

Somatische Konversion (Paramutation) am *sulfurea* Locus von *Lycopersicon esculentum* Mill.

IV. Die genotypische Bestimmung der Konversionshäufigkeit

RUDOLF HAGEMANN

Fachbereich Genetik, Sektion Biowissenschaften, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, DDR

Somatic Conversion (Paramutation) at the *sulfurea* Locus of *Lycopersicon esculentum* Mill.

IV. The Genotypic Determination of the Frequency of Conversion

Summary. 1. Several lines of *Lycopersicon esculentum*, which are heterozygous for a mutant *sulfurea* (*sulf*) allele vary greatly in the percentage of variegated plants among the heterozygotes. This variegation is caused by somatic conversion (paramutation). The different frequency of conversion is due to the presence of different *sulf* alleles. Within the *sulfurea*^{para} (*sulf*^{para}) and *sulfurea*^{variegata} (*sulf*^{var}) groups there are different alleles, which — though indistinguishable in homozygous condition — can be distinguished by their different conversion activity (paramutagenicity) in heterozygotes with *sulf*⁺.

2. The conversion activity (paramutagenicity) of an allele is expressed by the percentage of green-yellow variegated plants among the heterozygotes (e. g. *sulf*^{para-90%} means: 90 plants out of 100, which are heterozygous for this particular *sulf*^{para} allele, are variegated, and 10 are entirely green).

3. The conversion activity (paramutagenicity) of a particular *sulf* allele can be changed by mutations; it can be either increased or decreased.

4. Crosses have been made between *sulf* homozygotes (*Lycopersicon esculentum*, variety Lukullus) and different taxa of the subgenus *Eulycopersicon* (*L. esculentum*: marker stocks, German tomato varieties, distantly related varieties from South and Central America; *L. pimpinellifolium*). Within the subgenus *Eulycopersicon* the frequency of somatic conversion (paramutation) is — within the range of random and modificative fluctuations — determined only by the conversion activity (paramutagenicity) of the special *sulf* allele present. Effects of the genetic background could not be demonstrated. Conversion-stable (non-paramutable) *sulf*⁺ isoalleles have not been found in this subgenus.

5. The *sulf*^{para} group consists of alleles with all possible degrees of conversion activity (paramutagenicity) between 0% and 100% for particular years and average conversion values between 3,6% and 92,9% for several years. The *sulf*^{var} alleles have a lower conversion activity; its maximum is about 12%. No *sulf* alleles have been found which have entirely lost their conversion activity.

6. After crossing *sulf* heterozygotes (*L. esculentum*) with the distantly related species *Lycopersicon hirsutum* (subgenus *Eriopersicon*) and *Solanum pennellii* significant deviations from the expected 3:1 segregation for *sulf* have been found in *F*₂ and *F*₃; there is a distinct deficit of *sulf sulf* seedlings.

In *F*₁ species hybrids somatic conversion (paramutation) occurred very seldom (less than 2%). However in *F*₂ of both crosses some progenies had frequencies of conversion up to 9,3% (*L. esc.* × *L. hirs.*) and 8,5% (*L. esc.* × *Sol. pen.*). In *F*₃ some progenies had frequencies which were slightly higher than those in *F*₂. In *F*₄ a progeny has had a frequency of conversion of 61,7%.

7. In *F*₁, *F*₂, *F*₃ and *F*₄ of these species hybrids the *sulf*⁺ allele is from *L. hirsutum* or *S. pennellii* and the *sulf* allele is from *L. esculentum*; i.e. the system *sulf*⁺ — *sulf* is always the same. Therefore the differences in the conversion frequency between *F*₁ and *F*₂, *F*₃ and *F*₄ respectively indicate an influence of the genetic background. The genetic background of the subgenus *Eulycopersicon* allows the full expression of the conversion system *sulf*⁺ — *sulf*. Genes of *L. hirsutum* or *S. pennellii*, however, intensely inhibit the occurrence of somatic conversion in *F*₁. Genetic recombination in the species hybrids leads to the occurrence of genotypes in *F*₂, *F*₃ and *F*₄ which allow conversion to take place more frequently.

8. In the discussion the results obtained with the *sulf* system of the tomato are compared with those of the analysis of the paramutation systems at the *R* and *B* locus in *Zea mays*, at the *cruciata* locus in *Oenothera* and in the rogue heterozygotes of *Pisum sativum*.

In Tomatenpflanzen, die heterozygot für ein Mutantenallel der *sulfurea*-Serie sind, tritt ein besonderer Typ genetischer Instabilität auf. In zwei vorhergehenden Arbeiten dieser Publikationsreihe (HAGEMANN 1958, 1966) wurden die Beweise dafür dargestellt, daß in den *sulf*⁺ *sulf* Pflanzen somatische Konversion (Paramutation) auftritt: Das im homozygoten Zustand stabile Normalallel *sulf*⁺ wird in den vegetativen Zellen von *sulf*⁺ *sulf* Heterozygoten unter dem Einfluß des im selben Zellkern vorhande-

nen *sulf* Allels instabil und wird gehäuft und irreversibel in ein *sulf* Mutantenallel umgewandelt, entweder in ein *sulf*^{para} oder in ein *sulf*^{var} Allel.

Nachdem das Auftreten von somatischer Konversion (Paramutation) in den *sulfurea* Heterozygoten festgestellt war, wandten wir uns — neben anderen Problemen — der Frage zu, welche Faktoren die Häufigkeit des Auftretens von somatischer Konversion bestimmen und beeinflussen. Mehrere Versuchsreihen führten zu dem etwas überraschenden Ergeb-

nis, daß Außenfaktoren (Temperatur, Beleuchtung, Ernährung) die Konversionshäufigkeit praktisch kaum beeinflussen (HAGEMANN 1963, 1965 a). Demgegenüber zeigte sich sehr bald, daß die Konversionshäufigkeit (Scheckungshäufigkeit) ganz klar von genetischen Faktoren abhängt. Die Darstellung der genotypischen Bestimmung der Konversionshäufigkeit ist der Gegenstand dieser Arbeit. Es wird gezeigt, daß die Konversionshäufigkeit innerhalb der Untergattung *Eulycopersicon* praktisch ausschließlich von der Konversionsaktivität (Paramutagenität) des jeweils vorhandenen *sulf* Mutantallels abhängt, während nach Artkreuzungen mit *Lycopersicon hirsutum* (Untergattung *Eriopersicon*) und *Solanum pennellii* in den Kreuzungsnachkommenschaften ein hemmender Einfluß des genotypischen Milieus nachweisbar wird, welcher das Konversions-(Paramutations-)System *sulf*⁺—*sulf* überlagert.

Material und Ergebnisse

A. Die Variabilität der Konversionshäufigkeit in verschiedenen Linien innerhalb der Sorte 'Lukullus' von *Lycopersicon esculentum*

Die erste chlorophylldefekte *sulfurea* Mutante trat nach Röntgenbestrahlung von Samen der Tomatensorte 'Lukullus' im Jahre 1949 auf (ausführliche Schilderung bei HAGEMANN 1958). Alle seitdem von uns bearbeiteten, für *sulfurea* homozygoten oder heterozygoten Linien hängen in ihrer Entstehung unmittelbar oder mittelbar mit dieser erstmalig aufgetretenen *sulfurea* Mutante zusammen.

Seit mehr als zehn Jahren werden in unserem Material verschiedene Linien getrennt weitergeführt, die heterozygot für *sulf* sind. Zwischen diesen Linien und ebenso zwischen verschiedenen Kreuzungsnachkommenschaften zeigten sich große Unterschiede im Prozentsatz gescheckter heterozygoter Pflanzen. Die in verschiedenen Linien gefundenen Prozentsätze gescheckter Pflanzen reichen von 0 bis 100% Heterozygotenscheckung.

Die Heterozygotenscheckung wurde folgendermaßen bestimmt: Von spaltenden Nummern (3 *sulf*⁺:1 *sulf sulf*) wurden, wenn möglich, 100 Pflanzen mit grünen Kotedonen (*sulf*⁺) im Freiland ausgepflanzt und die Anzahl der unter ihnen auftretenden gescheckten Pflanzen bestimmt. Um den Prozentsatz der Heterozygotenscheckung zu berechnen, wurde ein ideales Spaltungsverhältnis von 1 *sulf*⁺*sulf*⁺:2 *sulf*⁺*sulf* (:1 *sulf sulf*) vorausgesetzt und die Zahl der Gescheckten auf zwei Drittel der vorhandenen Pflanzen bezogen (von 100 also 66,7). Zufällige Abweichungen von diesem idealen Verhältnis führen bei Linien mit sehr hoher Scheckungshäufigkeit zu Werten über 100%; die hierfür erhaltenen Scheckungsprozentsätze werden in den Tabellen mit ~ 100% angegeben. Bei Kreuzungsnachkommenschaften (F₁-Pflanzen) kann die Anzahl der Gescheckten unmittelbar in Prozent aller geprüften Pflanzen ausgedrückt werden.

In Tabelle 1 sind die Scheckungsprozentsätze verschiedener Linien in aufeinanderfolgenden Jahren zusammengestellt. Die Einzelergebnisse zeigen, daß die Scheckungsprozentsätze in derselben Linie in

aufeinanderfolgenden Jahren beträchtliche Schwankungen aufweisen. Diese Variabilität der Scheckungshäufigkeit kann verschiedene Ursachen haben:

I. An einigen Linien zeigen sich deutlich Unterschiede im Scheckungsprozentsatz, die auf *modifikative* bzw. *zufällige* Schwankungen zurückzuführen sind.

So liegen die Scheckungswerte der meisten Nachkommenschaften, die auf die Nr. 365/1956 (*pura*) zurückgehen, in der Spanne zwischen 0% und 9,4% (Tab. 1, Zeilen 1 und 2) und ergeben einen Mittelwert von 3,6%. Bei den mit Nr. 208/1956 (*vag*) und mit Nr. 332/1956 (*vag*) beginnenden Linien liegen die Scheckungswerte zwischen 1,5% und 12,0% (Tab. 1, Zeilen 28 und 29) bzw. 0% und 7,5% (Tab. 1, Zeilen 30–37) und ergeben die Mittelwerte 6,3% und 1,8%. Dieselbe Erscheinung, d. h. eine relativ enge Gruppierung der Scheckungsprozentsätze um einen Mittelwert, zeigt sich auch in mehreren Linien mit ziemlich hohen Scheckungswerten. So liegen die Scheckungswerte der mit Nr. 238/1956 (*pura*) beginnenden Linie zwischen 73,5% und 100% (Tab. 1, Zeile 7), die Werte aller Nachkommenschaften von 241/1957 (*pura*) zwischen 34,5% und 78,0% (Tab. 1, Zeilen 18–24) und die Werte der mit Nr. 220/1956 (*pura*) beginnenden Linie zwischen 88,5% und 100% (Tab. 1, Zeile 25).

Daß es sich hier (wohl praktisch ausschließlich) um modifikative bzw. zufällige Schwankungen handelt, ist gut an den Fällen zu demonstrieren, in denen Saatgut von derselben Elternpflanze in verschiedenen Jahren wiederholt ausgesät wurde zur Bestimmung der jeweiligen Scheckungsprozentsätze. Neben Fällen völliger Übereinstimmung der Scheckungswerte (Tab. 1, Zeilen 1 und 30) traten bei anderen Nummern zwischen verschiedenen Jahren Unterschiede auf, welche dieselbe Größenordnung erreichten wie die oben erwähnten Unterschiede in aufeinanderfolgenden Generationen (Tab. 1, Zeile 2: Diff. 6,4; Zeile 8: Diff. 6,0; Zeile 9: Diff. 7,5; Zeile 18: Diff. 3,0; Zeile 19: Diff. 15,0; Zeile 20: Diff. 1,1; Zeile 28: Diff. 1,3; Zeile 31: Diff. 6,0; Zeile 32: Diff. 1,5).

Diese Resultate sind am einfachsten durch die Annahme zu erklären, daß die verschiedenen Linien jeweils ein ganz bestimmtes *sulf*^{*pura*} oder *sulf*^{*vag*} Allel enthalten, welches das Auftreten von Konversionen in einer charakteristischen Häufigkeit bewirkt. Die verschiedenen Linien haben demnach *sulf* Allele mit verschiedener „Konversionsaktivität“ („Paramutagenität“). Die meisten der von der Nr. 365/1956 (Tab. 1, Zeile 1) abstammenden *sulf* Heterozygoten tragen ein *sulf*^{*pura*} Allel mit einer durchschnittlichen Konversionsaktivität von 3,6% (s. o.), während die Nachkommenschaften von 241/1957 (Tab. 1, Zeilen 18–24) ein *sulf*^{*pura*} Allel mit der Konversionsaktivität von 54,1% enthalten. Die mit der Nr. 332/1956 beginnende Linie (Tab. 1, Zeilen 30–37) trägt ein *sulf*^{*vag*} Allel mit einer Konversionsaktivität von 1,8%.

Für die Mitwirkung von Modifikationsgenen an der Bestimmung der Scheckungshäufigkeit in diesen Linien gibt es, wie bereits bei HAGEMANN (1958) begründet, keine Hinweise.

II. In mehreren anderen Fällen kann klar demonstriert werden, daß ganz plötzliche, markante Veränderungen der Scheckungshäufigkeit auftreten, die dann innerhalb bestimmter Grenzen konstant bleiben. Diesen Veränderungen liegen *Mutationen* zu-

Tabelle 1. Die Scheckungshäufigkeit in verschiedenen, für *sulf* spaltenden Linien

Zeile	<i>sulf</i> Allelen- gruppe	1956		1957		1958		1959		1960	
		Nr.	Scheckk.%								
1	<i>pura</i>	365	7,5	145	1,5	588	0,0				0,0
2								1084	3,0		9,4
3	<i>pura</i>			143	85,5	546	79,5	1055	94,5		
4	<i>pura</i>	354	87,0	372	97,5	955	~100				
5						949	~100	1459	51,5		
6								1463	78,0		
7	<i>pura</i>	238	73,5	447	73,5	1119	100	1656	~100		
8	<i>pura</i>	219	55,5	332	52,5	874	64,5				58,5
9								1373	15,0		22,5
10										1290	18,0
11										1294	30,0
12										1295	37,5
13										1298	56,6
14										1293	57,0
15										1297	63,0
16										1289	81,1
17										1292	~100
18	<i>pura</i>			241	55,5						52,5
19						718	49,5				34,5
20								1231	42,0		40,9
21										1212	53,5
22										1217	60,0
23										1216	73,5
24										1213	78,0
25	<i>pura</i>	220	100,0	463	88,5	1181	93,0	1701	90,0		
26	<i>pura</i>	155	16,7	382	30,0	1011	7,5	1538	12,0		
27								1535	84,0		
28	<i>vag</i>	208	1,5	109	1,5	502	9,0				7,7
29								1000	12,0		
30	<i>vag</i>	332	1,5	121	0,0						0,0
31						517	6,0				0,0
32								1019	1,5		0,0
33										1069	0,0
34										1071	0,0
35										1076	1,5
36										1073	3,0
37										1075	7,5

Die in derselben Zeile hintereinander stehenden Nachkommenschaften stammen jeweils voneinander ab; außerdem auch die in aufeinanderfolgenden Zeilen stehenden und mit Pfeilen verbundenen Nachkommenschaften. Sind in derselben Zeile zwei Scheckungsprozentätze durch Pfeile direkt verbunden, so bezeichnen sie die Tatsache, daß Pflanzen derselben Nachkommenschaft in verschiedenen Jahren ausgepflanzt und auf ihren Scheckungsprozentatz geprüft wurden.

grunde, welche die Konversionsaktivität eines Allels verändern.

So ist in einer Pflanze der Nr. 365/1956, welche einen Scheckungsprozentatz von 7,5 hatte (und einen Durchschnitt von 3,6%, s. o.), ein *sulfpura* Allel aufgetreten, das eine durchschnittliche Konversionsaktivität von 86,5% aufweist (Tab. 1, Zeile 3: Einzelwerte 85,5%, 79,5%, 94,5%). Hier ist aus einem *sulfpura* Allel mit der Konversionsaktivität von 3,6% mutativ ein *sulfpura* Allel mit der Konversionsaktivität von 86,5% entstanden (vgl. HAGEMANN 1958, S. 602). In Tabelle 1 sind noch mehrere Fälle verzeichnet, die ähnlich sind. Der Vergleich der Zeilen 26 und 27 zeigt, daß aus einer Linie, deren Scheckungswerte zwischen 7,5% und 30% schwankten (Mittelwert 16,5%), eine Nachkommenschaft mit einem Scheckungsprozentatz von 84% entstanden ist. Aus den Werten in den Zeilen 4–6 ist zu ersehen, daß es auch eine mutative Veränderung von sehr hoher Konversionsaktivität (100%) zu niedriger (51,5%) gibt.

Außer diesen extremen Fällen, in denen der Unterschied zum Scheckungswert der Ausgangslinie so groß ist, daß modifikative Schwankungen mit

Sicherheit auszuschließen sind, gibt es nun eine große Fülle von Unterschieden, die nicht ganz so groß sind, aber dennoch Modifikationsschwankungen übertreffen (Tab. 1). So weichen z. B. die von Nr. 1373/1959 abstammenden Linien (Tab. 1, Zeilen 10–17) mit ihren Scheckungswerten zwischen 18,0% und 100% so stark voneinander ab, daß auch hier sicher mutative Veränderungen anzunehmen sind. Dabei muß es aber einer genaueren, über mehrere Generationen fortzuführenden Analyse vorbehalten bleiben zu entscheiden, wo die Grenze zwischen mutativen Abweichungen und modifikativen bzw. zufälligen Schwankungen liegt.

B. Die Bestimmung der Konversionshäufigkeit in Bastarden

Die Gattung *Lycopersicon* wird in zwei Untergattungen gegliedert (LEHMANN 1955):

den Subgenus *Eulycopersicon* C. H. Muller mit den Arten *L. esculentum* und *L. pimpinellifolium* und

den Subgenus *Eriopersicon* C. H. Muller mit den Arten *L. peruvianum*, *L. cheesmanii*, *L. hirsutum*, *L. glandulosum* und (nach RICK und LAMM 1955) *L. chilense*.

Das erste Mutantenallel der *sulfurea* Serie entstand nach Röntgenbestrahlung in einer Pflanze der Sorte 'Lukullus' von *L. esculentum*. Oft ist gefunden worden, daß die Wirkung bestimmter Gene von dem jeweiligen idiotypischen Milieu verändert wird. Daher erhob sich die Frage, ob die Scheckungshäufigkeit in Heterozygoten, die aus der Kreuzung von *sulf* Homozygoten mit anderen Sippen entstanden sind, genauso groß ist wie in Heterozygoten innerhalb der Sorte 'Lukullus'. Zum anderen ist es möglich, daß in der großen Anzahl von Sippen, die mit 'Lukullus' kreuzbar sind, Isoallele des Normalallels *sulf*⁺ (von 'Lukullus') vorkommen, die konversionsstabil sind, d. h. unter der Einwirkung eines heterozygot vorhandenen *sulf* Allels nicht mutieren. Es schien daher geboten, einerseits nach einem Einfluß des idiotypischen Milieus auf die Konversionshäufigkeit und andererseits nach konversionsstabilen Allelen zu suchen.

Beide Fragen wurden bearbeitet an Bastarden zwischen *sulfurea* Homozygoten und

1. Sippen von *L. esculentum* von verschiedenem Verwandtschaftsgrad mit der Sorte 'Lukullus';
2. der Art *L. pimpinellifolium*,
3. der zum Subgenus *Eriopersicon* gehörenden Art *L. hirsutum*, und
4. der Art *Solanum pennellii*.

a) Bastardierungen innerhalb der Art *L. esculentum*. Es sind bisher die F_1 - und größtenteils auch die F_2 -Bastarde aus folgenden Kreuzungen untersucht worden:

sulf (*sulf* ^{pura} oder *sulf* ^{vag}) innerhalb der Sorte 'Lukullus' × Mutantenstämme

a, *hl*; *ah*; *aw*; *bu*; *d*; *d* ^{*}; *d* ^{or}; *ga*; *gil*; *H*, *ag*, *dv*, *sp*; *d*, *p*, *s*, *o*, *r*, *y*; *d*, *c*, *a*, *l*, *r*, *y*; *wv*; *Wo Wo* ⁺, *s*
(Mutantenbeschreibung bei BARTON et al. 1955, CLAYBERG et al. 1960 und CLAYBERG et al. 1966).

Zuchtsorten

'Quedlinburger Frühe Liebe', 'Bonner Beste'

Herkünfte¹

Bolivien: Irupara, leg. Niethammer, (LYC 68), var. *bukasovii* Mazk.;

Bolivien: Irupara, leg. Niethammer, (LYC 69), var. *colombianum* Mazk.;

Mittelamerika: Atitlan, leg. Schwanitz, (7137/60), var. *cerasiforme* (Dun.) Alef.;

Mittelamerika: S. Tecla, leg. Schwanitz, (7503/60), provar. *oviforme* (A. Voß) Lehm.;

Mittelamerika: Hueltenango, leg. Schwanitz, (7377/60), provar. *esculentum*.

In Tabelle 2 sind die Scheckungsprozentsätze der einzelnen F_1 -Generationen aus der Kreuzung von *sulf* Homozygoten mit den verschiedenen Mutantenstämmen, Zuchtsorten und Herkunft von *Lycopersicon esculentum* zusammengestellt. Die genaue Auswertung der Tabelle 2 ergibt im einzelnen folgende Resultate:

I. Kreuzungen mit denselben *sulf* Homozygoten oder zumindest mit Homozygoten der gleichen Aussaatnummer ergeben Nachkommenschaften mit sehr ähnlichen Scheckungswerten.

Solche Nachkommenschaften sind in Tabelle 2 durch verbindende Klammern gekennzeichnet. Nach Möglichkeit wurde versucht, eine bestimmte *sulf* Homozygote einmal mit einem Mutantenstamm, mit einer anderen Zuchtsorte (als der Kontrolle 'Lukullus') oder mit einer fremden Herkunft zu kreuzen und zum anderen mit der Kontrolle 'Lukullus'. Die weitgehend übereinstimmenden Scheckungswerte selbst bei Kreuzungen von *sulf* mit süd- und mittelamerikanischen Herkunft zeigen, daß die Scheckungshäufigkeit praktisch nur von der Konversionsaktivität des jeweils verwendeten *sulf* Allels abhängt. Ein Einfluß des idiotypischen Milieus auf die Konversionshäufigkeit ist nicht feststellbar (vgl. HAGEMANN 1958, 1961 b).

II. Die Einzelwerte der Tabelle 2 zeigen darüber hinaus, daß *signifikante Reziproken-Unterschiede nicht auftreten* (vgl. HAGEMANN 1966).

III. Zusammen mit den Werten der Tabelle 1 erlauben die Ergebnisse in Tabelle 2 eine Aussage über für die beiden Allelengruppen *sulf* ^{pura} und *sulf* ^{vag} charakteristischen Stärken der Konversionsaktivität. In der Gruppe *sulf* ^{pura} findet man Allele mit allen möglichen Stärken der Konversionsaktivität; die Einzelwerte für bestimmte Jahre liegen zwischen 0% und 100%, die Durchschnittswerte zwischen 3,6% (s. S. 296) und 92,9% (Tab. 1, Zeile 25). Dagegen haben die *sulf* ^{vag} Allele nur eine geringe Konversionsaktivität; die Einzelwerte für bestimmte Jahre liegen alle zwischen 0% und 12% (Tab. 1), die Durchschnittswerte der zwei intensiver bearbeiteten Linien bei 1,8% und 6,3% (s. S. 296).

Es hat sich als zweckmäßig erwiesen, die in bestimmten Einzelversuchen verwendeten *sulf* ^{pura} und *sulf* ^{vag} Allele direkt durch ihre Konversionsaktivität zu charakterisieren. So besagt z. B. die Kurzbezeichnung *sulf* ^{pura-90%}: das hier vorliegende *sulf* ^{pura} Allel hat eine Konversionsaktivität von 90%, d. h. von 100 für dieses Allel heterozygoten Pflanzen sind 90 gescheckt, 10 sind rein grün. Diese im Jahre 1961 (HAGEMANN 1961 a) eingeführte Bezeichnungsweise hat viele praktische Vorteile gegenüber der ursprüng-

¹ Diese Herkunft erhielt ich von der Abteilung Systematik und Sortiment des Instituts für Kulturpflanzenforschung der DAW in Gatersleben; sie sind durch die Nummer im Tomatensortiment gekennzeichnet.

Tabelle 2. Die Scheckungshäufigkeit in F_1 -Generationen aus der Kreuzung von *sulf* Homozygoten mit verschiedenen Sippen von *Lycopersicon esculentum*

Nr. d. F_1	Kreuzungspartner	Anzahl der F_1 -Pflanzen			Scheck. %	
		gesamt	grün	ge- scheckt		
I. <i>sulf sulf</i> × Mutantenstämme						
1907/60	ah	× 553/58 (P8 <i>pura</i>)	20	10	10	50,0
1918/60	ah	× 341/59 (P101 <i>vag</i>)	20	19	1	5,0
1922/60	aw	× 553/58 (P8 <i>pura</i>)	20	6	14	70,0
1931/60	aw	× 327/59 (P90 <i>vag</i>)	20	20	—	0
1937/60	bu	× 833/58 (P48 <i>pura</i>)	20	12	8	40,0
1938/60	bu	× 348/59 (P110 <i>vag</i>)	19	19	—	0
1947/60	d	× 143/58 (P17 <i>pura</i>)	20	16	4	20,0
1949/60	dx	× 833/58 (P48 <i>pura</i>)	20	2	18	90,0
1950a/60	dx	× 327/59 (P92 <i>vag</i>)	20	18	2	10,0
1963/60	dcr (= <i>robcrisp</i>)	× 143/58 (P17 <i>pura</i>)	20	—	20	100,0
1965/60	dcr (= <i>robcrisp</i>)	× 327/59 (P83 <i>vag</i>)	20	20	—	0
570/61	500 (d, p, s, o, r, y)	× 1969a/60 (P24 <i>pura</i>)	19	1	18	94,7
584/61	503 (d, c, a, l, r, y)	× 1978/60 (P31 <i>pura</i>)	20	19	1	5,0
588/61	503 (d, c, a, l, r, y)	× 1988/60 (P16 <i>pura</i>)	31	13	18	58,1
739—740/62	535/61 (<i>pura</i>)	× 888/61 (<i>wv</i>)	8	—	8	100,0
685/62	K0 Lukullus	× 535/61 (P2 <i>pura</i>)	100	—	100	100,0
741/62	536/61 (P10 <i>pura</i>)	× 888/61 (<i>wv</i>)	80	32	48	60,0
745/62	549/61 (P68 <i>pura</i>)	× 888/61 (<i>wv</i>)	26	12	14	53,9
708/62	K0 Lukullus	× 549/61 (P63 <i>pura</i>)	79	21	58	73,4
747/62	552/61 (P86 <i>pura</i>)	× 888/61 (<i>wv</i>)	17	1	16	94,1
718/62	K0 Lukullus	× 552/61 (P83 <i>pura</i>)	97	19	78	80,4
752/62	1029/61 (P140 <i>vag</i>)	× 888/61 (<i>wv</i>)	100	99	1	1,0
888/62	522/61 (<i>ga</i>)	× 536/61 (P12 <i>pura</i>)	97	20	77	79,4
915/62	888/61 (<i>wv</i>)	× 536/61 (P29 <i>pura</i>)	59	5	54	91,5
2034/63	527/62 (a, hl)	× 542 (P1 <i>pura</i>)	50	4	46	92,0
2036/63	527/62 (a, hl)	× 542 (P3 <i>pura</i>)	70	7	63	90,0
2039/63	527/62 (a, hl)	× 542 (P3 <i>pura</i>)	69	3	66	95,7
II. <i>sulf sulf</i> × Zuchtsorten						
97/58	Frühe Liebe	× 111/57 (P119 <i>vag</i>)	20	18	2	10,0
99/58	Frühe Liebe	× 1/57 (P80 <i>pura</i>)	8	1	7	87,5
102/58	Frühe Liebe	× 447/57 (P170 <i>pura</i>)	20	19	1	5,0
103/58	Bonner Beste	× 16/57 (P142 <i>pura</i>)	40	38	2	5,0
III. <i>sulf sulf</i> × fremde Herkünfte						
91/58	Herk. Bolivien (LYC 68)	× 111/57 (116 <i>vag</i>)	99	89	10	10,1
92/58	Herk. Bolivien (LYC 68)	× 1/57 (P80 <i>pura</i>)	100	14	86	86,0
595/61	Herk. Bolivien (LYC 69)	× 1969a/60 (P22 <i>pura</i>)	39	20	19	48,7
664/61	K0 Lukullus	× 1969a/60 (P22 <i>pura</i>)	22	1	21	95,5
621/61	Herk. Mitt.-Am. (7137/60)	× 1969a/60 (P22 <i>pura</i>)	20	7	13	65,0
600/61	Herk. Bolivien (LYC 69)	× 1970a/60 (P27 <i>pura</i>)	27	6	21	77,8
670/61	K0 Lukullus	× 1970a/60 (P27 <i>pura</i>)	60	18	42	70,0
607/61	Herk. Bolivien (LYC 68)	× 1966a/60 (P2 <i>pura</i>)	60	3	57	95,0
658/61	K0 Lukullus	× 1966a/60 (P2 <i>pura</i>)	60	1	59	98,3
615/61	Herk. Mitt.-Am. (7377/60)	× 1966a/60 (P2 <i>pura</i>)	20	—	20	100,0
658/61	K0 Lukullus	× 1966a/60 (P2 <i>pura</i>)	60	1	59	98,3
624/61	Herk. Mitt.-Am. (7503/60)	× 1966a/60 (P2 <i>pura</i>)	18	3	15	83,3
658/61	K0 Lukullus	× 1966a/60 (P2 <i>pura</i>)	60	1	59	98,3

lich (HAGEMANN 1958) angewandten durchgehenden Numerierung der in verschiedenen Linien vorhandenen *sulf* Allele.

b) Bastarde mit *Lycopersicon pimpinellifolium*. Die in Tabelle 3 zusammengestellten Resultate von Kreuzungen zwischen *sulf* Homozygoten und *Lycopersicon pimpinellifolium* führen zum selben Schluß wie die Bastardierungen von *L. esculentum*:

Die Konversionshäufigkeit in den Bastarden wird von der Konversionsaktivität der jeweils verwendeten *sulf* Allele bestimmt.

Interessant ist hierbei auch der Vergleich zwischen den Scheckungswerten von F_1 und F_2 . Die F_2 127/59 (*L. pimp.* × *sulf^{vag}*) hatte einen Scheckungsprozentsatz von 3,2%; die davon abstammenden F_2 -Generationen 1529/60 und 1530/60 stimmen mit ihren Wer-

Tabelle 3. Die Scheckungshäufigkeit nach Kreuzung von *sulf* Homozygoten mit *Lycopersicon pimpinellifolium*

Nr.	Kreuzungspartner	Anzahl der Pflanzen			Scheck. %	
		gesamt	grün	gescheckt		
I. F₁						
60/59	<i>L. pimp.</i>	× 227/58 (P26 <i>pura</i>)	60	19	41	68,3
127/59	<i>L. pimp.</i>	× 840/58 (P39 <i>vag</i>)	31	30	1	3,2
169/59	<i>L. pimp.</i>	× 218/58 (P118 <i>pura</i>)	20	4	16	80,0
629/61	513/60 (<i>L. pimp.</i>)	× 1966a/60 (P2 <i>pura</i>)	11	—	11	100,0
658/61	K0 Lukullus	× 1966a/60 (P2 <i>pura</i>)	60	1	59	98,3
765/62	551/61 (P80 <i>pura</i>)	× 518/61 (<i>L. pimp.</i>)	19	—	19	100,0
879/62	518/61 (<i>L. pimp.</i>)	× 552/61 (P102 <i>pura</i>)	17	—	17	100,0
770/62	1044/61 (P181 <i>vag</i>)	× 518/61 (<i>L. pimp.</i>)	80	73	7	8,8
II. F₂						
1529/60	F ₁ : 127 II 3/59	(<i>L. pimp.</i> × <i>vag</i>)	100	96	4	6,0
1530/60	F ₁ : 127 II 1/59	(<i>L. pimp.</i> × <i>vag</i>)	99	94	5	7,6
1533/60	F ₁ : 169 I 8/59	(<i>L. pimp.</i> × <i>pura</i>)	100	48	52	78,0

ten 6,0% und 7,6% bei Berücksichtigung modifizativer Schwankungen recht gut damit überein. Die F₁ 169/59 (*L. pimp.* × *sulf^{pura}*) hatte einen Scheckungswert von 80,0%, dem der Wert 78,0% der dazugehörigen F₂ 1533/60 fast völlig gleicht. Diese gute Übereinstimmung zwischen den Werten F₁ und F₂ spricht besonders eindeutig gegen die Mitwirkung von Modifikationsgenen.

Die in den Abschnitten a) und b) geschilderten Ergebnisse sind dahingehend zusammenzufassen, daß innerhalb des Subgenus *Eulycopersicon* ein Einfluß des idiotypischen Milieus auf die Konversionshäufigkeit in *sulf⁺ sulf* Heterozygoten nicht feststellbar ist. Hinweise auf das Vorkommen konversionsstabiler *sulf⁺* Isoallele wurden ebenfalls nicht gefunden. Vielmehr ist innerhalb des Subgenus *Eulycopersicon* offenbar ausschließlich das jeweils vorliegende *sulf* Allel entscheidend; seine Konversionsaktivität bestimmt die Scheckungshäufigkeit.

c) Die Konversionshäufigkeit nach „entfernter“ Bastardierung. Ganz andere Ergebnisse als die Bastardierungen innerhalb des Subgenus *Eulycopersicon* brachten Kreuzungen von *sulf* Heterozygoten mit Pflanzen von *Lycopersicon hirsutum* (Subgenus *Eriopersicon*) und *Solanum pennellii*.

Da der Erfolg von Kreuzungen zwischen *L. esculentum* und *L. hirsutum* bzw. *Solanum pennellii* nach der Erfahrung mehrerer Autoren (z. B. Rick 1960) sehr von der Kreuzungsrichtung abhängt, wurde stets *L. esculentum* als weiblicher Kreuzungspartner verwendet. Bei den vorliegenden Kreuzungen wurden *sulf⁺ sulf* Pflanzen (deren Heterozygotie sich durch das Auftreten von Grün-Gelb-Scheckung an einem Ast zeigte) mit Pollen von *L. hirsutum* oder *Solanum pennellii* bestäubt. Der Samenansatz war befriedigend. Es wurden alle Samen ausgesät und alle erhaltenen Pflanzen im Freiland bzw. in Frühbeetkästen ausgepflanzt. Die F₁ bestand — auf Grund der durchgeführten Kreuzungen — aus *sulf⁺ sulf⁺* und *sulf⁺ sulf* Pflanzen. Es wurde von einer größeren Anzahl F₁-Pflanzen geerntet, um aus dem Auftreten oder Fehlen von Spaltungen (grün:gelb) in der F₂ auf die Anzahl der *sulf⁺ sulf⁺* und *sulf⁺ sulf*-Formen in der F₁ rückschließen zu können. Mehrere spaltende F₂-Nummern wurden weitergeführt.

An den F₁-Pflanzen aus den Kreuzungen mit *L. hirsutum* und *Solanum pennellii* trat Grün-Gelb-Scheckung nur ganz selten auf: nur jeweils 1 Pflanze von 112 Bastarden mit *L. hirsutum* und von 202 Bastarden mit *S. pennellii* war gescheckt, und zwar in geringem Maße. Da für die Kreuzungen *sulf^{pura}* Allele mit hoher Konversionsaktivität verwendet wurden, ergibt sich bereits aus diesen F₁-Werten, daß die Konversionshäufigkeit nach „entfernten“ Bastardierungen offenbar in anderer Weise bestimmt wird als innerhalb des Subgenus *Eulycopersicon*.

Die Nachkommenschaften derjenigen Artbastarde, die *sulf⁺ sulf* waren, spalteten in grüne, gelbe und gelb-grün gesprenkelte Keimlinge. Einige dieser F₂-Spaltungen sind in Tabelle 4 zusammengestellt (umfangreichere Tabellen bei HAGEMANN 1965 b). Die F₂-Spaltungsverhältnisse weichen oft signifikant von der 3:1-Erwartung ab, und zwar ist ein deutliches, häufig sogar sehr beträchtliches Defizit an *sulf sulf* Keimlingen festzustellen. Die einzelnen Spaltungsverhältnisse liegen in der F₂ *L. esc.* × *L. hirs.* zwischen 4,04:1 und 48,00:1, in der F₂ *L. esc.* × *Sol. pen.* zwischen 2,77:1 und 80,00:1. In den F₃-Generationen zeigten sich entsprechende signifikante Abweichungen vom erwarteten 3:1-Spaltungsverhältnis (Tab. 5).

Zu einem interessanten Ergebnis führt der Vergleich der Scheckungshäufigkeiten in F₁ mit denen in F₂, F₃ und F₄. Die Scheckungsprozentsätze in der F₁ der beiden Kreuzungstypen (*L. esc. sulf⁺ sulf* × *L. hirsutum sulf⁺ sulf⁺* und *L. esc. sulf⁺ sulf* × *Solanum pennellii sulf⁺ sulf⁺*) waren sehr niedrig, sie lagen unter 2% (s. o.). In der F₁ gab es zwar bestimmte Nachkommenschaften, die für *sulf* spalteten und keine Heterozygotenscheckung zeigten. Daneben waren aber Nachkommenschaften mit durchaus beträchtlichen Scheckungshäufigkeiten vorhanden; die Werte lagen in der F₂ *L. esc.* × *L. hirs.* zwischen 1,62% und 9,31%, in der F₂ *L. esc.* × *Sol. pen.* zeigte eine Nachkommenschaft 8,47% Scheckung. In der F₃ traten — wie in F₂ — neben spaltenden Nach-

Tabelle 4. Die Scheckungshäufigkeit in F_2 -Generationen nach Artkreuzungen mit *L. hirsutum* und *Solanum pennellii*

Nr. d. F_2 1963	Nr. d. F_1 1962	Spaltung im Keimlings- stadium			Anzahl d. F_2 -Pflanzen (aus KN) im Freiland			Scheck.-% b. Vorliegen von 3:1- Spaltung	Korrektur auf Grund der abweichenden F_2 -Spaltung	
		KN	KBT +KB	Sp. Verh.	gesamt	grün	ge- scheckt		Kalk. Anz. Het.*	Korrig. Scheck. %
I. F_2 aus den Kreuzungen <i>L. esculentum</i> (<i>sulf</i> ⁺ <i>sulf</i>) × <i>L. hirsutum</i>										
1133	820 I	1 LN	127	5	25,40:1	67	67	0	0	
1134	820 I	2 LN	123	5	24,60:1	20	20	0	0	
1138	820 I	6 LN	110	21	5,23:1	—	—	—	—	
1139	823	1 LN	118	17	6,94:1	98	98	0	0	
1144	823	6 LN	115	22	5,22:1	80	79	1	1,88	45,71
1145	823	7 LN	108	19	5,68:1	90	90	0	0	2,19
1147	823	9 LN	59	10	5,90:1	39	37	2	7,69	21,48
1148	823	10 LN	144	3	48,00:1	—	—	—	—	9,31
1149	823	11 LN	101	25	4,04:1	100	99	1	1,50	61,60
1153	820 I	11 AN	85	10	8,50:1	59	58	1	2,54	28,94
II. F_2 aus den Kreuzungen <i>L. esculentum</i> (<i>sulf</i> ⁺ <i>sulf</i>) × <i>Solanum pennellii</i>										
1113	806 I	1 LN	115	32	3,59:1	88	88	0	0	
1115	806 I	3 LN	98	3	32,66:1	—	—	—	—	
1116	806 I	5 LN	61	22	2,77:1	—	—	—	—	
1118	813	1 LN	160	2	80,00:1	100	100	0	0	
1119	813	2 LN	66	18	3,66:1	56	53	3	8,04	35,41
1120	813	3 LN	55	19	2,89:1	20	20	0	0	8,47
1123	813	6 LN	135	4	33,75:1	100	100	0	0	
1128	813	11 LN	86	18	4,77:1	87	87	0	0	

* Die Häufigkeit der Heterozygoten unter den KN-Pflanzen wurde auf Grund der Hardy-Weinberg-Regel errechnet. KN Keimblätter grün (= *sulf*⁺.) KB, KBT Keimblätter gelb bzw. gesprenkelt (= *sulf sulf*).

Tabelle 5. Die Scheckungshäufigkeit in F_3 -Generationen nach Artkreuzungen mit *L. hirsutum* und *Solanum pennellii*

Nr. d. F_3 1964	Nr. d. F_2 1963	Spaltung im Keimlings- stadium			Anzahl d. F_3 -Pflanzen (aus KN) im Freiland			Scheck.-% b. Vorliegen von 3:1- Spaltung	Korrektur auf Grund der abweichenden F_3 -Spaltung	
		KN	KBT +KB	Sp. Verh.	gesamt	grün	ge- scheckt		Kalk. Anz. Het.	Korr. Sch.%
I. F_3 aus den Kreuzungen <i>L. esculentum</i> (<i>sulf</i> ⁺ <i>sulf</i>) × <i>L. hirsutum</i>										
860	1144 I	13 LN	142	23	6,17:1	100	100	0	0	
864	1144 III	5 LN	88	2	44,00:1	77	77	0	0	
870	1147 I	1 LN	209	47	5,82:1	140	140	0	0	
876	1147 I	19 LN	13	2	6,50:1	11	11	0	0	
880	1147 II	4 LN	nicht ausgewertet		55	46	9	24,54		
883	1147 II	8 LN	45	2	22,50:1	32	31	1	4,69	10,93
894	1149 IV	6 LN	nicht ausgewertet		53	50	3	8,49		9,15
II. F_3 aus den Kreuzungen <i>L. esculentum</i> (<i>sulf</i> ⁺ <i>sulf</i>) × <i>Solanum pennellii</i>										
847	1113 I	6 LN	76	17	4,47:1	45	45	0	0	
850	1118 I	3 LN	43	4	1,75:1	71	71	0	0	
851	1119 I	1 LN	10	4	2,50:1	14	13	1	10,72	9,75
852	1119 I	2 LN	79	17	4,64:1	82	78	4	7,32	48,24
855	1128 II	1 LN	39	3	13,00:1	31	30	1	4,84	13,07
857	1128 III	7 LN	61	10	6,10:1	40	40	0	0	7,65

kommenshaften ohne Scheckung auch Nachkommenshaften mit beträchtlicher Heterozygotenscheckung auf. Dabei wiesen einzelne Nachkommenshaften Scheckungsprozentsätze auf, die noch etwas höher lagen als die in der F_2 gefundenen Werte.

In der F_4 der Kreuzung *L. esc.* × *L. hirs.* trat sogar eine Nachkommenschaft mit einem Scheckungswert (korrigiert) von 61,71% auf (Nr. 883/65, Keimschale:

119 grün, 47 gelb; Freiland: 28 rein grün, 21 gescheckt; kalkulierte Anzahl von Heterozygoten: 34).

Diskussion

Bei höheren Pflanzen sind mehrere Instabilitätssysteme bekannt, in denen somatische Konversion bzw. Paramutation auftritt: In vegetativen Zellen heterozygoter Pflanzen werden bestimmte (kon-

versionsempfindliche, paramutable) Allele unter dem Einfluß anderer (konversionsaktiver, paramutagener) Allele erblich verändert.

Beispiele derartiger genetischer Veränderungen sind: die vorstehend behandelte somatische Konversion (Paramutation) am *sulfurea* Locus von *Lycopersicon esculentum*

die somatische Konversion in *cruciata* Heterozygoten von *Oenothera* (s. RENNER 1958, 1959)

die Paramutation am *R* Locus von *Zea mays* (s. BRINK 1960, 1964, BRINK, STYLES and AXTELL 1968)

die Konversion (Paramutation) am *B* Locus von *Zea mays* (s. COE 1966, 1968)

die genetischen Veränderungen („mass mutation“) in *Rogue* Heterozygoten von *Pisum sativum* (s. BROTHERTON 1923, BATESON 1926, DODDS 1963)

sowie mehrere andere, noch nicht so intensiv analysierte Systeme (vgl. HAGEMANN 1958, 1969).

In diesen verschiedenen Systemen wurden die Fragen der genotypischen Bestimmung der Paramutations- bzw. Konversions-Häufigkeit in ganz verschiedenem Maße und in Abhängigkeit von den jeweiligen Besonderheiten des speziellen Systems in durchaus unterschiedlicher Weise bearbeitet.

Bei der Diskussion der vorliegenden Daten werden jeweils die am *sulf* System erhaltenen Resultate zunächst kurz zusammengefaßt und dann mit den an den anderen Systemen erhaltenen Ergebnissen verglichen.

a) Unterschiedliche Konversionsaktivität (Paramutagenität)

Die beiden Gruppen von *sulf* Mutantallelenn (*sulf^{pura}* und *sulf^{vag}*) bei *Lycopersicon esculentum* enthalten verschiedene Allele mit außerordentlich unterschiedlicher Konversionsaktivität (Paramutagenität). Die Gruppe *sulf^{pura}* besteht aus Allelen mit allen möglichen Stärken der Konversionsaktivität zwischen 0% und 100% für bestimmte einzelne Jahre und Durchschnittswerten zwischen 3,6% und 92,9% für mehrere Jahre. Die *sulf^{vag}* Allele besitzen nur eine geringe Konversionsaktivität, deren Maximum bei etwa 12% liegt. Die Konversionsaktivität (Paramutagenität) eines bestimmten Allels kann mutativ verändert werden, und zwar erhöht oder auch erniedrigt. Innerhalb der gesamten Untergattung *Eulycopersicon* mit den Arten *Lycopersicon esculentum* und *L. pimpinellifolium* wird die Häufigkeit des Auftretens von somatischer Konversion (Paramutation) — mit den zu erwartenden modifikativen und zufälligen Schwankungen — ausschließlich von der Konversionsaktivität (Paramutagenität) des jeweils vorhandenen *sulf* Mutantallels bestimmt.

Von großem Interesse für zahlreiche Experimente wären *sulf* Allele, die gar keine Konversionsaktivität haben. Trotz eifriger Suche in zahlreichen Nach-

kommenschaften konnten wir weder *sulf^{pura}* noch *sulf^{vag}* Allele ohne Konversionsaktivität finden. Es gibt durchaus *sulf^{vag}* und auch *sulf^{pura}* Allele mit sehr geringer Konversionsaktivität (vgl. Tab. 1 und 2); aber ein völliger Verlust der Konversionsaktivität (über mehrere Jahre) war nirgends nachzuweisen.

Paramutagenitätsunterschiede zwischen verschiedenen Allelen hat auch BRINKS Arbeitsgruppe am *R* System von *Zea mays* erfaßt und analysiert. Verschiedene *R^{sc}* Formen (*sc* = self-colored), die mutativ aus dem paramutagenen Allel *Rst* entstanden, wiesen ganz unterschiedliche Grade von Paramutagenität auf. Diese prägen sich allerdings im *R* System nicht wie bei der Tomate in einem verschiedenen Prozentsatz von Heterozygoten aus, in denen Paramutation auftritt. Die Paramutation tritt in allen Individuen auf; es erfolgt eine Reduktion der Pigmentbildungsfähigkeit z. B. des paramutablen Allels *R^r* (vor allem in der Aleuronschicht des Maiskorns). Aber das Ausmaß der Reduktion ist verschieden: stark paramutagene Allele bewirken eine starke Hemmung der Anthocyanbildungsfähigkeit von *R^r*, schwach paramutagene Allele hemmen die Anthocyanbildung (gegenüber der Kontrolle) nur wenig.

Da im *R* System ursprünglich paramutable Allele (z. B. *R^r*) durch die Paramutation selbst in geringem Maße paramutagen werden können, liegt für den *R* Locus — genau wie für den *sulf* Locus — ein ganzes Spektrum verschiedener Allele mit unterschiedlich starker Paramutagenität vor. Sie entstehen im *R* Locus durch Mutationen oder durch interallele Rekombination.

Im Gegensatz zum *sulf* System konnten am *R* Locus aus dem paramutagenen *Rst* mehrfach *R* Allele mit völlig fehlender Paramutagenität isoliert werden (BRINK 1960, 1964, BRINK et al. 1968).

Auch bei der somatischen Konversion in *cruciata* Heterozygoten von *Oenothera* konnten bei verschiedenen Allelen unterschiedliche Stärken der Konversionsaktivität aufgezeigt werden. Außerdem ließen sich in verschiedenen *cruciata* Linien im Laufe der Zeit erbliche Änderungen in der Konversionsaktivität nachweisen, ganz ähnlich wie dies für *sulf* geschildert wurde (RENNER 1958, 1959).

b) Isoallele mit unterschiedlicher Stabilität gegenüber konversionsaktiven (paramutagenen) Allelen

Die Arbeiten innerhalb des Subgenus *Eulycopersicon* ergaben keinerlei Hinweise für die Existenz von *sulf⁺* Isoallelen, die gegenüber der konversionsauslösenden (paramutagenen) Wirkung von *sulf* Allelen völlig stabil („resistent“) oder auch nur graduell stabiler als das *sulf⁺* Allel aus der Sorte 'Lukullus' wären. Alle bisher geprüften *sulf⁺* Allele innerhalb des Subgenus *Eulycopersicon* zeigten die gleiche Konversionsempfindlichkeit (Paramutabilität) wie das aus 'Lukullus' stammende *sulf⁺*. Auch die Prüfung der Nachkommensschaften von entfernten Bastardierungen mit *Lycopersicon hirsutum* (Sub-

genus *Eriopersicon*) und *Solanum pennellii* führte (noch?) nicht zur Isolierung konversionsstabiler *sulf*⁺ Isoallele.

Demgegenüber konnten in anderen Paramutabilitätssystemen derartige partiell oder völlig konversionsstabile (paramutationsresistente) Isoallele erfaßt werden. Die Prüfung zahlreicher Mais-Herkünfte führte zur Isolierung von *R* Allelen, die völlig oder teilweise „resistent“ gegenüber der Wirkung paramutagener *R*st, *R*^{mb} oder *R*^{sc} Allele sind (BRINK 1964).

Auch bei *Oenothera* konnten Fälle von spezifischer Konversionsstabilität erfaßt werden. So erfolgt in Bastarden des Typs *albicans* (*cr*) · *hookeri* (*Cr*) keine Konversion (RENNER 1958, 1959).

Bei *Pisum sativum* konnten verschiedene Isoallele des Allels *x* für normal breite Blattform erfaßt werden, die in unterschiedlichem Maße stabil gegenüber der paramutagenen, konversionsauslösenden Wirkung des Rogue Allels *X* sind. Das *x* Allel der Erbsen-Sorten 'Gradus', 'Early Giant', 'Feltham First', 'Improved Harbinger' und 'Hundredfold' ist sensibel gegenüber dem paramutagenen (konversionsaktiven) Allel *X*. Die Sorten 'English Mummy' und 'Rice's 333' besitzen ein etwas stabileres *x* Isoallele; es mutiert in *Xx* Heterozygoten seltener zu *X* als das *x* Allel der oben genannten Sorten. Demgegenüber enthalten die englische Sorte 'Little Marvel', die indische Sorte 'Asauji' und eine Felderbsen-Sorte aus Khartum völlig konversionsstabile (nicht-paramutable) Isoallele (BROTHERTON 1923, DODDS 1963).

c) Einflüsse intrachromosomaler Differenzierungen und Veränderungen auf die Paramutabilität

Am *R* Locus des Mais hat BRINKS Arbeitsgruppe auffallende Veränderungen der Paramutabilität von *R*^r in Abhängigkeit von Translokationen und heterochromatischen Knöpfen festgestellt. Wenn *R*^r durch Crossing over in bestimmte Translokationschromosomen (T2-10a, T4-10b und T9-10a) verlagert worden ist, so wird es deutlich „resistenter“ gegen die paramutagene Wirkung von *R*st (wogegen die paramutagene Wirkung von *R*st durch eine entsprechende Verlagerung nicht beeinflusst wird). Einen ähnlichen Effekt hat die Verlagerung von *R*^r in ein Maischromosom (Nr. 10) mit einem großen, fast terminalen heterochromatischen Knopf (*knob*); es wird ziemlich resistent gegenüber der paramutagenen Wirkung von *R*st und *R*^{mb}. Diese „Resistenz“ verschwindet wieder, wenn *R*^r aus dem Translokations- bzw. knopftragenden Chromosom in ein normales Chromosom rückverlagert wird. Dabei hinkt die Änderung in der Resistenz von *R*^r in sehr eigentümlicher Weise der Einlagerung in die Translokationschromosomen jeweils um eine Generation nach; dieselbe Erscheinung zeigt sich auch nach der Rückverlagerung von *R*^r in das normale Chromosom (BRINK 1964).

Derartige Effekte intrachromosomaler Änderungen auf die Paramutabilität sind in den anderen Paramutations- (Konversions-) Systemen bisher nicht nachgewiesen worden.

d) Die Häufigkeit von Konversion (Paramutation) nach entfernter Bastardierung

In den Nachkommenschaften der Artkreuzungen zwischen *Lycopersicon esculentum* (*sulf*⁺ *sulf*) und

Lycopersicon hirsutum sowie *Solanum pennellii* traten bei der Spaltung für den Merkmalsunterschied grün (*sulf*⁺) — gelb (*sulf*) in *F*₂ und *F*₃ signifikante Abweichungen von der 3:1-Erwartung auf; es war ein deutliches, häufig sogar sehr beträchtliches Defizit an *sulf sulf* Keimlingen zu beobachten (s. S. 300, Tab. 4).

Derartige Störungen in den Nachkommenschaften von Artbastarden wurden im Verwandtschaftskreis von *Lycopersicon* auch von GRÖBER (1960) und RICK (1963) beschrieben. GRÖBER fand in den spaltenden *F*₂-Generationen aus der Kreuzung *gil*⁺ *gil* (*L. esculentum*) × *L. hirsutum* fast immer ein Defizit an *gil gil* Keimlingen — ganz entsprechend dem Defizit an *sulf sulf* Keimlingen in unseren Versuchen. RICK untersuchte die Nachkommenschaften der Kreuzung *L. esculentum* × *L. chilense*, wobei der *L. esculentum*-Elter mehrere rezessive und dominante Marken trug. Wurden die *F*₁-Artbastarde mit *L. esculentum* zurückgekreuzt, so war in *R*₁ ein signifikanter Überschub der *esculentum*-Marken zu beobachten. Umgekehrt war nach der Rückkreuzung der *F*₁ mit *L. chilense* in *R*₁ ein Defizit an *esculentum*-Marken festzustellen. In der *F*₂ der Kreuzung *L. esculentum* × *L. chilense* war ebenfalls ein signifikantes Defizit an *esculentum*-Marken zu beobachten (ganz in Übereinstimmung mit den Ergebnissen der oben geschilderten Spaltungen in der *F*₂ der Artkreuzung zwischen *L. esculentum* und *L. hirsutum* bzw. *Solanum pennellii*). Diese Ergebnisse und die Feststellung einer stark herabgesetzten Fertilität führten RICK zur Ansicht, daß eine „postsyngame Selektion“ erfolgt: es bleiben überwiegend nur diejenigen Embryonen am Leben, deren Idiotyp dem einen oder anderen Elter ziemlich ähnlich ist bzw. deren Idiotyp eine größere Anzahl fremder Gene toleriert. Deshalb erscheinen nach Rückkreuzung mit *L. esculentum* mehr *esculentum*-Marken und nach Rückkreuzung mit *L. chilense* mehr *chilense*-Allele; das Defizit an *esculentum*-Marken in *F*₂ erklärt sich offenbar aus der Tatsache, daß Embryonen mit mehr *chilense*-Genen meist eine größere Vitalität haben als Embryonen mit mehr *esculentum*-Genen.

Obwohl wir an unserem Material diese abweichenden Spaltungen nicht so intensiv bearbeitet haben wie RICK, so besteht doch kaum ein Zweifel daran, daß seine Erklärung im Prinzip auch auf unsere Artbastarde angewandt werden kann.

Die Nachkommenschaften der entfernten Bastardierungen *L. esc.* × *L. hirs.* und *L. esc.* × *Sol. pen.* zeigen in aufeinanderfolgenden Generationen interessante Veränderungen der Scheckungshäufigkeit. In der *F*₁ lag der Scheckungswert unter 2%. Demgegenüber traten in *F*₂ Scheckungshäufigkeiten bis zu 9,3% (*L. esc.* × *L. hirs.*) bzw. 8,5% (*L. esc.* × *Sol. pen.*) auf. In *F*₃ lagen die Scheckungsprozentsätze in einzelnen Nachkommenschaften noch etwas höher, und in *F*₄ wurde sogar eine Nachkommenschaft mit einem Scheckungswert von 61,7% gefunden.

Daraus ist folgendes abzuleiten: Alle *sulf*⁺ Allele in den *F*₁-, *F*₂-, *F*₃- und *F*₄-Generationen, die für *sulf* heterozygot sind bzw. spalten, stammen von *L. hirsutum* bzw. *Sol. pennellii* und alle *sulf* Allele von *L. esculentum*; das Allelenpaar *sulf*⁺ — *sulf* ist in den vier aufeinanderfolgenden Generationen somit das gleiche. Die zwischen *F*₁ und *F*₂, *F*₃ sowie *F*₄ vorhandenen deutlichen Unterschiede in der Scheckungshäufigkeit können demnach nicht auf die Unter-

schiede im System $sulf^+ - sulf$ zurückgeführt werden, sondern müssen vielmehr im genotypischen Milieu der Bastardgenerationen begründet sein. In den F_1 -Bastarden liegt offensichtlich ein genotypisches Milieu vor, welches das Auftreten von somatischer Konversion (Paramutation) fast völlig unterbindet. Bei der Meiose der F_1 -Pflanzen vollziehen sich Rekombinationsvorgänge im Restgenotyp. Dadurch entstehen F_2 -Pflanzen mit einem genotypischen Milieu, welches das Konversions-(Paramutations-)System $sulf^+ - sulf$ häufiger zur Wirkung kommen läßt. Die abermalige Rekombination der Erbanlagen vor der Bildung der F_3 und der F_4 schafft in bestimmten Fällen genotypische Kombinationen, welche noch häufiger das Auftreten von somatischer Konversion (Paramutation) gestatten. Das Konversionssystem $sulf^+ - sulf$ ist somit in seiner Effektivität vom Restgenotyp abhängig. Der Nachweis dieser Abhängigkeit gelingt aber nur nach entfernten Bastardierungen, weil offensichtlich das idiotypische Milieu innerhalb der Untergattung *Eulycopersicon* das Konversionssystem $sulf^+ - sulf$ voll wirken läßt. Demgegenüber hemmt die Anwesenheit von Genen aus *Lycopersicon hirsutum* oder *Solanum pennellii* das Auftreten von somatischer Konversion (Paramutation) sehr stark.

In F_2 , F_3 und F_4 wurden auch Nachkommenschaften erfaßt, die zwar im Keimlingsstadium in grüne und gelbe Keimlinge spalteten (und somit $sulf^+ sulf$ Heterozygote enthielten), jedoch keine Heterozygotenscheckung zeigten. Die Prüfung weiterer Generationen und Rückkreuzungen mit $sulf$ werden zeigen, ob in diesen Fällen eine Wirkung des idiotypischen Milieus vorliegt, welches das Auftreten von Konversionen völlig unterbindet, oder ob etwa doch konversionsstabile $sulf^+$ Isoallele vorhanden sind.

Hinweise für die Effekte von Geninteraktionen liegen auch für andere Konversions-(Paramutations-)Systeme vor, obwohl bei ihnen nicht so systematisch Kreuzungen mit Sippen von zunehmendem taxonomischen Abstand wie beim $sulf$ System durchgeführt wurden.

Die für den *R* Locus von *Zea mays* bereits geschilderten Effekte der Einlagerung von R' in Chromosomen mit Translokationen und heterochromatischen Knöpfen können auch als Geninteraktionen spezifischer Art angesehen werden.

Bei *Oenothera* konnte RENNER (1958, 1959) nachweisen, daß verschiedene Allele der Paare *Co-co* (Blütengröße: klein — groß), *Sp-sp* (Kelchform: spitz — stumpf) oder *R-r* (Färbung der Blattnerven: rot — weiß) einen unterschiedlichen Einfluß auf die Stabilisierung und die Stabilität der durch Konversion (aus *Cr*) entstandenen *cr* Allele haben.

Bereits (unter *b*) geschildert wurden die Unterschiede in der Häufigkeit von Paramutation (Konversion), die nach Kreuzung von Rogues mit verschiedenen Erbsen-Herkünften in den Xx Heterozygoten auftrat. BROTHERTON (1923, 1924) und DODDS (1963) haben diese Unterschiede durch die

Annahme erklärt, daß in den einzelnen Herkünften Isoallele mit verschiedener Paramutations-(Konversions-)Stabilität vorhanden sind. Es ist aber durchaus denkbar, daß zumindest ein Teil dieser Verschiedenheiten — vor allem nach den Kreuzungen mit entfernten Sippen — auf die hemmende Wirkung von Geninteraktionen zurückzuführen ist, so wie das für *Lycopersicon* nachgewiesen wurde.

Die geschilderten Untersuchungen wurden zum größten Teil während meiner Zugehörigkeit zum Institut für Kulturpflanzenforschung der DAW in Gatersleben durchgeführt. Meinem Lehrer und damaligem Direktor des Gaterslebener Instituts, Herrn Prof. Dr. Drs. h. c. HANS STUBBE, möchte ich auch an dieser Stelle für die tatkräftige Unterstützung meiner Arbeiten herzlich danken. Frl. Ute ALBERTS bin ich für ihre verantwortungsbewußte Mitarbeit an den Untersuchungen in Gatersleben und in Halle sehr verbunden.

Zusammenfassung

1. Verschiedene Linien von *Lycopersicon esculentum*, die für *sulfurea (sulf)* Mutantenallele heterozygot sind, unterscheiden sich sehr stark im Prozentsatz gescheckter Pflanzen unter den Heterozygoten. Die Scheckung entsteht durch somatische Konversion (Paramutation). Die unterschiedliche Konversions-(Paramutations-)Häufigkeit kommt zustande durch das Vorhandensein verschiedener *sulf* Allele. Innerhalb der Allelengruppen *sulfurea^{pura} (sulf^{pura})* und *sulfurea^{variegata} (sulf^{var})* gibt es mehrere verschiedene Allele, die sich zwar im Phänotyp ihrer Homozygoten gleichen, die aber in Heterozygoten mit $sulf^+$ eine unterschiedliche Konversionsaktivität (Paramutagenität) zeigen.

2. Die Konversionsaktivität (Paramutagenität) wird ausgedrückt im Prozentsatz grün-gelb gescheckter Pflanzen unter den Heterozygoten.

3. Die Konversionsaktivität (Paramutagenität) eines bestimmten *sulf* Allels kann mutativ verändert werden, und zwar erhöht oder erniedrigt.

4. Innerhalb der Untergattung *Eulycopersicon* wurden Kreuzungen durchgeführt zwischen *sulf* Homozygoten (*Lycopersicon esculentum*, Sorte Lulkullus) und Taxa von verschiedenem Verwandtschaftsgrad (*L. esculentum*: Mutantenstämme, deutsche Kultursorten, Herkünfte aus Süd- und Mittelamerika, sowie *L. pimpinellifolium*). Die Häufigkeit des Auftretens von somatischer Konversion (Paramutation) wird innerhalb der gesamten Untergattung *Eulycopersicon* — mit entsprechenden modifikativen und zufälligen Schwankungen — ausschließlich von der Konversionsaktivität (Paramutagenität) des jeweils vorhandenen *sulf* Mutantenallels bestimmt. Effekte von Modifikationsgenen waren nicht nachweisbar. Konversionsstabile Isoallele von $sulf^+$ wurden nicht gefunden.

5. Die Gruppe *sulf^{pura}* besteht aus Allelen mit allen möglichen Stärken der Konversionsaktivität (Paramutagenität) zwischen 0% und 100% für einzelne Jahre und Durchschnittswerten zwischen 3,6%

und 92,9% für mehrere Jahre. Die *sulf^{rog}* Allele besitzen nur eine geringe Konversionsaktivität, deren Maximum bei etwa 12% liegt. Trotz ausgedehnter Suche konnten *sulf* Allele mit vollständig fehlender Konversionsaktivität nie gefunden werden.

6. Nach „entfernter“ Bastardierung zwischen *sulf* Heterozygoten (*L. esc.*) und *Lycopersicon hirsutum* (Subgenus *Eriopersicon*) sowie *Solanum pennellii* zeigten sich in F_2 und F_3 signifikante Abweichungen vom erwarteten 3:1-Spaltungsverhältnis. Es war ein deutliches, oft sehr beträchtliches Defizit an *sulf* Keimlingen festzustellen. Die F_1 wies nur eine ganz geringe Konversionshäufigkeit (unter 2%) auf. Dagegen traten in der F_2 beider Kreuzungen Nachkommenschaften mit Konversionshäufigkeiten bis 9,3% (*L. esc.* × *L. hirs.*) und 8,5% (*L. esc.* × *Sol. pen.*) auf. In F_3 wiesen einzelne Nachkommenschaften Konversionshäufigkeiten auf, die noch etwas höher als in F_2 waren. In F_4 wurde sogar ein Scheckungswert von 61,7% gefunden.

7. In F_1 , F_2 , F_3 und F_4 stammt jeweils das *sulf⁺* Allel von *L. hirsutum* bzw. *Sol. pennellii*, das *sulf* Allel aber von *L. esculentum*; das System *sulf⁺* – *sulf* ist somit jeweils gleich. Daher müssen die Unterschiede in den Konversionshäufigkeiten zwischen F_1 und F_2 , F_3 sowie F_4 auf Unterschiede im genotypischen Milieu zurückgeführt werden.

Das genotypische Milieu der Untergattung *Eulycopersicon* läßt das Konversionssystem *sulf⁺* – *sulf* voll wirken. Demgegenüber hemmen in den F_1 -Artbastarden Gene von *Lycopersicon hirsutum* und *Solanum pennellii* das Auftreten von somatischer Konversion (Paramutation) sehr stark. Rekombinationen im Restgenotyp führen in der F_2 , F_3 und F_4 zu Genotypen, in denen Konversion häufiger auftreten kann.

8. In der Diskussion werden die bei der Tomate erhaltenen Resultate verglichen mit den Ergebnissen der Analyse der anderen Paramutationssysteme: am *R* und *B* Locus von *Zea mays*, am *cruciata* Locus von *Oenothera* und in den Rogue Heterozygoten von *Pisum sativum*.

Literatur

1. BARTON, D. W., L. BUTLER, J. A. JENKINS, C. M. RICK and P. A. YOUNG: Rules for nomenclature in tomato genetics. Journ. Heredity **46**, 22–26 (1955). — 2. BATESON, W.: Segregation. J. Genet. **16**, 201–235 (1926). — 3. BRINK, R. A.: Paramutation at the *R* locus in maize. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. **13**, 379–391 (1958). — 4. BRINK, R. A.: Paramutation and chromosome organization. Quart. Rev. Biology **35**, 120–137 (1960). — 5. BRINK, R. A.: Genetic repression of *R* action in maize. In: R. LOCKE (Edit.), Role of chromosomes in development, p. 183–230. New York: Academic Press 1964. — 6. BRINK, R. A., E. D. STYLES and I. D. AXTELL: Paramutation: Directed genetic change. Science **159**, 161–170 (1968). — 7. BROTHERTON, W.: Further studies of the inheritance of “rogue” type in garden peas (*Pisum sativum* L.). J. agr. Res. **24**, 815–852 (1923). — 8. BROTHERTON, W.: Gamete production in certain crosses with “rogues” in peas. J. agr. Res. **28**, 1247–1252 (1924). — 9. CLAYBERG, C. D., L. BUTLER, C. M. RICK and P. A. YOUNG: Second list of known genes in the tomato. Including supplementary rules for nomenclature. J. Heredity **51**, 167–174 (1960). — 10. CLAYBERG, C. D., L. BUTLER, E. A. KERR, C. M. RICK and R. W. ROBINSON: Third list of known genes in the tomato, with revised linkage map and additional rules. J. Heredity **57**, 188–196 (1966). — 11. COE, E. H.: The properties, origin and mechanism of conversion-type inheritance at the *B* locus in maize. Genetics **53**, 1035–1063 (1966). — 12. COE, E. H.: Heritable repression due to paramutation in maize. Science **162**, 925 (1968). — 13. DODDS, K. S.: The rogue garden pea. Annu. Rep. John Innes Institute **54**, 33–34 (1963). — 14. GRÖBER, K.: Ein neuartig balanciertes Letalfaktorensystem bei *Lycopersicon esculentum* Mill. Kulturpflanze **8**, 33–89 (1960). — 15. HAGEMANN, R.: Somatische Konversion bei *Lycopersicon esculentum* Mill. Z. Vererbungsl. **89**, 587–613 (1958). — 16. HAGEMANN, R.: Mitteilungen über somatische Konversion. 2. In welchem Ausmaß ist die somatische Konversion gerichtet? Biol. Zbl. **80**, 549–550 (1961a). — 17. HAGEMANN, R.: Mitteilungen über somatische Konversion. 3. Die Konversionshäufigkeit in Bastarden zwischen *sulfurea* Homozygoten und verschiedenen Sippen des Subgenus *Eulycopersicon*. Biol. Zbl. **80**, 717–719 (1961b). — 18. HAGEMANN, R.: Further investigations on somatic gene conversion in the tomato. Genetics Today, Proceed. XI. Internat. Congr. Genetics, The Hague **1**, 11–12 (1963). — 19. HAGEMANN, R.: Allele-induced instability (somatic conversion) in the tomato. Induction of Mutations and the Mutation Process. Symposium, Prague (1965a). — 20. HAGEMANN, R.: Untersuchung der somatischen Konversion bei *Lycopersicon esculentum*. Habilitationsschrift Math.-Nat. Fak. Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg (1965b). — 21. HAGEMANN, R.: Somatische Konversion am *sulfurea* Locus von *Lycopersicon esculentum* Mill. II. Weitere Beweise für die somatische Konversion. Kulturpflanze **14**, 171–200 (1966). — 22. HAGEMANN, R.: Somatic conversion (paramutation) at the *sulfurea* locus of *Lycopersicon esculentum* Mill. III. Studies with trisomics. Appendix: Characteristics of allele-induced heritable changes in eukaryotic organisms (paramutation, somatic conversion). Canad. J. Genetics Cytol. **11**, 346–358 (1969). — 23. LEHMANN, C. O.: Das morphologische System der Kulturtomaten (*Lycopersicon esculentum* Miller). Züchter, 3. Sonderheft. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1955. — 24. RENNER, O.: Über den Erbgang des *cruciata*-Merkmals der *Oenothera*. VIII. Mitteilung: Verbindungen der *Oenothera atrovirens* und Rückblick. Z. Vererbungsl. **89**, 377–396 (1958). — 25. RENNER, O.: Somatic conversion in the heredity of the *cruciata* character in *Oenothera*. Heredity **13**, 283 bis 288 (1959). — 26. RICK, C. M.: Hybridization between *Lycopersicon esculentum* and *Solanum pennellii*: phylogenetic and cytogenetic significance. Proc. Nat. Acad. Sci. USA **46**, 78–82 (1960). — 27. RICK, C. M.: Differential zygotic lethality in a tomato species hybrid. Genetics **48**, 1497–1507 (1963). — 28. RICK, C. M., and R. LAMM: Biosystematic studies on the status of *Lycopersicon chilense*. Amer. J. Bot. **42**, 663–675 (1955).

Eingegangen 31. Juli 1969

Angenommen durch H. STUBBE

Professor R. HAGEMANN
 Fachbereich Genetik, Sektion Biowissenschaften
 Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
 Domplatz 1
 402 Halle/Saale (DDR)