen, seltener Attraktionsreihen aus $S +^{co}/sco$ -Austauschtypen. Die entsprechenden Spaltungszahlen sind zu folgender Übersicht zusammengestellt:

* Zum achtzigsten Geburtstag von ELISABETH SCHIEMANN,

Vers. Nr.	P Genotyp	Anzahl der Nachkommen-schaften	Spaltung			
			S+ ^{co}	Sc ^o	s+ ^{co}	sco
I	Sc ^o /s+ ^{co}	6	271	21	267	4
II	Sc ^o /s+ ^{co}	9	212	22	277	3
Sa.			483	43	544	7
I	S+ ^{co} /sco	2*	65	2	12	68
II	S+ ^{co} /sco	1*	68	1	7	66
Sa.			133	3	19	134

* mit Wiederholungsanbau je Nachkommenschaft im folgenden Jahr.

Die ungleiche Häufigkeit der Austauschphaenotypen unter den einfach und den gefüllt blühenden Pflanzen zeigt sich hier augenfällig in den Attraktionsreihen. Die betreffenden Werte einmal aus dem Verhältnis $Sc^o : \sum S = x - x^2$, dann aus $sco : \sum s = (1 - x)^2$ berechnet, stellen sich einmal auf 2,26%, einmal auf 6,4%, während in den Repulsionsreihen der Austausch unter den einfachen einen Wert von 9% erreicht.

Derartige Verhältnisse waren früher schon bei der mut. *deformis* beobachtet und als Folge eines ungleichen Austausches in den ♀ und den ♂ Gonen nachgewiesen worden (KAPPERT 1937/1940). Diese ungleiche Austauschhäufigkeit scheint also nicht nur die unmittelbare Umgebung des *deformis*-Locus zu betreffen, sondern eine größere Region des S bzw. s-Chromosoms. Für das *def.*-Gen war seinerzeit eine etwa 1,8fache Austauschhäufigkeit in den ♂ Gonen festgestellt worden.

Bei der Berechnung der verschiedenen Austauschwerte für das *compressa*-Merkmal wurde in folgender Weise verfahren: Wird der Austausch in den ♀ Gonen = x, der in den ♂ = y gesetzt, so müssen die st-Phaenotypen in den Attraktions- und die *Sc*^o-Typen in den Repulsionsreihen im folgenden Verhältnis auftreten:

Attraktionsreihe			Repulsionsreihe		
♂	s+ ^{co}	sco	♂	s+ ^{co}	sco
	y	1-y		1-y	y
♀ 1-x	x S+ ^{co}		x	S+ ^{co}	
	x Sc ^o		1-x	Sc ^o	
					y (1-x)
	x s+ ^{co}	x - x y	1-x	s+ ^{co}	
1-x	sco	y - x y		sco	

Aus den Gleichungen

$$s+^{co}/\sum s (\text{Attr.}) = \frac{19}{153} = 0,1242 = x + y (1 - x)$$

$$Sc^o/\sum S (\text{Rep.}) = \frac{43}{526} = 0,0811 = y (1 - x)$$

ergibt sich durch Subtraktion ein Austauschwert $x = 0,0431$ und durch Substitution $y = 0,0846$. Auf Grund der so erhaltenen Werte hätten die Spaltungen folgende Phaenotypenverteilungen geben müssen:

Attr. Reihe: 130,7 S+^{co} : 5,3 Sc^o : 19 s+^{co} : 134 sco
(gefd.133 : 3 : 19 : 134)

Rep. Reihe: 483,0 S+^{co} : 43 Sc^o : 549,0 s+^{co} : 2,0 sco
(gef.483 : 43 : 544 : 7)

Die gute Übereinstimmung zwischen Befund u. Erwartung in den unterstrichenen Zahlen läßt den Schluß zu, daß auch das *compressa*-Gen ebenso wie

das früher untersuchte *deformis*-Gen in den ♂ Gonen fast doppelt so häufig ausgetauscht wird wie in den weiblichen. Diese Austauscherrhöhung ist aber keineswegs, wie ursprünglich angenommen, eine vom *deformis*-Locus ausgehende Wirkung, sondern offenbar Eigentümlichkeit einer ausgedehnten Region, wenn nicht des ganzen S- bzw. s-Chromosoms.

Mit diesen Ergebnissen finden die Folgerungen aus den früheren Versuchen eine Bestätigung und Erweiterung. Etwas völlig Neues ergibt sich aber aus dem Verhalten von vier weiteren S+^{co}-Nachkommenschaften der ursprünglichen Spaltungsgeneration aus (*glattblättrig compressa* × *behaart normal*) × (*behaart normal* × *glattbl. compr.*), die folgende Spaltungen zeigten:

Pfl. Nr.	S+ ^{co} :	Sc ^o :	s+ ^{co}	sco
K 194 i 12	39	7	52	12
m 5	9	2	24	7
v 8	60	18	17	13
x 9	12	3	15	12
Sa.	120	30	108	44
= 150 S : 152 s 228 + : 74 co				

Ein Wiederholungsversuch mit Restsaatgut derselben Pflanzen gab ein Verhältnis von

$$98 S+^{co} : 35 Sc^o : 88 s+^{co} : 23 sco \\ = 133 S : 111 s \\ 186 +^{co} : 58 co.$$

Einer typischen 1:1-Spaltung in bezug auf das Merkmal einfach : gefüllt steht also eine reguläre Spaltung des Habitusmerkmals normal : *compressa* gegenüber. Das ist aber nur bei einer unabhängigen Spaltung der beiden Merkmale möglich.

Auch die Nachkommen heterozygotischer Einzelpflanzen aus diesen frei spaltenden Familien zeigten wieder diese freie Spaltung, jetzt allerdings mit einem deutlichen Rezessivendefizit. Im einzelnen wurden erhalten

Herkunfts Nr.	S+ ^{co} :	Sc ^o :	s+ ^{co} :	sco
194 i 12 (5 Epfl.)	85	24	111	23
m 5 (7 Epfl.)	84	15	116	33
169 : 39 : 227 : 56 = 208 S : 283 s 396 + ^{co} : 95 co				

Vier der im Nachbau geprüften Pflanzen hatten durch Austausch den Letalfaktor verloren und gaben infolgedessen eine 3:1-Spaltung mit einem Überschuß an gefüllt blühenden Nachkommen. Das Ergebnis war: 63 S+^{co} : 14 Sc^o : 22 s+^{co} : 9 sco gegenüber 60,7 S+^{co} : 16,4 Sc^o : 24,4 s+^{co} : 3,7 sco, die unter Berücksichtigung des Überschusses an gefüllten Individuen zu erwarten wären.

Eine weitere Bestätigung für das Vorliegen einer freien Spaltung bringen die Rückkreuzungsergebnisse heterozygotischer Individuen mit der *compressa*-Ausgangssippe, die auf ein Keimzellverhältnis von 1:1:1:1 schließen lassen. Die gefundene Phaenotypenverteilung war hier:

Nachk.-Nr.	Anzahl	Spaltung				Sa.
		<i>S+^{co}</i>	<i>Sc^o</i>	<i>s+^{co}</i>	<i>sco</i>	
194 i 12 × <i>co</i>	2	20	10	14	15	59
m 5 × <i>co</i>	4	32	25	26	32	115
x 9 × <i>co</i>	5	15	21	18	29	83
		67	56	58	76	257
	ideal:	64.25	64.25	64.25	64.25	

Ein derartiger Wechsel von Koppelung und freier Spaltung konnte in Kreuzungen der *compressa*-Sippe 3.36 noch wiederholt beobachtet werden. So brachte z. B. die F₂ aus einer Sippe 813 mit einem anderen gonischen Letalfaktor *let'* (vgl. KAPPERT 1937) und der *compressa*-Sippe 3.36 = *S W let'+^{co}* × *s w + co* 18 Nachkommenschaften mit deutlicher Koppelung zwischen *S* und *co*, und zwar: 424 *S+^{co}* : 58 *Sc^o* : 37 *s+^{co}* : 392 *sco*. Demgegenüber zeigte aber eine Nachkommenschaft ein abweichendes Spaltungsverhalten mit 38 *S+^{co}* : 12 *Sc^o* : 14 *s+^{co}* : 3 *sco*, also offensichtlich eine freie Spaltung, die in der Folgegeneration durch fünf Nachkommenschaften normaler Heterozygoten mit einem Verhältnis von 65 *S+^{co}* : 20 *Sc^o* : 23 *s+^{co}* : 9 *sco* bestätigt wurde.

Die ursprüngliche, immerhin doch ziemlich feste Koppelung zwischen dem Allelenpaar für die Blütenform und den Habitusallelen ist also bei einem Teil der geprüften Austauschpflanzen aufgehoben.

Den ersten Fall solcher Art fand bereits 1913 HAMMARLUND bei *Pisum*. Hier zeigten sich die sonst frei spaltenden Blütenfarbgene farblich-weiß in bestimmten Linien mit den die Hülsenfarbe: grün bzw. gelb bestimmenden Genen gekoppelt. Als Ursache dieses Phaenomens eines „Koppelungswechsels“ konnte später HAKANSSON (1929) eine Translokation zwischen dem die Blütenfarbgene übertragenden Chromosom und dem Chromosom mit dem Gen für Hülsenfarbe nachweisen.

Die Verhältnisse bei *Matthiola* sind aber gegenüber dem Erbsenfall noch komplizierterer Natur. Während nämlich bei der Erbse eine Kreuzung zwischen frei spaltenden und gekoppelten Sippen Bastarde gab, deren Nachkommen Koppelung zwischen Blüten und Hülsenfarben mit Spaltung in gekoppelt und frei in der Folgegeneration zeigten, brachte die Kreuzung frei spaltender Typen mit der homozygoten Stammsippe, die das *compressa*-Gen sonst gekoppelt mit dem Blütenformen weitergab, frei spaltende Nachkommenschaften, wie aus den folgenden Zahlen hervorgeht:

		<i>S+^{co}</i>	<i>Sc^o</i>	<i>s+^{co}</i>	<i>sco</i>
K 693 = F ₂	(194 i ₁₂ × 336)	127	27	160	50
K 697 = F ₂	(194 m ₅ × 336)	281	61	275	77
K 700 = F ₂	(194 x ₉ × 336)	147	39	145	55
	Sa.	555	127	586	182
		682		702	
	statt	536	146	597	165
	entsprechend dem Verhältnis	<i>+^{co}</i> : <i>co</i> = 1135 : 309			

Das Defizit an einfach *compressa*-Individuen dürfte zum guten Teil auf eine subvitale Wirkung dieser Kombination zurückzuführen sein. In Spaltungsreihen, in denen kein Letalfaktor vorhanden war, wurde auch eine bessere Übereinstimmung zwischen

Befund und Erwartung festgestellt. Hier war das Spaltungsverhältnis

$$385 S+^{co} : 117 Sc^o : 135 s+^{co} : 32 sco$$

$$\text{statt } 390 S+^{co} : 112 Sc^o : 130 s+^{co} : 37.2 sco.$$

Aus einer Kombination gekoppelt × frei wurden im Gegensatz dazu in der Kreuzung 3.38 × 194 i Bastarde erhalten, deren Nachkommen wieder eine deutliche Koppelung zeigten mit einem Verhältnis von 104 *S+^{co}* : 8 *Sc^o* : 37 *s+^{co}* : 77 *sco*.

Dieses unterschiedliche Verhalten in den Kreuzungen frei × gekoppelt und gekoppelt × frei legte es nahe, die Ursache in einer Verschiedenheit des S-Chromosoms zu suchen, das in den Kulturrassen infolge des in ihm lokalisierten gonischen Letalfaktors nur durch die Eizellen weitergegeben werden kann. In den frei spaltenden Sippen muß dann offenbar die Region, die den Locus des *compressa*-Gens enthält, durch eine Translokation an ein anderes Chromosom abgegeben worden sein. Eine solche Translokation kann aber ebenso das S- wie das s-Chromosom betreffen, so daß die in der schematischen Zeichnung (Abb. 1) wiedergegebenen Paarungskonfigurationen zwischen den unveränderten und den Translokationschromosomen möglich werden.

Aus der Kombination (frei spaltend × *compressa* 3.36) = frei spaltend muß geschlossen werden, daß

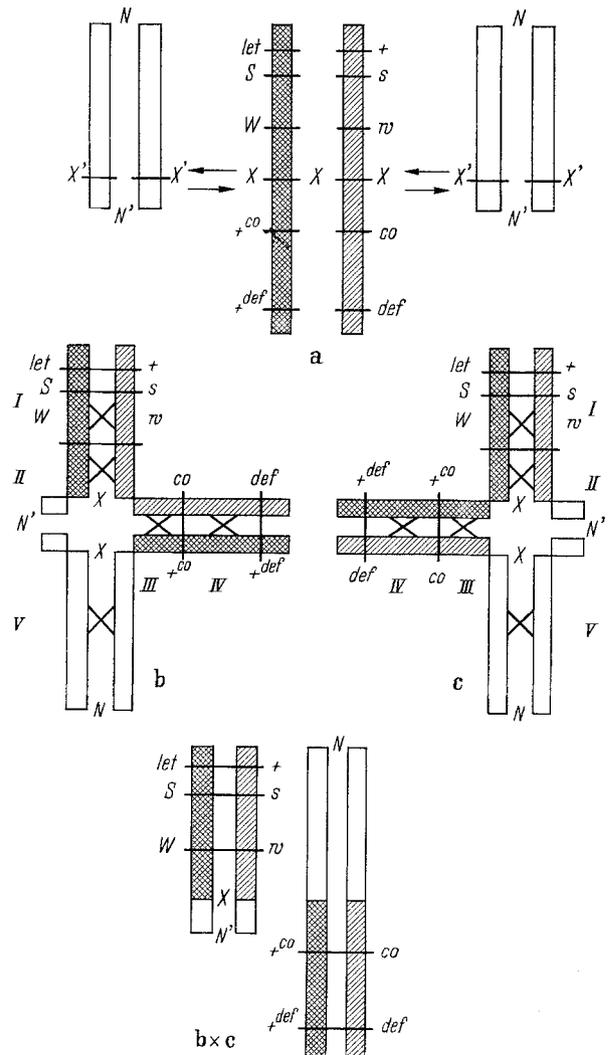


Abb. 1. Die Entstehung strukturheterozygotischer und frei spaltender Typen durch reziproke Translokationen.

das s-Chromosom von 3,36 keinen *compressa*-Locus enthält, während das S-Chromosom den *compressa*-Locus offenbar noch besitzen muß, da 3,36 als ♀ Kreuzungselter mit den frei spaltenden Genotypen aus K 194, wie erwähnt, Nachkommenschaften mit Koppelung brachte.

Wie aus der nachstehenden Ableitung zu ersehen ist, können aus der Kreuzung 3,36 × 906 zwei verschiedene F₁-Genotypen hervorgehen, je nachdem, ob die mütterliche Keimzelle durch einen Austausch in der Region I oder II entstand oder nicht. Der auf einen Austausch in 3,36 zurückgehende F₁-Bastard erhält dann zwei Translokationschromosomen N'-S⁻ und co-N (s. II der Ableitung oben)*. Entsprechende N'-s und co-N entstehen durch Austausch aus dem reziproken Bastard 906 × 3,36 (vgl. I a der Abt. unten).

$$\begin{array}{c}
 \boxed{3,36} \\
 \frac{S^- \quad co \quad N \quad N'}{N' \quad s \quad co \quad N} \\
 \text{Gameten nach Austausch (Reg. I u. II)} \\
 \frac{s \quad co \quad N \quad N'}{N' \quad S^- \quad co \quad N}
 \end{array}$$

$$\begin{array}{c}
 \boxed{3,36 \times 906} \\
 \frac{S^- \quad co \quad N \quad N'}{s \quad +^{co} \quad N \quad N'} \\
 \text{Gameten nach Austausch} \\
 \frac{S^- +^{co} \quad N \quad N'}{s \quad co \quad N \quad N'}
 \end{array}$$

$$\begin{array}{c}
 \text{II} \\
 \frac{N' \quad S^- \quad co \quad N}{s \quad +^{co} \quad N \quad N'} \\
 \text{Gameten nach Austausch} \\
 \text{a} \quad \frac{N' \quad s \quad co \quad N}{S^- +^{co} \quad N \quad N'} \quad (\text{Reg. I u. II}) \\
 \text{b} \quad \frac{N' \quad S^- \quad +^{co} \quad N}{s \quad co \quad N \quad N'} \quad (\text{Reg. III})
 \end{array}$$

$$\begin{array}{c}
 \boxed{906} \\
 \frac{S^- +^{co} \quad N \quad N'}{s \quad +^{co} \quad N \quad N'}
 \end{array}$$

$$\begin{array}{c}
 \boxed{906 \times 3,36} \\
 \frac{S^- +^{co} \quad N \quad N'}{N' \quad s \quad co \quad N} \\
 \text{Gameten nach Austausch (Reg. III)} \\
 \text{a} \quad \frac{S^- \quad co \quad N \quad N'}{N' \quad s \quad +^{co} \quad N}
 \end{array}$$

$$\begin{array}{c}
 \text{II} \\
 \frac{S^- +^{co} \quad N \quad N'}{s \quad co \quad N \quad N'} \\
 \text{Gameten nach Austausch (Reg. III)} \\
 \frac{S^- \quad co \quad N \quad N'}{s \quad +^{co} \quad N \quad N'}
 \end{array}$$

*) Das Minuszeichen symbolisiert den Letalfaktor.

Ein Überblick über die Ergebnisse aller möglichen Keimzellkombinationen läßt sich am besten an Hand eines Schachbrettschemas gewinnen, bei dem die s-Keimzellen von 3,36 × 906 unberücksichtigt bleiben können, da der Genotypus der gefüllten Phaenotypen wegen ihrer völligen Sterilität nicht bestimmt werden kann.

Die Ergebnisse der möglichen Zellkombinationen aus der Kreuzung ♀ (3,36 × 906) × ♂ (906 × 3,36)

♂ (906 × 3,36)	$\frac{s N'}{co N}$	$\frac{s N'}{+^{co} N}$	$\frac{sco}{N N'}$	$\frac{s +^{co}}{N N'}$
♀ (3,36 × 906)				
<i>Sco</i> /NN'	<i>Sco</i> (∞)	S+ ^{co} (R)	<i>Sco</i> (∞)	S+ ^{co} (R)
S+ ^{co} /NN'	S+ ^{co} (A)	S+ ^{co} (∞)	S+ ^{co} (A)	S+ ^{co} (∞)
SN'/coN	<i>Sco</i> (∞)	S+ ^{co} (frei)	<i>Sco</i> (∞)	S+ ^{co} (R)
SN'/+ ^{co} N	S+ ^{co} (frei)	S+ ^{co} (∞)	S+ ^{co} (A)	S+ ^{co} (∞)

∞ = Nachkommenschaft nicht spaltend, A = Attraktions-, R = Repulsionskoppelung, frei = freispaltende Nachkommenschaft

Alle diese Typen konnten unter den Nachkommen der Kreuzung (3,36 × 906) × (906 × 3,36) tatsächlich nachgewiesen werden. Die frei spaltenden Genotypen sind mit den Pflanzen 194 i, x, v vertreten.

Die Kreuzung eines Genotypus $\frac{let SN'}{s N'} \frac{co N}{+^{co} N}$ mit der *compressa*-Ausgangssippe 3,36 ließe, wie tatsächlich beobachtet, aus frei × gekoppelt neben *compressa*-Typen normalwüchsige Austauschpflanzen entstehen, die wiederum frei spalten müßten. Umgekehrt könnten aber aus einer Koppelungssippe $\frac{let S +}{s co}$ nach

Kreuzung mit dem frei spaltenden Genotyp $\frac{let SN'}{co N} \frac{co N}{co N}$ nur solche normalwüchsige Individuen erhalten werden, deren Nachkommen wieder die Koppelung zwischen Habitus und Blütenfüllung zeigen würden, wie z. B. in der Kreuzung K 878 = 3,38 × 194 i = gekoppelt × frei festzustellen war.

Das Ergebnis frei × gekoppelt = frei, und gekoppelt × frei = gekoppelt, ist aber, wie sich auf Grund der in der Abb. 1 wiedergegebenen möglichen Chromosomenkonfigurationen ergibt, keineswegs das allein mögliche. Besitzt nämlich das Pollenelter ein *sco*-Chromosom wie in dem Falle a oder b der Abb. 1, so muß auch die Kombination frei spaltend = $\frac{let SN'}{s N'}$

$\frac{+^{co} N}{co N}$ (Abb. 1b × c) mit gekoppelt = $\frac{let S +^{co} NN'}{sco NN'}$ (Abb. 1a) oder $\frac{let SN'}{sco} \frac{+^{co} N}{NN'}$ (Abb. 1b) normale Kreuzungsindividuen mit Koppelung in der Nachkommenschaft bringen.

Umgekehrt muß auch die Kombination gekoppelt × frei eine frei spaltende Nachkommenschaft ergeben, wenn die als Mutter benutzte Sippe die in Abb. 1b wiedergegebene Chromosomen-Konfiguration aufweist. Der aus einer solchen Verbindung hervorgegangene Bastard erhält ja dann zu den *let S N'* und *co N*-Chromosomen der Mutter *s N'*- und *+^{co}N*-Chromosomen des Vaters. Beide Fälle waren in der Tat in späteren Versuchen nachzuweisen. So gab z. B. einerseits die Kreuzung frei × gekoppelt aus 194 × 838 = K 858 in der F₂ folgendes Spaltungsverhältnis: 201 *St* : 26 *Sco* : 293 *st* : 7 *sco*. Die erhaltenen Zahlen lassen eindeutig eine

Repulsionskoppelung erkennen. Umgekehrt brachte eine Kreuzung $176 \times 5.18 = K 926$, ebenfalls = gekoppelt \times frei Bastarde mit freier Spaltung in der Nachkommenschaft.

Von Interesse wäre es nun, das an der Translokation beteiligte Chromosom genetisch zu identifizieren. Ein solcher Versuch stößt aber auf erhebliche Schwierigkeiten, da die zwischen x , und N liegenden Gene bei Kreuzungen des frei spaltenden Genotyps mit einem der Koppelungstypen nur in der Kombination:

let S — N' N — co (aus Typ b der Abb.)

mit: *s — N' N — co* (aus Typ c)

eine von S bzw. s unabhängige Spaltung zeigen. Eine genetische Identifizierung des an der Translokation beteiligten $N — N'$ -Chromosoms wäre in dem Fall einer Kreuzung gekoppelt: *let S — co* u. $N — N'$ (Typ a der Abb. 1) mit frei spaltend (Typ b \times c der Abb. 1) und reziprok auch noch möglich, wenn in dieser Kombination unabhängig spaltende Gene der Koppelungssippe a in der Bastardnachkommenschaft

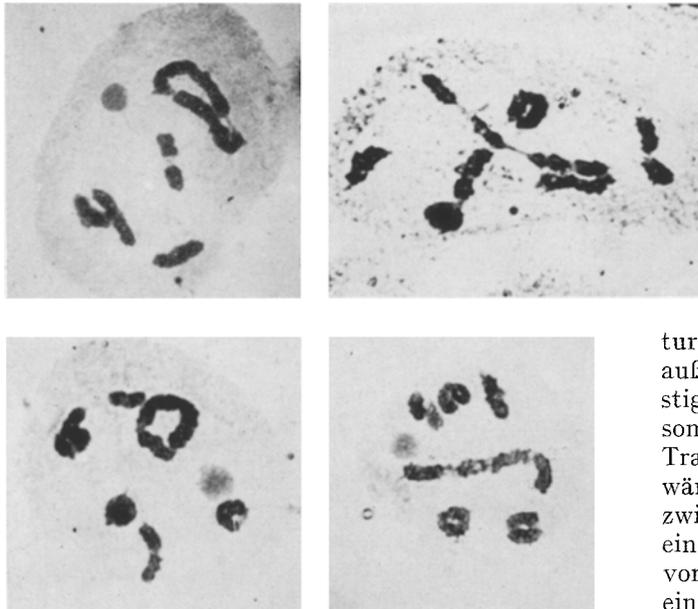


Abb. 2. Vierer- u. Sechserkonfigurationen der Chromosomen in der Meiosis der Bastarde frei \times gekoppelt = gekoppelt.

Koppelung mit S bzw. s zeigen würden. Die bisher angestellten Versuche gaben aber in dieser Hinsicht noch keinerlei Hinweise.

Die auf Grund der experimentellen Ergebnisse erschlossene Strukturheterozygotie der in die Versuche einbezogenen Levkojensippen findet in den cytologischen Verhältnissen eine Bestätigung. Nach Untersuchungen der Meiosis in den Pollenmutterzellen durch Dr. Wilhelmine SIEBS konnten in gewissen Koppelungssippen tatsächlich Multivalente, und zwar Vierer- und Sechserverbände — Ringe oder Ketten — nachgewiesen werden (vgl. Abb. 2). Die frei spaltenden Typen, von denen Pflanzen der Nachkommenschaft 194 i untersucht wurden, wiesen nur Bivalente auf. Unter den Koppelungstypen besaß auch die untersuchte Pflanze von 3.38 nur Bivalente, müßte demnach in ihrer Chromosomenkonstitution dem in Abb. 1a dargestellten Typus entsprechen. Auch die untersuchten beiden Pflanzen von 3.36

wiesen keine Multivalenten auf, ein Befund, der mit der Deutung der experimentellen Resultate allerdings nicht übereinstimmt. In Übereinstimmung mit den experimentellen Befunden steht aber wieder der Nachweis von Ringen u. Ketten in allen Bastarden aus frei \times gekoppelt, die in ihrer Nachkommenschaft Koppelung zeigten, während die Kombinationen: frei \times gekoppelt = frei Bastarde mit Bivalentenbildung ergaben. Da in allen Fällen ein auffallender Bindungsausfall festzustellen war, wäre das abweichende Verhalten der untersuchten 3.36 vielleicht so zu erklären, daß hier der Viererring nach Terminalisation der Chiasmen in Bivalente zerfallen wäre. Eine weitere Möglichkeit wäre aber die, daß die in der Kreuzung mit 906 aufgetretenen frei spaltenden Pflanzen auf Ausnahmetypen der Sippe 3.36 zurückgingen.

Die Tatsache, daß in den Verbindungen frei \times gekoppelt neben Vierer- auch Sechserkonfigurationen festgestellt wurden, zeigt, daß noch ein weiteres Chromosom an der Translokation beteiligt ist. Da neben Zellen mit Sechserverbänden in derselben

Pflanze stets auch Zellen mit Quadrivalenten gefunden wurden, liegt diese doppelte Translokation möglicherweise in allen Kombinationen mit dem Ergebnis frei \times gekoppelt = gekoppelt vor, so daß die Viererverbände erst durch Bindungsausfall aus Sechserkonfigurationen hervorgingen. Ein solches Verhalten würde die Schwierigkeit einer Identifizierung der beteiligten Chromosomen auf experimentellem Wege weiter vergrößern.

Die experimentell erschlossene und durch cytologische Untersuchungen bestätigte Strukturheterozygotie in Kultursippen von *Matthiola* läßt außer dem beobachteten Koppelungswechsel auch sonstige Besonderheiten im Verhalten der im S -Chromosom lokalisierten Gene verständlich erscheinen. Da Translokationen anscheinend häufiger vorkommen, wäre es nicht erstaunlich, wenn dem Stückaustausch zwischen den beteiligten Chromosomen nicht immer ein Bruch an der gleichen Stelle des S -Chromosoms vorausginge. Dadurch könnte ein bestimmter Locus einmal in die nächste Nähe der „Nahtstelle“ geraten, ein anderes Mal in einem größeren Abstand davon entfernt liegen, was für die Austauschhäufigkeit dieses Locus wohl nicht ohne Bedeutung wäre. Eine solche ungleiche Austauschhäufigkeit wurde zuerst für die Gene $S W/s w$ festgestellt (KAPPERT 1937). In einer Sippe (3.18) war dieser ganz auffallend niedrig, in anderen (58) besonders hoch. Kreuzungen zwischen Sippen mit verschiedener Austauschhäufigkeit zeigten eine mütterliche Vererbung, was durchaus in der Struktur des S -Chromosoms begründet sein könnte.

Schwankungen der berechneten Austauschwerte von $< 6\%$ bis $> 10\%$ verhindern auch die eindeutige Bestimmung der Loci, besonders des *compressa*- und des dominierenden Aufhellungsfaktors. Versuche, die Reihenfolge der Gene S , H und co aus dem Fehlen derjenigen Kombinationen zu erschließen, die bei einer angenommenen Reihenfolge nur durch doppelten Austausch zustande kommen können, schlugen fehl, da zwei verschiedene Versuchsreihen entgegengesetzte Resultate gaben. In Strukturheterozygoten könnten aber zwei verschiedene Gene die gleiche

Austauschfrequenz zeigen, auch ohne daß ihre Loci in nächster Nähe lägen. Würden z. B. die Allele *H* bzw. *h* ihre Lage zwischen der Nahtstelle und dem *N* der Strukturheterozygoten *b* (Abb. 1) haben, so würden sie Koppelung mit *S* bzw. *s* zeigen und könnten dann natürlich auch mit der gleichen Häufigkeit ausgetauscht werden wie ein im *s*-Chromosom selbst gelegenes Gen. Das bisher vorliegende Material gestattet aber noch keine Entscheidung darüber, ob in diesem und anderen Fällen Schwierigkeiten bei der Genlokalisierung tatsächlich auf den besonderen durch eine Strukturheterozygotie bedingten Verhältnissen beruhen. Bei künftigen Untersuchungen wird auf die Möglichkeit aber geachtet werden müssen.

Zusammenfassung der Ergebnisse

Die mitgeteilten genetischen Versuche mit einer Habitusmutante „*compressa*“ deuten ebenso wie frühere Untersuchungen mit der Mutation „*deformis*“ auf eine ungleiche Austauschhäufigkeit in den ♂ und ♀-Gonen, und zwar ist der Austausch in den ♂-Gonen mehr als $1\frac{1}{2}$ mal so häufig wie in den ♀.

Die für praktische Zuchtziele hergestellte Spaltungsgeneration aus der Kreuzung ♀ (*co* × *no*) × ♂ (*no* × *co*) ergab einfachblühende normale Austauschindividuen, von denen einzelne in ihrer Nachkommenschaft freie Spaltung zeigten.

Für die Erklärung dieses Koppelungswechsels und das Verhalten der Eigentümlichkeit: freie Spaltung und Koppelung in Kreuzungen, wird eine Strukturheterozygotie, die durch Translokation des *S*- bzw. *s*-Chromosoms mit einem anderen zustandekam, angenommen. Durch den im *S*-Chromosom lokalisierten gonischen Letalfaktor wird, ähnlich wie bei *Oenothera*, diese Strukturheterozygotie konstant aufrechterhalten.

Die experimentell erschlossene Strukturheterozygotie wird durch die cytologischen Befunde bestätigt.

Durch die nachgewiesene Strukturheterozygotie lassen sich auch wahrscheinlich andere Besonderheiten in der Genetik der Levkojen, z. B. Schwierigkeiten in der Bestimmung der Reihenfolge gewisser Gene und stark differierende Austauschwerte erklären.

Literatur

1. HAKANSSON: Chromosomenringe in *Pisum* und ihre mutmaßliche genetische Bedeutung. *Hereditas* 12, 1 (1929). — 2. HAMMARLUND: Über einen Fall von Koppelung und freier Kombination bei Erbsen. *Hereditas* 4, 235 (1913). — 3. KAPPERT, H.: Spontane Mutationen. Der Züchter 8, 117 (1936). — Die Genetik der immerspaltenden Levkojen. *Zeitschr. f. Indukt. Abstg.- u. Vererbungslehre* 73, 233 (1937) — Austauschbesonderheiten im *S*-Chromosom der immerspaltenden Levkojen. ebd. 78, 373 (1940).

Graminearum Species nova et Genus novum

Zur Kenntnis einiger südafrikanischer Gramineen*

Von H. G. SCHWEICKERDT

Mit 1 Abbildung

Tribus ERAGROSTEAЕ (sensu lato)

Heterocarpha schiemaniana H. G. Schweickerdt; species nova, affinis *H. haareri* Stapf et C. E. Hubbard, a qua ligula fere 0.5 mm longa membranacea sed pilis munita, panícula fortius composita, spiculis multo minoribus angustioribusque, lemmatibus 5—7-nerviis glabrisque, antheris multo minoribus, paleis infra medium valde gibbosis, bene distincta.

Gramen perenne, stoloniferum, laxe tegetiforme. Stolones plus minusve arcuati, multinodes, leves, e nodis radicales et ibi innovationum et culmorum caespites efficientes; internodia usque ad 14 cm longa sed saepe multo breviora, striata, plus minusve teretia, glabra; nodi cataphyllis stramineis striatisque praediti; e nodis innovationes et culmi intravaginales fere 3. Culmi usque ad 40 cm alti sed saepe minores, erecti vel leviter adscendentes, plurinodes, interdum e nodis ramosi, ramis ultimis spicigeris; internodia exserta vel inclusa, striata, glabra, juxta inflorescentiam 2—3, et supra culmi basin 2—3, valde contracta, utrobique folia pseudofasciculata. Foliorum vaginæ striatae, glabrae vel pilis patentibus e tuberculis ortis sparse pilosae; ligula fere 0.5 mm longae, brevissime membranaceae sed ciliatae; laminae lanceolatae vel anguste lanceolatae, 1.2—10 cm longae et usque ad 7 mm latae, planae, virides, glabrae, bene nervatae, apice acute, basi contractae vel

rotundatae, marginibus scaberulis, inferne pilis e tuberculis ortis sparse hirsutae. Paniculae usque ad 20 cm longae sed saepe multo minores, plus minusve exsertae vel interdum pro parte inclusae, e racemis compositae; axis primarius striatus, sursum angulatus scaberulusque, juxta nodos pilosus et interdum bracteatus; racemi erecti vel demum patentes, conspicue secundi, infimi longepedunu clati et ad 13 cm longi, superiores subsessiles approximati vel congesti, multo breviores et fere 1—3 cm longi, densissime spiculati; rhachis striata et minute scaberula, sinuosa, ad basim pilosa, et ibi interdum squama 2 mm longa suffulta. Spiculae secundae, subsessiles, plerumque contiguae, pallide virides, maturitate stramineae, oblongae, lateraliter compressae, 4—7 mm longae; pedicelli brevissimi; rhachilla supra glumas et inter anthoecia disarticulans, internodiis angulatis minute puberulis, superne leviter incrassatis. Anthoecia 3—10, ♂ vel summum sterile et redactum. Glumae acutae, carinatae, carinis minute scaberulis; spicularum terminalium glumae subaequales et similes, spicularum ceterarum autem saepe inaequales et nonnihil dissimiles; gluma inferior spicularum lateralium lanceolata, 1—4-nervis, submembranacea, plerumque asymmetrica, uno latere plerumque auriculata et enervis, auriculo rotundato vel lobato rhachin versus spectante, fere 2—3 mm longa; spicularum terminalium gluma inferior lanceolata, 1—4-nervis, 1.5—5.25 mm longa, marginibus membranaceis excepta subrigida; omnium spicularum

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