

Aus dem Institut für Kulturpflanzenforschung der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin,  
Gatersleben, Kr. Aschersleben

## Ein Fall geninduzierter Mutationen des Plasmotypus bei Gerste\*

Von RUDOLF HAGEMANN und FRIEDRICH SCHOLZ

Mit 2 Abbildungen

Im Verlaufe der durch STUBBE und BANDLOW (1947) eingeleiteten Mutationsversuche mit Kulturgerste wurde in Gatersleben ein umfangreiches Mutantensortiment aufgebaut. Bei den Versuchen traten auch einige nacktkörnige Mutanten auf. Eine davon, Mut. 4129 (wegen der Bezeichnung der Mutanten vgl. SCHOLZ und LEHMANN 1958), wurde nach Röntgenbestrahlung von Samen der Sommergerstensorte 'Haisa', *Hordeum vulgare* L. s. l. convar. *distichon* (L.) Alef. var. *nutans* (Rode) Alef., im Jahre 1948 aus der  $X_2$ -Generation ausgelesen (BANDLOW 1951). Sie unterscheidet sich von der Ausgangssorte durch das Gen *nudoides* (*n*) (SCHOLZ 1955). Saatgut dieser Mutantenlinie wurde 1951 erneut bestrahlt (vgl. SCHOLZ 1957). In der  $X_2$ -Generation des Jahres 1952 wurde u. a. eine grün-weiß gestreifte Mutante aufgefunden. Aus ihr ging die Linie Mut. 4205 hervor, über deren genetische Untersuchung im folgenden berichtet wird.

### Die Mutantenlinie

Mut. 4205 besteht nach dem Aufgang der Saat zunächst aus drei Gruppen von Pflanzen: rein grünen, grün-weiß gestreiften und rein weißen Keimpflanzen (z. B. 1960: 6 grüne, 37 gestreifte, 23 weiße; 1961: 4 grüne, 54 gestreifte, 33 weiße). Die Mutantenlinie



Abb. 1. Junge Pflanze von Mut. 4205 mit grünen, gestreiften und rein weißen Blättern bzw. Bestockungstrieben.

wird erhalten, indem von den Pflanzen gemeinsam geerntet wird.

Die weißen Keimpflanzen der Mutantenlinie gehen bald an Nahrungsmangel zugrunde. Die im Keimlingsstadium grünen Pflanzen bleiben meistens rein grün, an einigen entstehen jedoch im Verlaufe der

Vegetationsperiode weiße Streifen. Die grün-weiß gestreiften Keimpflanzen wachsen heran zu Pflanzen mit einer alle oberirdischen Pflanzenteile umfassenden Streifung von verschiedenstem Ausmaß: Es kommen Pflanzen vor, die neben rein grünen oder gestreiften Ähren auch rein weiße Ähren (und Halme) bilden (Abb. 1). Es finden sich aber auch Formen, die zwar nach dem Aufgang gestreift sind, später aber nur noch rein grüne Blätter, Halme und Ähren bilden. Dazwischen gibt es alle möglichen Intensitätsgrade der Streifung (Abb. 2). Weiße Sektoren bleiben weiß. Im Laufe des Wachstums der Pflanzen werden die weißen Pflanzenteile aber sehr oft von den grünen Teilen verdrängt bzw. überwachsen. Deshalb nimmt ganz allgemein an den gestreiften Pflanzen das Ausmaß der Streifung im Laufe der Vegetationsperiode ab.

Einblick in die genetischen Grundlagen dieser Grün-Weiß-Streifung bzw. Sektorenbildung wurde erhalten durch die Analyse von Nachkommenschaften einzelner Pflanzen oder einzelner Ähren und durch die Auswertung der Nachkommenschaften von reziproken Kreuzungen zwischen Pflanzen der ursprünglichen Ausgangssorte 'Haisa' und Pflanzen der Mutantenlinie (grüne, gestreifte oder weiße Ähre). Der Merkmalsunterschied bespelzt/nackt (*N/n*) blieb dabei als unwesentlich außer Betracht.

Die Pflanzen wurden im Laufe der Vegetationsperiode mehrmals in regelmäßigen Abständen bonitiert, das erste Mal ungefähr eine Woche nach Aufgang der Saat. Diejenigen Pflanzen wurden als grün bezeichnet, an denen bei keiner der Bonituren weiße Streifen festgestellt werden konnten.

### Die Einzelpflanzen- und Einzelähren-Nachkommenschaften

In den Jahren 1959, 1960 und 1961 wurden zahlreiche Nachkommenschaften von Einzelpflanzen bzw. von verschiedenen Ähren (grün, gestreift, weiß) geprüft. Die Ergebnisse sind in den Tabellen 1, 2 und 3 zusammengestellt. Daraus ergibt sich:

Die grünen Pflanzen der Mutantenlinie geben niemals nur grüne Nachkommen. Ihre Nachkommenschaften bestehen vielmehr in der Regel aus grünen, gestreiften und weißen Pflanzen. Am häufigsten sind dabei die gestreiften Pflanzen. In geringerem Prozentsatz, aber regelmäßig, treten weiße Keimpflanzen auf. Dagegen sind grüne Pflanzen in manchen Jahren in allen Nachkommenschaften vorhanden (Tab. 1 und 2), in anderen Jahren fehlen sie fast vollkommen (Tab. 3).

Die Nachkommenschaften gestreifter Pflanzen bestehen in der Regel ebenfalls aus grünen, gestreiften und weißen Pflanzen. Vor allem nach den Ergebnissen des Jahres 1960 (Tab. 2) scheint es möglich, sie in zwei Gruppen zu unterteilen:

\* Herrn Professor STUBBE in Dankbarkeit zum 60. Geburtstag.

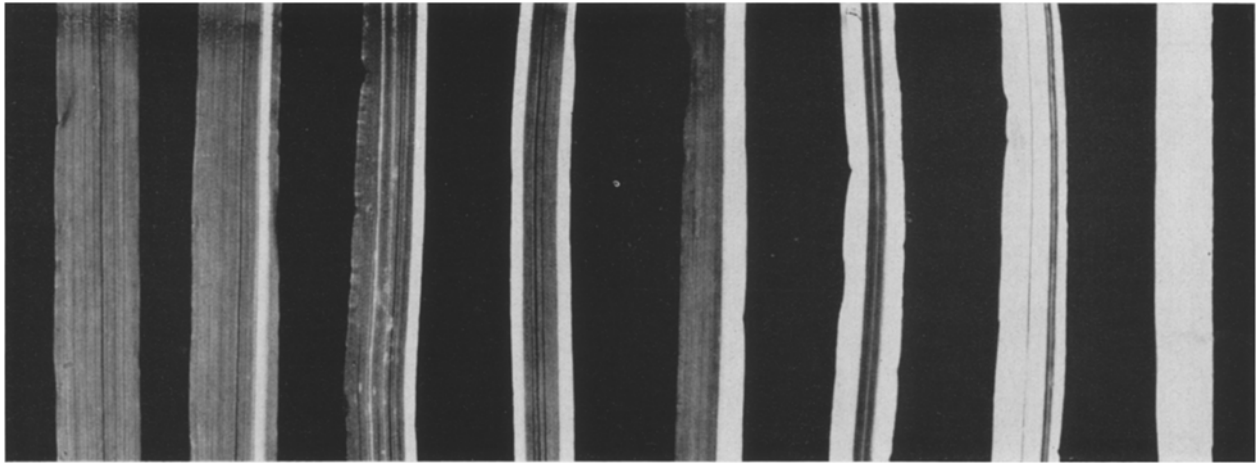


Abb. 2. Grüne, grün-weiß gestreifte und weiße Blattspreiten von Mut. 4205.

a) in solche, die sich von den Nachkommenschaften grüner Pflanzen praktisch nicht unterscheiden (Tab. 2, II) (sie gehen offenbar auf grüne oder vorwiegend grüne Ähren gestreifter Pflanzen zurück) und

b) in Nachkommenschaften, in denen der Anteil der weißen Keimpflanzen stark erhöht ist (Tab. 1, III und IV; Tab. 2, III). Dabei ist ganz allgemein festzustellen: Je größer der Weiß-Anteil an der gestreiften Pflanze ist, desto höher ist der Prozentsatz von weißen Keimpflanzen in ihrer Nachkommenschaft (vgl. Tab. 1, II:III:IV). Eine gewisse Abweichung zeigte sich 1961 in den Nachkommenschaften gestreifter Ähren (Tab. 3, II). Man hätte hier, verglichen mit den Werten in den Tabellen 1 und 2, einen höheren Prozentsatz von weißen Keimpflanzen erwartet. Eine Ursache für die zu geringe Anzahl weißer Keimpflanzen ist gegenwärtig noch nicht anzugeben. Vielleicht liegt sie in den Bodenverhältnissen dieses Feldstückes; denn in Nachbarparzellen waren auffällige Keimschäden zu beobachten.

Weiße Ähren von gestreiften Pflanzen liefern ausschließlich weiße Keimpflanzen (Tab. 1, V; Tab. 3, IV). Von 40 weißen Ähren, die Nachkommenschaften brachten, verhielt sich nur eine abweichend: Sie lieferte außer 20 weißen noch 2 stark gestreifte Keimpflanzen (Tab. 3, III); es liegt die Annahme sehr nahe, daß es sich hier in Wirklichkeit um eine fast weiße Ähre mit einem ganz schmalen grünen Sektor gehandelt hat, der bei der Bonitur übersehen wurde.

Aus diesen Ergebnissen ist zu schließen, daß die grünen Pflanzen der Mutantenlinie und die grünen Teile der gestreiften Pflanzen die gleiche erbliche Konstitution haben. Diese äußert sich in der Fähigkeit der Pflanzen, eventuell selbst noch weiße Sektoren auf Blättern und Halmen zu bilden, in jedem Fall aber eine Nachkommenschaft zu liefern, in der gestreifte Pflanzen auftreten (außerdem in der Regel weiße und grüne). Wodurch sich der Idiotyp von

Tabelle 1. Nachkommenschaften einzelner Pflanzen bzw. Ähren, 1959.

Elternpflanzen (1958)		Keimpflanzen		
		grün	gestreift	weiß
I.	4205/14 grüne Pflanze	5	69	2
	/15 " "	8	47	2
	/16 " "	5	72	1
	/17 " "	9	67	4
	/18 " "	13	66	1
		40 (10,8%)	321 (86,5%)	10 (2,7%)
			(89,2%)	
II.	/13 schwach gestreifte Pflanze	8 (10,4%)	58 (75,3%)	11 (14,3%)
			(89,6%)	
III.	/8 gestreifte Pflanze	3	37	35
	/9 " "	6	51	20
	/10 " "	19	47	11
	/11 " "	5	29	42
	/12 " "	2	57	15
		35 (9,2%)	221 (58,3%)	123 (32,5%)
			(90,8%)	
IV.	/7 sehr stark gestreifte Pflanze	1 (1,3%)	15 (20,0%)	59 (78,7%)
			(98,7%)	
V.	/5 vorwiegend weißer Halm, weiße Ähre	—	—	3
	/1 weißer Halm, weiße Ähre	—	—	3
	/2 " " " "	—	—	2
	/3 " " " "	—	—	8
	/4 " " " "	—	—	5
	/6 " " " "	—	—	11
				32 (100%)

Mut. 4205 im einzelnen von dem Idiotyp der Kontrollsorte 'Haisa' unterscheidet, ergibt sich aus den Spaltungen in den Kreuzungsnachkommenschaften.

### Die Kreuzungsnachkommenschaften

#### Die F<sub>1</sub>-Generationen

In Tabelle 4 ist die Zusammensetzung der F<sub>1</sub>-Generationen aus reziproken Kreuzungen zwischen Mut. 4205 und 'Haisa' aufgeführt. Die Kreuzung zwischen grünen Pflanzen bzw. Ähren von Mut. 4205

Tabelle 2. Nachkommenschaften einzelner Pflanzen, 1960.

Elternpflanzen (1959)		Keimpflanzen		
		grün	gestreift	weiß
I.	4205/1 grüne Pflanze	4	38	1
	/6 „ „	5	37	1
	/7 „ „	2	17	19
	/11 „ „	6	30	4
	/12 „ „	7	34	1
	/15 „ „	5	34	7
	/16 „ „	8	23	12
		37 (12,5%)	213 (72,2%)	45 (15,3%)
		(87,5%)		
II.	/3 gestreifte Pflanze	2	16	—
	/4 „ „	12	34	2
	/9 „ „	—	42	1
	/13 „ „	—	36	5
	/17 „ „	6	37	2
	/20 „ „	9	27	8
	/21 „ „	7	35	2
	/22 „ „	4	22	15
	/24 „ „	2	40	3
	/25 „ „	12	34	1
		54 (13,0%)	323 (77,6%)	39 (9,4%)
		(87,0%)		
III.	/2 gestreifte Pflanze	—	11	25
	/5 „ „	2	30	10
	/8 „ „	3	14	28
	/10 „ „	1	28	10
	/14 „ „	1	23	15
	/18 „ „	1	28	14
	/19 „ „	—	29	16
	/23 „ „	1	8	31
	/26 „ „	7	11	29
		16 (4,3%)	182 (48,4%)	178 (47,3%)
		(95,7%)		
I + II		91 (12,8%)	536 (75,4%)	84 (11,8%)
		(87,2%)		
II + III		70 (8,8%)	505 (63,8%)	217 (27,4%)
		(91,2%)		

und ‚Haisa‘ erbrachte in beiden Richtungen nur grüne  $F_1$ -Pflanzen. Dagegen zeigten sich an den  $F_1$ -Generationen aus reziproken Kreuzungen zwischen gestreiften oder weißen Ähren von Mut. 4205 und ‚Haisa‘ deutliche Reziproken-Unterschiede. Diente ‚Haisa‘ als Mutter, dann waren die  $F_1$ -Pflanzen sämtlich grün, gleichgültig, ob der Pollen von einer gestreiften oder einer rein weißen Ähre stammte. Dagegen waren die  $F_1$ -Pflanzen weiß, wenn eine weiße Ähre Mutter war; sie waren teils grün, teils gestreift, teils weiß, wenn eine gestreifte Pflanze bzw. Ähre Mutter war.

Es hängt demnach ausschließlich von der Mutter ab, ob die  $F_1$ -Pflanzen grün, gestreift oder weiß werden. Die Herkunft des Pollens von einer grünen, gestreiften oder weißen Ähre ist darauf ohne Einfluß. Die Art und Weise, wie dieser Blattfarbdefekt vererbt wird, ist charakteristisch für einen nichtmendelnden, extrachromosomalen Erbgang.

Die weißen  $F_1$ -Pflanzen starben sehr bald ab. An der einzigen gestreiften  $F_1$ -Pflanze gewann ein grüner Sektor die Oberhand; er bildete einen grünen Halm.

Von ihm und von den grünen Pflanzen wurde geerntet.

### Die $F_2$ -Generationen

Alle  $F_2$ -Generationen spalteten in grüne und gestreifte Pflanzen; in einigen Nachkommenschaften waren außerdem noch 1 oder 2 weiße Keimpflanzen vorhanden (Tab. 5 und 6). Das Verhältnis von grünen zu nicht-grünen (gestreiften + weißen) Pflanzen beträgt ungefähr 3:1.

Aus diesen Ergebnissen wurde folgende Deutung abgeleitet: Der Merkmalsunterschied „Einheitlich grün“ (‚Haisa‘) — „Tendenz zu Grün-Weiß-Streifung“ (Mut. 4205) beruht auf einem Allelenpaar. Die Sorte ‚Haisa‘ ist homozygot für das dominante Normalallel ( $As$ , s. Seite 55), das die einheitliche Grünfärbung des Sprosses gewährleistet. Mut. 4205 dagegen ist homozygot für das rezessive Allel ( $as$ ); die Homozygoten sind zum größten Teil grün-weiß gestreift, ein Teil ist rein weiß, ein Teil ist grün.

Die grünen, für das rezessive Allel aber dennoch homozygoten Pflanzen sind im vorliegenden Zusammenhang besonders zu berücksichtigen. Sie sind nämlich in den Tabellen 5 und 6 (Originalwerte) gemeinsam mit den für das Normalallel homozygoten oder heterozygoten Pflanzen in der Spalte für grüne Pflanzen enthalten, obwohl sie ihrer genetischen Konstitution nach zu den gestreiften und weißen Pflanzen gehören. Deshalb wurden für die gefundenen Spaltungsergebnisse jeweils korrigierte Werte errechnet, indem die grünen homozygot rezessiven Pflanzen mit den gestreiften und weißen zusammengefaßt sind. Der Prozentanteil grüner Pflanzen in der Mutantenlinie wechselt von Jahr zu Jahr. Deshalb wurde für die im Jahre 1960 angebauten  $F_2$ -Generationen davon ausge-

gangen, daß 87,2% der homozygot Rezessiven gestreift und weiß, 12,8% aber grün gewesen sind (wie das die Tabelle 2, I und II, für die Mutantenlinie ergab). Dagegen war für die im Jahre 1961 angebauten  $F_2$ -Generationen nur mit 0,6% grünen homozygot Rezessiven zu rechnen (Tab. 3, I). Für die  $F_3$  (Tab. 9) wurden 13,5% grüne Rezessive (Tab. 8) zugrunde gelegt.

Die korrigierten Werte für die  $F_2$ -Spaltungen wurden nach der  $\chi^2$ -Methode mit dem theoretisch zu erwartenden 3:1-Verhältnis verglichen. Es ergab sich, daß kein Wert signifikant abweicht.

Trotz der Korrektur besteht in allen  $F_2$ -Spaltungen (Tab. 5 und 6) ein gewisses Rezessivendefizit. Deshalb ergibt sich für die Summe der  $F_2$ -Spaltungen des Jahres 1960 (Tab. 5) eine nur schwach signifikante ( $P = 0,03$ ) Übereinstimmung mit dem Verhältnis 3:1. Das Rezessivendefizit ist zum Teil darauf zurückzuführen, daß die weißen Keimpflanzen eine verminderte Triebkraft haben. Außerdem ergibt sich aus Überlegungen, die bei der Deutung der vorliegenden Ergebnisse näher ausgeführt werden (Seite 55), daß der für die Korrektur der  $F_2$ -Originalwerte benutzte Prozentanteil grüner Pflanzen in der Mutantenlinie (für 1960: 12,8%) für die  $F_2$  zu niedrig ist

Tabelle 3. Nachkommenschaften einzelner Pflanzen bzw. Ähren, 1961.

Elternpflanzen (1960)	Keimpflanzen		
	grün	gestreift	weiß
I. 4205/1 grüne Pflanze	—	12	4
/2 " "	—	7	—
/4 " "	—	7	6
/5 " "	—	14	5
/6 " "	—	18	10
/7 " "	—	6	3
/8 " "	—	14	3
/9 " "	1	14	1
/10 " "	—	10	3
/11 " "	—	5	—
/12 " "	—	17	2
	1 (0,6%)	124 (76,6%)	37 (22,8%)
		(99,4%)	
II. /4 gestreifte Ähre	2	12	1
/11 " "	—	24	2
/12 " "	—	19	—
/13 " "	3	18	2
/17 " "	—	21	—
/18 " "	—	20	3
/20 " "	1	18	1
/21 " "	—	15	8
/28 " "	—	22	2
/29 " "	—	23	1
/30 " "	—	17	5
/43 " "	—	16	9
/44 " "	2	18	—
/56 " "	4	11	—
/57 " "	1	13	8
/58 " "	—	20	2
/52 " "	—	12	1
/53 " "	—	16	5
/54 " "	—	15	6
/55 " "	—	15	3
	13 (3,1%)	345 (82,7%)	59 (14,2%)
		(96,9%)	
III. /24 weiße Ähre(?)	—	2 (9,1%)	20 (90,9%)
		(100%)	
IV. 33 weiße Ähren von 19 Pflanzen	—	—	455 (100%)

Tabelle 4. F<sub>1</sub>-Generationen, 1959.

Kreuzung	F <sub>1</sub> -Keimpflanzen		
	grün	gestreift	weiß
Grüne Ähre von Mut. 4205 × „Haisa“	18	—	—
„Haisa“ × Grüne Ähre von Mut. 4205	39	—	—
Gestreifte Ähre von Mut. 4205 × „Haisa“	23	1	11
„Haisa“ × Gestreifte Ähre von Mut. 4205	37	—	—
Weißer Ähre von Mut. 4205 × „Haisa“	—	—	22
„Haisa“ × Weißer Ähre von Mut. 4205	11	—	—

Das zeigen unabhängig davon die F<sub>3</sub>-Ergebnisse in Tabelle 7; dort ist das Verhältnis von grünen zu gestreiften homozygot Rezessiven 10:53 bzw. 15,9%:84,1% (also 15,9% statt 12,8%).

Für die Gesamtsumme der Nachkommenschaften heterozygoter F<sub>2</sub>-Pflanzen (Tab. 9) ergibt sich zwar ebenfalls eine deutliche Abweichung vom Verhältnis 3:1. Diese beruht aber auf der Abweichung in der Spalte V. Für die Summe der Spalten I + II + III + IV ergibt sich dagegen eine gute Übereinstimmung ( $P = 0,60$ ).

#### Die F<sub>3</sub>- und F<sub>4</sub>-Generationen

Zur Bestätigung der an den F<sub>2</sub>-Generationen erhaltenen Ergebnisse wurden im Jahre 1961 die F<sub>3</sub>- und in einigen Fällen noch die F<sub>4</sub>-Generationen geprüft. Aus jeder der fünf Kreuzungen der Tabelle 5 wurde je eine Nachkommenschaft ausgewählt; von ihnen wurde pflanzenweise geerntet.

Wie zu erwarten, ergaben die grünen F<sub>2</sub>-Pflanzen drei Klassen von Nachkommenschaften:

a) rein grüne Nachkommenschaften (die F<sub>2</sub>-Pflanzen waren homozygot für das Normalallel *As* von „Haisa“),

b) Nachkommenschaften, die ungefähr 3:1 in grüne und gestreifte (+ weiße) Pflanzen spalteten (ihre Elternpflanzen waren heterozygot *As as*), und

c) einige wenige Nachkommenschaften, die zum überwiegenden Teil aus gestreiften und weißen Pflanzen bestanden (ihre Eltern waren homozygot für das

Tabelle 5. F<sub>2</sub>-Generationen, 1960.

Kreuzung	Anzahl der Nachkom- menschaften	Originalwerte			Korrigierte Werte		Verhältnis	χ <sup>2</sup>	P
		grün	gestreift	weiß	grün	gestreift + weiß			
I. Grüne Ähre von Mut. 4205 × „Haisa“	5	307	71	1	296,4	82,6	3,59:1	2,08	0,15
II. „Haisa“ × Grüne Ähre von Mut. 4205	8	309	68	4	298,4	82,6	3,61:1	2,24	0,13
III. Gestreifte Ähre von Mut. 4205 × „Haisa“	9	378	101	3	362,7	119,3	3,04:1	0,016	0,90
IV. „Haisa“ × Gestreifte Ähre von Mut. 4205	8	293	81	0	281,1	92,9	3,03:1	0,005	0,94
V. „Haisa“ × Weiße Ähre von Mut. 4205	6	290	61	3	280,6	73,4	3,82:1	3,44	0,06
	36	1577	382	11	1519,2	450,8	3,37:1	4,71	0,03
			393						

Tabelle 6.  $F_2$ -Generationen, 1961.

Kreuzung	Anzahl der Nachkommenschaften	Originalwerte			Korrigierte Werte		Verhältnis	$\chi^2$	P
		grün	gestreift	weiß	grün	gestreift + weiß			
Gestreifte Ähre von Mut. 4205 × ‚Haisa‘	12	408	$\frac{125}{126}$	1	407,2	126,8	3,21:1	0,453	0,50

Tabelle 7.  $F_3$ -Generationen, 1961.

Kreuzung	Anzahl der Nachkommenschaften				Insgesamt
	grüner $F_2$ -Pflanzen			gestreifter $F_2$ -Pflanzen	
	(As As)	(As as)	(as as)	(as as)	
I. Grüne Ähre von Mut. 4205 × ‚Haisa‘	10	25	1	10	46
II. ‚Haisa‘ × Grüne Ähre von Mut. 4205	14	18	3	10	45
III. Gestreifte Ähre von Mut. 4205 × ‚Haisa‘	13	21	2	11	47
IV. ‚Haisa‘ × Gestreifte Ähre von Mut. 4205	10	23	4	11	48
V. ‚Haisa‘ × Weiße Ähre von Mut. 4205	11	21	0	11	43
	58	108	$\frac{10}{53}$	53	229
Theoretisch zu erwartendes Verhältnis 1:2:1	57,25	114,5	$\frac{63}{57,25}$	57,25	$\chi^2 = 0,957$ $P = 0,62$

Tabelle 8.  $F_3$ -Generationen, 1961. Nachkommenschaften homozygot rezessiver  $F_2$ -Pflanzen (as as).

Kreuzung	Anzahl der Nachkommenschaften		$F_3$ -Keimpflanzen		
	grüner $F_2$ -Pfl.	gestreifter $F_2$ -Pfl.	grün	gestreift	weiß
I. Grüne Ähre von Mut. 4205 × ‚Haisa‘	1	10	58	240	62
II. ‚Haisa‘ × Grüne Ähre von Mut. 4205	3	10	71	320	39
III. Gestreifte Ähre von Mut. 4205 × ‚Haisa‘	2	11	53	260	83
IV. ‚Haisa‘ × Gestreifte Ähre von Mut. 4205	4	11	56	406	144
V. ‚Haisa‘ × Weiße Ähre von Mut. 4205	0	11	41	161	68
	$\frac{10}{63}$	53	279 (13,5%)	1387 (67,3%)	396 (19,2%)
				(86,5%)	

Tabelle 9.  $F_3$ -Generationen, 1961. Nachkommenschaften heterozygoter  $F_2$ -Pflanzen (As as).

Kreuzung	Anzahl der Nachkommenschaften	Originalwerte			Korrigierte Werte		Verhältnis	$\chi^2$	P
		grün	gestreift	weiß	grün	gestreift + weiß			
I. Grüne Ähre von Mut. 4205 × ‚Haisa‘	25	781	$\frac{218}{220}$	2	746,7	254,3	2,94:1	0,088	0,77
II. ‚Haisa‘ × Grüne Ähre von Mut. 4205	18	661	$\frac{149}{159}$	10	636,2	183,8	3,46:1	2,92	0,09
III. Gestreifte Ähre von Mut. 4205 × ‚Haisa‘	21	756	$\frac{184}{185}$	1	727,1	213,9	3,40:1	2,58	0,11
IV. ‚Haisa‘ × Gestreifte Ähre von Mut. 4205	23	771	$\frac{207}{214}$	7	737,6	247,4	2,98:1	0,007	0,93
V. ‚Haisa‘ × Weiße Ähre von Mut. 4205	21	688	$\frac{145}{150}$	5	664,6	173,4	3,83:1	8,29	0,004
	108	3657	$\frac{903}{928}$	25	3512,2	1072,8	3,27:1	6,28	0,012

rezessive Allel der Mutantenlinie, phänotypisch aber grün; wegen dieser Typen wurden für die  $F_2$ -Spaltungen korrigierte Werte verwendet!).

Die gestreiften  $F_2$ -Pflanzen waren homozygot für das rezessive Allel. Daher bestanden, wie zu erwarten,

alle ihre Nachkommenschaften überwiegend aus gestreiften und weißen Pflanzen.

In Tabelle 7 sind die bei der Auswertung der  $F_3$  erhaltenen Werte zusammengestellt. Die Ergebnisse entsprechen gut den Erwartungen. Der Unterschied

zwischen dem gefundenen Verhältnis 58:108:63 und dem theoretischen Verhältnis 1:2:1 ist zufällig ( $P = 0,62$ ). In den  $F_2$ -Generationen (Tab. 5 und 6) traten pro Nachkommenschaft höchstens 2 weiße Keimpflanzen auf. Die durch ihr Absterben erfolgte Verschiebung des Verhältnisses zwischen homozygot Rezessiven, Heterozygoten und homozygot Normalen war daher zu vernachlässigen. Aus den Tabellen 8 und 9 ist die Zusammensetzung der Nachkommenschaften homozygot rezessiver und heterozygoter  $F_2$ -Pflanzen zu ersehen. Die Spaltungsergebnisse in Tabelle 9 stimmen mit den  $F_2$ -Spaltungen (Tab. 5 und 6) überein. Bei einigen wenigen  $F_3$ -Nachkommenschaften war die Entscheidung nicht ganz sicher, ob die  $F_2$ -Elternpflanze heterozygot oder homozygot rezessiv gewesen war. In diesen Fällen wurden im Herbst 1961 die  $F_4$ -Generationen angebaut. Dadurch wurde die Klassifizierung der  $F_3$ -Generation in jedem Falle möglich.

#### Die Benennung des Gens

Dem Gen, dessen zwei Allele den Merkmalsunterschied „Einheitlich grün“ („Haisa“) — „Tendenz zu Grün-Weiß-Streifung“ (Mut. 4205) bewirken, wird der Name *albostrians*, Symbol *as*, gegeben. Das rezessive Allel, für das Mut. 4205 homozygot ist, erhält die Bezeichnung *as*; das dominante Normalallel von „Haisa“ heißt entsprechend *As*<sup>1</sup>.

#### Die Deutung der Ergebnisse

Nach Kreuzung von Mut. 4205 mit „Haisa“ wurden zwei verschiedene Vererbungserscheinungen sichtbar:

a) „Haisa“ und Mut. 4205 unterscheiden sich in einem Gen. „Haisa“ ist homozygot für *As*; Mut. 4205 ist homozygot für *as*, wodurch das Auftreten gestreifter (und einiger weißer) Pflanzen verursacht wird.

b) Der an den gestreiften und weißen Pflanzen von Mut. 4205 sich zeigende Blattfarbdefekt wird rein mütterlich vererbt.

Diese beiden Erscheinungen sind durch folgende Annahme zu erklären: Das rezessive Allel *as* bewirkt im größten Teil seiner Homozygoten die Mutation protoplasmatischer Erbanlagen. In *As as* Heterozygoten erfolgt keine solche Mutation, ebensowenig in *As As* Pflanzen. Sind die plasmatischen Anlagen mutiert, so werden die sie enthaltenden Zellen weiß. Die plasmatischen Erbanlagen, die durch einen *as as* Kern zur Mutation gebracht werden können, werden rein mütterlich vererbt. Von den Pflanzen, die von ihrer Mutter normale, nicht-mutierte plasmatische Erbanlagen erhalten haben, aber homozygot *as as* sind, wird der größte Teil gestreift, nur ein sehr kleiner Teil wird rein weiß. (Aus den Tabellen 5, 6 und 9 ergibt sich z. B. für die  $F_2$ - und  $F_3$ -Spaltungen das Verhältnis von 1410 gestreiften zu 37 weißen Pflanzen.) Ein bestimmter, in verschiedenen Jahren verschieden großer Teil der *as as*

Homozygoten bleibt grün; an ihnen sind Mutationen des Plasmotypus<sup>1</sup> nicht festzustellen. Ist die Mutation im Plasmotypus einmal erfolgt, so bleibt sie stabil und braucht den Genotyp *as as* nicht zu ihrer Aufrechterhaltung. Pflanzen der Konstitution *As as*, die von ihrer Mutter nur normale plasmatische Anlagen erhalten haben, werden grün. Haben sie von ihrer Mutter aber nur mutierte plasmatische Anlagen erhalten, so werden sie weiß (Tab. 4: Weiße Ähre von Mut. 4205  $\times$  „Haisa“: 22 weiße Keimpflanzen). Erhalten solche *As as* Pflanzen von ihrer Mutter normale und mutierte Anlagen, so werden sie gestreift (Tab. 4: Gestreifte Pfl. von Mut. 4205  $\times$  „Haisa“: u. a. 1 gestreifte Pflanze) oder, nach Entmischung der normalen und mutierten Erbanlagen bereits während der Bildung des Embryos, grün oder weiß.

Aus den Ergebnissen der  $F_2$ -Spaltungen und der dafür gegebenen Deutung ergeben sich noch einige Aussagen über die Zusammensetzung der Mutantenlinie (vgl. Seite 52) und der Nachkommenschaften grüner und gestreifter Pflanzen (Tab. 1, 2 und 3). Die Mutantenlinie wird in der Weise erhalten, daß nicht pflanzenweise, sondern von allen Pflanzen gemeinsam geerntet wird. Daraus erklärt sich der relativ hohe Anteil von weißen Keimpflanzen. Die Körner, die weiße Keimpflanzen liefern, gehen — das ergibt sich aus dem Vergleich mit den  $F_2$ -Spaltungen (Tab. 5 und 6) — zum größten Teil auf weiße Ähren bzw. weiße Sektoren an den Ähren gestreifter Pflanzen zurück. Dasselbe gilt für den noch höheren Anteil weißer Keimpflanzen unter den Nachkommen gestreifter Pflanzen (Tab. 2, III). Auf die Ausnahmestellung der Gruppe III in Tabelle 3 wurde bereits hingewiesen.

Jedoch zeigte sich auch in den Nachkommenschaften grüner Pflanzen von Mut. 4205 (Tab. 1, I; Tab. 2, I und II; Tab. 3, I) ein höherer Prozentsatz weißer Keimpflanzen als unter den *as as* Homozygoten der  $F_2$ - und  $F_3$ -Nachkommenschaften (Tab. 5, 6 und 9). Dafür lassen sich bisher drei verschiedene Ursachen nennen.

Von den plasmatischen Erbanlagen, die durch einen *as as* Kern zur Mutation gebracht werden können, ist in jeder Zelle eine größere Anzahl vorhanden. Eine Zelle wird nur dann als weiß erscheinen, wenn in ihr alle oder wenigstens der größere Teil der betreffenden plasmatischen Erbanlagen mutiert sind. Eine grün erscheinende Zelle kann daher durchaus einige mutierte Erbanlagen enthalten. Wenn es bis zur Ausbildung von Ähren nicht zur Entmischung und damit zum Sichtbarwerden weißer Streifen kommt, kann eine phänotypisch grüne Pflanze trotzdem Eizellen mit mutierten Erbanlagen bilden. Im Unterschied dazu entstehen an grünen  $F_1$ -Pflanzen (*As as*) nur Eizellen mit normalen plasmatischen Erbanlagen; denn bisher wurde kein Hinweis darauf gefunden, daß es in *As as* Pflanzen zu Mutationen des Plasmotypus kommt. Die Wahrscheinlichkeit, daß ihre *as as* Nachkommen rein weiß werden, ist daher geringer.

Ein Teil der Blätter und Halme an Pflanzen der Mutantenlinie hat eine Gewebeanordnung wie Periklinalchimären. Wenn nun bestimmte Bezirke der subepidermalen Schicht mutierte Erbanlagen enthalten, so wird das zu einem höheren Anteil weißer Nachkommen führen, obwohl die Elternpflanzen grün erscheinen.

<sup>1</sup> Im „Report of the International Committee on Genetic Symbols and Nomenclature“ (August 1957) wurde vorgeschlagen, Standard- oder Wildtyp-Allele durch das Gensymbol mit einem + als Index oder durch ein + mit dem Gensymbol als Index zu bezeichnen. Wir weichen im vorliegenden Fall von dieser Bezeichnungsweise ab. Sie ist in der gesamten Gerstengenetik nicht üblich, weil für Gerste bisher kein Standardtyp festgelegt worden ist.

<sup>1</sup> Als Plasmotypus bezeichnen wir die Gesamtheit der Erbanlagen im Protoplasma; ihm ist der Genotypus als die Gesamtheit der in den Chromosomen liegenden Erbanlagen gegenüberzustellen. Der Plasmotypus setzt sich zusammen aus dem Plastom (den Erbanlagen in den Plastiden) und dem Cytoplasmon (den Erbanlagen im Cytoplasma); vgl. HAGEMANN (1959).

Schließlich ist es möglich, daß einige als grün bonitierte Elternpflanzen doch schwach gestreift waren, die Streifung jedoch bei der Bonitur übersehen wurde (das kann man vermuten bei Tab. 2, I: 4205/7 und 4205/16, II: 4205/22; Tab. 3, I: 4205/6).

Die weißen Keimpflanzen in der Mutantenlinie und in den Nachkommenschaften gestreifter Ähren entstehen nach dem bisher Dargelegten auf dreierlei Weise:

a) In *as as* Embryonen, die sich aus *as* Eizellen mit normalem Plasmotyp entwickeln, kommt es zur Mutation plasmatischer Erbanlagen. Anschließend Entmischung dieser Erbanlagen führt zu rein weißen Keimpflanzen. [Auf diesem Weg entstehen auch die weißen Keimpflanzen in den  $F_2$  (Tab. 5 und 6) und  $F_3$  (Tab. 9).]

b) In Embryonen aus *as* Eizellen, die sowohl normale als auch mutierte plasmatische Erbanlagen enthalten, kommt es durch Entmischung zur Entstehung rein weißer Keimpflanzen.

c) In weißen Sektoren der Elternpflanzen werden Eizellen mit ausschließlich mutierten plasmatischen Erbanlagen gebildet. Aus ihnen gehen rein weiße Nachkommen hervor.

Es erhebt sich bei den angestellten Überlegungen die Frage, ob es möglich ist, etwas über die Lokalisierung derjenigen plasmatischen Erbanlagen auszusagen, die durch *as as* Kerne zur Mutation gebracht werden. Wir neigen zur Ansicht, daß es sich im vorliegenden Fall um eine geninduzierte Plastommutation handelt, d. h. um die Mutation einer in den Plastiden liegenden Erbanlage. Als Argument für diese Ansicht werten wir die Schnelligkeit, mit der es zu einer Entmischung der plasmatischen Erbanlagen und damit zur Entstehung rein weißer Keimpflanzen oder weißer Sektoren an Pflanzen kommt. Eine solch hohe Entmischungsgeschwindigkeit ist für die Plastiden eher zu erwarten als für cytoplasmatische Erbträger, die vermutlich in größerer Anzahl pro Zelle vorhanden sind.

Ein Beweis für die vorgetragene Ansicht wäre der Nachweis echter Mischzellen in den gestreiften Pflanzen. Bisher konnten jedoch keine Mischzellen gefunden werden. Dies sollte aber nicht überbewertet werden. Denn es ist bisher überhaupt nur zweimal über die Beobachtung von Mischzellen bei Monokotylen berichtet worden, und zwar von YASUI (1929) bei *Hosta japonica* und von ARNASON und WALKER (s. Diskussion S. 57). Dagegen ist für die Dikotylen bei einer großen Anzahl von Arten das Vorkommen von Mischzellen sicher nachgewiesen worden (Literatur bei HAGEMANN 1960). Die Wachstumsweise der Gramineenblätter erschwert ohne Zweifel das Auffinden von Mischzellen. Die Suche nach ihnen wird daher unter Berücksichtigung dieser Wachstumsweise fortgesetzt. Über den Bau der Plastiden in den grünen und weißen Zellen (und evtl. in den Mischzellen) soll erst nach Abschluß der cytologischen Untersuchungen berichtet werden.

### Diskussion

Die Auslösung von Mutationen des Plasmotypus durch Gene ist bereits in mehreren Fällen nachgewiesen worden. Das am häufigsten zitierte Beispiel ist das Auftreten einer Grün-Weiß-Streifung und

einer Pollensterilität in den *iojap* Homozygoten (*ij ij*) des Maises (RHOADES 1943, 1946, 1950).

Bei der Gerste sind außer dem in der vorliegenden Arbeit geschilderten Fall bereits zwei andere näher beschrieben worden:

das Verhalten der japanischen Linie 'Okina-Mugi' (SÔ 1921, IMAI 1928, 1935, 1936a, b) und

das Verhalten der in Saskatchewan (Kanada) aufgetretenen gestreiften Linie (ARNASON, HARRINGTON und FRIESE 1946, ARNASON und WALKER 1949).

Obwohl das Wesen des genetischen Unterschiedes zwischen den gestreiften Linien und ihrer jeweiligen grünen Kontrolle in allen drei Fällen gleich ist, so sind im einzelnen doch bemerkenswerte Verschiedenheiten vorhanden, die näher besprochen werden müssen.

Die Linie 'Okina-Mugi' besteht im Durchschnitt aus 95,0% typisch gestreiften Pflanzen, 0,2% „Mosaiktypen“ und 4,8% weißen Keimpflanzen. Grüne Pflanzen, die im Laufe des Wachstums grün bleiben, kommen nicht vor (IMAI 1936a; Angaben über die Einzelwerte bei IMAI 1928, 1935, 1936b). Die typisch gestreiften Pflanzen haben gestreifte Blätter. Rein weiße Blätter oder weiße Ähren kommen an ihnen nicht vor. Die Mosaiktypen gehen nach IMAI (1928) auf Eizellen zurück, die normale und mutierte Proplastiden enthielten (also „Mischzellen“ gewesen sind). Die Mosaiktypen sind Pflanzen mit größeren weißen Sektoren; sie sind entweder gestreift oder sektorialchimären (z. T. mit weißen Blättern oder auch weißen Ähren) oder periklinalchimären. Die weißen Keimpflanzen gehen nach einiger Zeit zugrunde. Der Prozentsatz weißer Keimpflanzen in den einzelnen Nachkommenschaften hängt vom Ausmaß der Streifung der Elternpflanze ab; er variiert gewöhnlich zwischen 0 und 30%.

Nach Kreuzung mit normal grünen Pflanzen treten in der  $F_1$  deutliche Reziproken-Unterschiede auf. Die Kreuzung gestreift  $\times$  grün ergibt rein grüne und rein weiße Pflanzen, während die reziproke Kreuzung nur grüne  $F_1$ -Pflanzen liefert. In der  $F_2$  tritt eine Spaltung im Verhältnis 3 grün:1 gestreift (aber keine weißen Keimpflanzen!) auf. Erst in den Nachkommenschaften der gestreiften  $F_2$ -Pflanzen sind wieder weiße Keimpflanzen festzustellen.

SÔ (1921) und IMAI (1928) haben für dieses genetische Verhalten erstmalig die folgende Erklärung gegeben: Die Mutantenlinie unterscheidet sich primär von ihrer grünen Kontrolle in einem Gen. Die Kontrolle ist homozygot für das dominante Normalallel  $G$ , die Linie 'Okina-Mugi' ist homozygot für das rezessive Allel  $G'$ . Die Homozygotie für das rezessive Allel ist die Ursache für das Auftreten von Plastidenmutationen. Ein Teil der Plastiden einer Zelle verliert mutativ die Fähigkeit, normal zu ergrünen. Die unter der Kerneinwirkung einmal erzeugte Plastidenmutation (= Plastommutation) ist stabil, auch wenn die rezessiven Allele des Gens durch das dominante Normalallel ersetzt werden; sie wird nur durch die Mutter vererbt. Die beiden verschiedenen Plastidensorten werden bei den folgenden Zellteilungen zufallsgemäß auf die Tochterzellen verteilt. Auf diesem Weg kommt es schließlich zu ihrer Entmischung. Die Zellen, die nur mutierte Plastiden enthalten, sind nicht ergrünungsfähig, sie sind weiß. Ihre weitere Teilung, z. B. im Blattmeristem, führt zur Ent-

stehung weißer Streifen. In den Zellen, die teilweise oder ausschließlich normale Plastiden enthalten, können sich immer wieder neue Plastidenmutationen (ergrünungsfähig  $\rightarrow$  nicht normal ergrünungsfähig) unter der Einwirkung des homozygot rezessiven Gens ereignen.

Um die Zusammensetzung der Linie „Okina-Mugi“ und der Kreuzungsnachkommenschaften im einzelnen erklären zu können, wurde von Sô und IMAI noch die Zusatzannahme gemacht, daß sich die Plastidenmutation während der Ontogenie der homozygot rezessiven Pflanzen nicht in allen Entwicklungsstadien und Geweben mit gleicher Häufigkeit ereignet. Der Phänotyp der typisch gestreiften Pflanzen ist nur so zu erklären, daß in den Pflanzen, die für das rezessive Allel  $G'$  homozygot sind und die von ihrer Mutter normale Plastiden erhalten haben, die Plastidenmutationen noch nicht in den jüngsten Embryonalstadien und auch nicht in den jüngsten Sproß- und Blattanlagen ausgelöst werden. Denn das würde zur Entstehung rein weißer Blätter und Ähren führen, also zu Mosaiktypen, die aber nur sehr selten auftreten. Die  $F_2$ -Spaltung im Verhältnis 3 grün : 1 gestreift (keine weißen Keimpflanzen!) bestätigt die Annahme. Andererseits nimmt die Häufigkeit der Plastidenmutationen mit fortschreitendem Alter der Pflanzen wieder ab, denn Eizellen mit beiden Plastidensorten sind selten (Häufigkeit der Mosaiktypen 0,2%). Also müssen die entstandenen Mischzellen zum allergrößten Teil wieder entmischt sein, ehe Eizellen gebildet werden.

Im Gegensatz zur japanischen Linie ereignen sich in der Gaterslebener *as as* Linie (und ebenso in der kanadischen Linie) die Plastidenmutationen offenbar auch in den ersten Embryonalstadien und in den Sproß- und Blattanlagen, da eine Unterscheidung zwischen typisch gestreiften Formen und Mosaiktypen hier nicht durchzuführen ist. Es gibt alle Übergänge zwischen rein weißen, gestreiften und rein grünen Pflanzen.

Die Nachkommenschaften von gestreiften Pflanzen der kanadischen Linie bestehen zu über 80% aus weißen Keimpflanzen (die Werte für verschiedene Jahre liegen zwischen 80,8% und 93,1%), die übrigen Pflanzen sind, bis auf wenige zweifelhafte Fälle, gestreift (6,9%—19,2%). Ob in dieser Linie überhaupt grün bleibende Pflanzen auftreten, ist zweifelhaft; wenn sie vorkommen, sind sie sehr selten (nicht über 0,3%). Der Prozentsatz der weißen Keimpflanzen in einzelnen Nachkommenschaften hängt vom Ausmaß der Streifung der Elternpflanze ab. Über das Auftreten rein weißer Nachkommenschaften wurde nicht berichtet. Die  $F_1$  gestreift  $\varnothing \times$  normal  $\sigma$  ergab grüne, gestreifte und weiße Keimpflanzen, die reziproke  $F_1$  dagegen nur grüne Pflanzen (bis auf 1 gestreifte Ausnahmepflanze). Die  $F_2$ -Generationen spalteten im allgemeinen im Verhältnis 3 grün : 1 nicht-grün (gestreift und weiß). Das Verhältnis zwischen gestreiften und weißen Pflanzen betrug in den  $F_2$ - und Rückkreuzungs-Generationen etwa 78% gestreift : 22% weiß. Der ins Auge fallende Unterschied zwischen dem Verhältnis gestreift zu weiß innerhalb der Linie einerseits und in Kreuzungsnachkommenschaften andererseits (19,2% : 80,8% — 78% : 22%) hat zweifellos dieselben Ursachen wie der entsprechende Unterschied in unserem Material (vgl. Seite 55), wenn er hier auch viel extremer ist.

Während sich bei der japanischen und bei der Gaterslebener Linie Plastidenmutationen nur in den homozygot Rezessiven ereignen, scheinen sie in den Kreuzungsnachkommenschaften der kanadischen Linie gelegentlich auch schon in den Heterozygoten aufzutreten. Dafür sprechen sowohl  $F_1$ - als auch  $F_2$ -Resultate.

Bei der kanadischen Linie traten nach Rückkreuzung einer gestreiften  $F_1$ -Pflanze (aus gestreift  $\varnothing \times$  grün  $\sigma$ ) mit der grünen Kontrolle in der Nachkommenschaft nur grüne und weiße Keimpflanzen auf, aber keine gestreiften. Es kommt also bereits in den  $F_1$ -Pflanzen zur völligen Entmischung der grünen (nicht-mutierten) und weißen (mutierten) Plastiden. Auch hier ist demnach eine hohe Entmischungsgeschwindigkeit zu beobachten. ARNASON und WALKER (1949) haben in Fig. 3 die Zeichnung einer Zelle mit grünen und weißen Plastiden wiedergegeben. Falls es sich hierbei um eine echte Mischzelle handelt, so ist das von größtem Wert für den Nachweis, daß eine induzierte Plasmomutation vorliegt.

Kürzlich hat v. WETTSTEIN (1961) über die elektronenmikroskopische Untersuchung verschiedener blattfarbdefekter Formen berichtet, u. a. der röntgeninduzierten Gerstenmutante *striata-4*. In ihr treten ebenfalls geninduzierte Mutationen des Plasmotypus („gene dependent plastome mutations“) auf. Sie führen im Unterschied zu den bisher beschriebenen Fällen zu einer Grün-Gelb-Streifung. Näheres über die Genetik dieser Mutante ist bisher nicht veröffentlicht.

Fälle von geninduzierten Mutationen des Plasmotypus wurden außer bei Gerste noch bei *Nepeta cataria* (WOODS und DU BUY 1951), *Oryza sativa* (PAL und RAMANUJAM 1941), *Zea mays* (RHOADES 1943, 1946, 1950) sowie bei *Paramecium aurelia* (MALY 1958) gefunden; s. auch RYŽKOV (1933). Andere, z. B. von IMAI (1934, 1936a) beschriebene Fälle erscheinen uns nicht genügend durchgearbeitet und daher auch noch anders erklärbar.

Für ihre Mitarbeit bei den Untersuchungen sind wir Frau U. SCHOLZ und Frl. D. FESSEL zu Dank verpflichtet.

### Zusammenfassung

Die nach Röntgenbestrahlung aus der Sommergerstensorte „Haisa“ hervorgegangene Linie Mut. 4205 besteht aus grünen, gestreiften und weißen Keimpflanzen. Bei den gestreiften Pflanzen gibt es alle Intensitätsgrade der Streifung; zum Teil werden sogar rein weiße Ähren gebildet.

Die Nachkommenschaften grüner Pflanzen bzw. Ähren bestehen aus ca. 10% grünen, 80% gestreiften und 10% weißen Keimpflanzen. In den Nachkommenschaften gestreifte Pflanzen bzw. Ähren ist der Anteil weißer Keimpflanzen höher, der grüner Pflanzen niedriger. — Je größer der Weißanteil an den Elternpflanzen, desto höher ist im allgemeinen der Prozentsatz weißer (und gestreifter) Nachkommen. — Rein weiße Ähren liefern nur weiße Nachkommen (Tab. 1, 2, 3).

In den  $F_1$ -Generationen der Kreuzungen zwischen Mut. 4205 (grüne, gestreifte, weiße Ähre) und „Haisa“ zeigen sich deutliche Reziproken-Unterschiede. Die „Haisa“ oder grüne Ähren von Mut. 4205 als Mutter, dann sind die  $F_1$ -Pflanzen rein grün. Weiße Ähre als Mutter gibt rein weiße  $F_1$ -Pflanzen, gestreifte Ähre gibt grüne, gestreifte und weiße  $F_1$ -Pflanzen (Tab. 4). Der Blattfarbdefekt wird also rein mütterlich vererbt.

Alle  $F_2$ -Generationen von grünen  $F_1$ -Pflanzen spalten für den Merkmalsunterschied „Einheitlich grün“ — „Tendenz zu Grün-Weiß-Streifung“ im Verhältnis

3:1 (Tab. 5, 6). In  $F_3$  (Tab. 7, 8, 9) und  $F_4$  wurden die  $F_2$ -Ergebnisse bestätigt. Dem entsprechenden Gen wird der Name *albostrians*, Symbol *as*, gegeben. Mut. 4205 ist *as as*, 'Haisa' ist *As As*.

Das rezessive Allel *as* induziert im größten Teil seiner Homozygoten (nicht aber in den Heterozygoten) die Mutation bestimmter protoplasmatischer Erbanlagen, die rein mütterlich vererbt werden. Diese Mutation des Plasmotypus ist irreversibel, auch nach Ersatz der *as* Allele durch *As*. Zellen mit mutierten plasmatischen Erbanlagen sind nicht mehr ergrünungsfähig. Durch Entmischung von normalen und mutierten plasmatischen Erbanlagen kommt es zur Entstehung von weißen Streifen bzw. Sektoren. Es wird angenommen, daß es sich bei den vorliegenden plasmatischen Veränderungen um solche der Plastiden, um Plasmomutationen handelt.

Die erhaltenen Ergebnisse werden mit bereits beschriebenen Fällen geninduzierter Mutationen des Plasmotypus verglichen. Übereinstimmungen und Unterschiede werden diskutiert.

### Summary

By means of X-irradiation a green-white striped mutant originated from the two-rowed spring barley variety Haisa. This gave rise to the line Mut. 4205, which consists of three groups of plants: pure green (about 5%), green-white striped (60%), and white seedlings (35%), the latter dying in the seedling stage. The striped plants show all gradations of striping (Fig. 1, 2). Occasionally in all families there are also striped plants with single pure white culms and spikes (with viable seeds).

The progenies of green plants resp. spikes consist of green (about 10%), striped (80%), and white seedlings (10%). In progenies of striped heads the percentage of white seedlings is usually higher, the percentage of green seedlings is lower. The greater the white portion of the parental head, the greater is, in general, the percentage of white and striped seedlings in the progeny. Pure white heads give only white offspring (Table 1, 2, 3).

In the  $F_1$  from crosses between Mut. 4205 (green, striped, and white heads) and Haisa, differences between reciprocal crosses are observed. If Haisa, or a green head of Mut. 4205, is the female parent, all  $F_1$  plants are green. A white head as female parent produces only white  $F_1$  plants, and a striped head as female gives green, striped, and white  $F_1$  plants (Table 4). That is, the chlorophyll deficiency is inherited purely maternally.

All  $F_2$  (progenies of green  $F_1$  plants) segregate in a monohybrid ratio (3 pure green:1 tendency to green-white striping) (Table 5, 6). Most of the recessive homozygotes are striped, a small proportion are green, and only some (2 to 3%) are white. The percentage of white seedlings among the homozygous recessive  $F_2$  plants is lower than within the progenies of green plants of the mutant line. The reasons for this are discussed. The results obtained in  $F_2$  have been confirmed in  $F_3$  (Table 7, 8, 9) and  $F_4$ .

The name *albostrians* (*as*) is given to the gene studied. The line Mut. 4205 is *as as*, the control variety Haisa is *As As*.

The recessive allele *as* induces in most of its homozygotes (but not in the heterozygotes) the mutation

of extranuclear hereditary factors, which are inherited purely maternally. Cells containing only mutated extranuclear factors are white. This mutation is stable, even after replacing the *as* alleles by *As*. Normal and mutated extranuclear factors are sorted out, at random, during vegetative divisions. Whether white stripes or sectors, white heads, or entirely white seedlings occur, depends upon the developmental stage in which extranuclear mutation and subsequent sorting-out take place.

It is assumed that the extranuclear mutations, we are dealing with in the present case, are mutations of the plastids (plastome-mutations), because the speed of sorting-out is apparently rapid. Mixed cells containing two distinct types of plastids have not yet been found.

The present results are compared with the two previous cases of gene-induced extranuclear mutations in barley (Sô and IMAI in Japan, ARNASON et al. in Canada). The similarities and differences are discussed.

### Literatur

1. ARNASON, T. J., J. B. HARRINGTON and H. A. FRIESEN: Inheritance of variegation in barley. *Canad. Journ. Res., Sect. C*, **24**, 145—157 (1946). — 2. ARNASON, T. J., and G. W. R. WALKER: An irreversible gene-induced plastid mutation. *Canad. Journ. Res., Sect. C*, **27**, 172 bis 178 (1949). — 3. BANDLOW, G.: Mutationsversuche an Kulturpflanzen. II. Züchterisch wertvolle Mutanten bei Sommer- und Wintergersten. *Der Züchter* **21**, 357—363 (1951). — 4. HAGEMANN, R.: Plasmatische Vererbung. Die Neue Brehm-Bücherei, Heft 239, Wittenberg: A. Ziemsen Verlag 1959. — 5. HAGEMANN, R.: Das Vorkommen von Mischzellen bei einer Gaterslebener Herkunft des Status *albomaculatus* von *Antirrhinum majus* L. *Kulturpflanze* **8**, 168—184 (1960). — 6. IMAI, Y.: A consideration of variegation. *Genetics* **13**, 544—562 (1928). — 7. IMAI, Y.: An apparently simple inheritance of variegation in *Polygonum orientale*. *Journ. Genet.* **29**, 147—151 (1934). — 8. IMAI, Y.: Variation in the rate of recurring plastid mutations in *Hordeum vulgare* caused by differences in the sowing times. *Genetics* **20**, 36—41 (1935). — 9. IMAI, Y.: Chlorophyll variegations due to mutable genes and plastids. *Ztschr. indukt. Abst. Vererbungsl.* **71**, 61—83 (1936a). — 10. IMAI, Y.: Recurrent auto- and exomutation of plastids resulting in tricolored variegation of *Hordeum vulgare*. *Genetics* **21**, 752—757 (1936b). — 11. MALY, R.: Eine genetisch bedingte Störung der Zelltrennung bei *Paramecium aurelia* var. 4. Ein Beitrag zum Problem der Mutabilität plasmatischer Systeme. *Ztschr. Vererbungsl.* **89**, 397—421 (1958). — 12. PAL, B. P., and S. RAMANUJAM: A new type of variegation in rice. *Indian Journ. Agricult. Sci.* **11**, 170—176 (1941). — 13. RHOADES, M. M.: Genic induction of an inherited cytoplasmic difference. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **29**, 327—329 (1943). — 14. RHOADES, M. M.: Plastid mutations. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* **11**, 202—207 (1946). — 15. RHOADES, M. M.: Gene induced mutation of a heritable cytoplasmic factor producing male sterility in maize. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **36**, 634—635 (1950). — 16. RYŽKOV, V. L.: Mutacii i bolezni chlorofilovogo zerna (russisch). Moskva 1933. — 17. Sô, M.: On the inheritance of variegation of barley (japanisch). *Japan. Journ. Genetics* **1**, 21—36 (1921). — 18. SCHOLZ, F.: Mutationsversuche an Kulturpflanzen. IV. Über den züchterischen Wert zweier röntgeninduzierter nacktkörniger Gerstenmutanten. *Kulturpflanze* **3**, 69—89 (1955). — 19. SCHOLZ, F.: Mutationsversuche an Kulturpflanzen. VII. Untersuchungen über den züchterischen Wert röntgeninduzierter Mutanten verschiedener Merkmalsgruppen bei Sommer- und Wintergerste. *Ztschr. Pflanzenzüchtg.* **38**, 181—220, 225—274 (1957). — 20. SCHOLZ, F., and C. O. LEHMANN: Die Gaterslebener Mutanten der Saatgerste in Beziehung zur Formenmannigfaltigkeit der Art *Hordeum vulgare* L.s.l. I. *Kulturpflanze* **6**, 123—166 (1958). — 21. STUBBE, H., und G. BANDLOW: Mutationsversuche

an Kulturpflanzen. I. Röntgenbestrahlungen von Winter- und Sommergersten. Der Züchter 17/18, 365—374 (1947). — 22. WETTSTEIN, D. von: Nuclear and cytoplasmic factors in development of chloroplast structure and function. Canad. Journ. Bot. 39, 1537—1545 (1961). — 23. WOODS, M. W., and H. G. DU BUY: Hereditary and

pathogenic nature of mutant mitochondria in *Nepeta*. Journ. Nat. Canc. Inst. 11, 1105—1151 (1951). — 24. YASUI, K.: Studies on the maternal inheritance of plastid characters in *Hosta japonica* Aschers. et Graebn. f. *albomarginata* Mak. and its derivatives. Cytologia 1, 192—215 (1929).

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

## Untersuchungen über die Beziehungen zwischen der individuellen Leistung von Luzerneklonen (*Medicago med.* L.) und ihren aus freier bzw. gelenkter Bestäubung hervorgegangenen Nachkommenschaften\*

Von E. KEPPLER und R. STEUCKARDT

Mit 5 Abbildungen

### Einleitung

Mit Hilfe der vegetativen Vermehrung lassen sich von einer Mutterpflanze beliebig viele Teile erzeugen, die alle das gleiche genetische Individuum verkörpern. Derartige Klone sind in der Lage, Typ und Wert der ursprünglichen Einzelpflanzen so weit zu verdeutlichen, daß ihre individuellen Unterschiede klar hervortreten. Damit erhebt sich die Frage, ob bei Klonen der genotypisch bedingte Leistungsanteil bereits genügend stark in Erscheinung tritt, um eine erfolgreiche Selektion von Einzelpflanzen zu ermöglichen. Obwohl einzelne Autoren (JUNGFER 1955, WELLENSIEK 1952, WILSIE und SKORY 1948, CHRISTIE und KALTON 1960) nach gemeinsamer Abblüte „leistungsstarker“ Klone bessere Nachkommenschaften erhielten als bei der entgegengesetzten Kombination, sind die Beziehungen zwischen Mutter- und Tochterleistung im allgemeinen so lose, daß die individuelle Leistung die Nachkommenschaftsprüfungen als Grundlage für die Selektion nicht ersetzen kann. Aber selbst die nach freier Bestäubung gewonnenen Familien reichen für die sichere Differenzierung eines Zuchtmaterials häufig nicht aus, weil bei den modernen Züchtungsmethoden besonderer Wert auf die sogenannte Kombinationseignung gelegt wird. Den hierzu notwendigen diallelen Test haben TYSDAL, KIESSELBACH und WESTOVER (1942) bei Luzerne durch das Polycrossverfahren ersetzt und wesentlich vereinfacht. Die Wirksamkeit des PC-Testes ist aber an eine weitgehende Panmixie gebunden, die für die Luzerne nach Ansicht mancher Autoren (z. B. LESINS 1961) nicht immer in dem erforderlichen Umfang gegeben ist. Andere Bedenken erheben sich durch Versuchsergebnisse, nach denen sich Klonnachkommenschaften nach einem Polycross nicht wesentlich von Familien aus freier Abblüte im Klonfeld unterscheiden haben, der Polycrosstest das Zuchtmaterial also nicht stärker differenziert hat, als es durch eine Familienbeurteilung möglich war (FYFE 1958).

Da am hiesigen Institut ein umfangreiches Klonmaterial zu Züchtungsversuchen an Luzerne bereitstand, war es möglich, einmal der Frage nachzugehen, auf welche Weise der Zuchtwert einer Mutterpflanze am besten erkannt werden kann. In den hier zu schildernden Versuchen wurde besonders drei Fragen nachgegangen:

1. Liefern die Nachkommenschaften frei abgeblühter Klone dem Polycrosstest ebenbürtige und vor allem gleichlautende Informationen für die allgemeine Kombinationseignung?

2. Kann bereits von der individuellen Leistung der Klone oder einer Beurteilung ihrer ertragsbestimmenden Merkmale auf die Nachkommenschaftsleistung oder Kombinationseignung geschlossen werden?

3. Wird durch eine vorhergehende Klonauslese und die gemeinsame Abblüte vorselektierter Klone der Kombinationswert in der betreffenden Selektionsrichtung verstärkt und das Zuchtmaterial richtig erkannt?

Bei den in Dornburg seit 1956 durchgeführten züchtungsmethodischen Versuchen handelt es sich also im wesentlichen um die Frage, ob durch Nachkommenschaftsprüfungen zahlreicher frei abgeblühter Klone die sehr arbeitsaufwendigen Polycrossteste zu umgehen sind, oder ob eine Vorselektion von Klonen bereits so sicher ist, daß Nachkommenschaftsprüfungen nur noch an einem eingeschränkten Material erforderlich werden.

### Material und Methoden

Das Ausgangsmaterial zu den vorliegenden Versuchen stammt zum größten Teil aus alten Luzernesammlungen des Instituts für Pflanzenzüchtung in Halle und wurde durch Thüringer Herkünfte aus Dornburg und Herbsleben (Bez. Erfurt) ergänzt. Aus diesem größeren Mutterpflanzenbestand sind zunächst von 200 Pflanzen Klone zu je 20 Pflanzen gebildet und in einem Klonfeld parzellenweise zu 4×5 Pflanzen (50×50 cm Abstand) ausgepflanzt worden.

Für die Bildung von Klonen hat sich folgende Vermehrungsweise in unseren Versuchen bewährt:

Die Mutterpflanzen wurden Mitte Januar im Gewächshaus angetrieben, so daß Anfang Februar Kopfstecklinge geschnitten werden konnten. Als Bewurzelungssubstrat diente 1955 und 1956 ein Sand-Torfmoß-Gemisch (10:1), in allen späteren Versuchsjahren reiner, mit CaO neutralisierter Torf, der mit Knop'scher Nährlösung auf 80% seiner Wasserkapazität gesättigt wurde. Die Bewurzelung erfolgte nach etwa 3—4 Wochen. Im Sand-Torf-Gemisch bewurzelten durchschnittlich 60%, in reinem Torf bis zu 95% der Stecklinge, wobei zwischen den Klonen größere Unterschiede zu finden waren.

Die im Sommer 1955 ausgepflanzten Klone überwinterten ohne Verluste und ermöglichten anhand des ersten und zweiten Aufwuchses 1956 eine gute

\* Herrn Prof. Dr. Dr. h.c. H. STUBBE zum 60. Geburtstag gewidmet.