

Untersuchungen zur Vererbung der Selbstfertilität beim Roggen (*Secale cereale*)*

G. WRICKE

Institut für Angewandte Genetik der Technischen Universität Hannover

Investigations on the Inheritance of Self-Fertility in Rye (*Secale cereale*)

Summary. The cross between the rye variety 'Petkuser Kurzstroh' and self-fertile plants of the North-American variety 'Dakold' was carried out and seed setting of the F_1 -generation and of the F_2 - and F_3 -generation produced by selfing was studied. In most cases seed setting was very high, only a few plants were self sterile, with fertile seeds ranging from 0—5 percent. Differences in the degree of fertility in the group of self-fertile plants are inherited and explained by subvital genes, which are not necessarily connected with the incompatibility system. To get more information on the inheritance of the self-fertility introduced by the variety 'Dakold' pollen tube growth after selfing and crossing within the progenies was studied with the help of the petri dish technique. On the basis of the results it is concluded that self-fertility is not caused by an allele of one of the incompatibility loci but by a third factor. Synergic action of this factor with the incompatibility genes and the possible interaction between the alleles of the incompatibility loci of the two different parents are discussed.

Einleitung

Bei einer fremdbefruchtenden Kulturpflanze ist ein schneller Aufbau von Inzuchtlinien für viele züchtmethodische und auch züchterische Arbeiten von großer Bedeutung. Dem steht beim Roggen der dort vorhandene Selbstinkompatibilitätsmechanismus entgegen, der normalerweise einen Samenansatz nach Selbstung verhindert. Nur einzelne Pflanzen bringen nach Selbstung ein bis wenige Körner Samenansatz, wodurch die Erhaltung und schnelle Fortführung der Inzuchtlinien erschwert wird. Im Rahmen züchtmethodischer Untersuchungen wurde daher die selbstfertile amerikanische Roggenvarietät 'Dakold' (nähere Beschreibung siehe KUCKUCK und PETERS, 1967) in deutsche Roggensorten eingekreuzt. Dabei ergab sich die Frage der Vererbung der von der Varietät 'Dakold' übertragenen Selbstfertilität. In der vorliegenden Arbeit soll über die ersten Ergebnisse dieser Untersuchungen berichtet werden.

Ein Faktor, der beim Roggen Selbstfertilität bedingt, muß in den bereits erwähnten Selbstinkompatibilitätsmechanismus eingreifen. Die Vererbung der Selbstinkompatibilität beim Roggen ist seit den grundlegenden Untersuchungen von LUNDQVIST (1956) aufgeklärt. Danach sind zwei Loci mit multiplen Allelenserien beteiligt, die mit S und Z bezeichnet werden. Es handelt sich um ein gametophytisches System. Eine Identität nur im S- oder nur im Z-Allel reicht nicht für die Inkompatibilitätsreaktion aus. Sie tritt nur ein, wenn sowohl das betreffende S- als auch das Z-Allel, welche im Pollen vorhanden sind, auch im weiblichen Kreuzungspartner vertreten ist. Es kann somit von einer Art komplementären Wir-

kung zwischen den S- und Z-Allelen gesprochen werden.

Betrachtet man den Prozentsatz des Pollens, der bei der Kreuzung zweier Genotypen befruchten kann, so erlaubt dieses System 4 verschiedene Möglichkeiten. Tragen die beiden Kreuzungspartner an mindestens einem Locus verschiedene Allele, so sind 100% des Pollens befruchtungsfähig. Das andere Extrem ist der Fall, in dem beide Kreuzungspartner identische Genotypen besitzen. In dieser Situation ist keine Befruchtung möglich. 50% des Pollens sind befruchtungsfähig, wenn sich die Genotypen in einem Allel (gleich welchen Locus') unterscheiden, wie z. B. in folgender Kombination: ♀ $S_{12}Z_{34}$ × ♂ $S_{15}Z_{34}$. Schließlich seien als Beispiel für den 4. Fall, in dem 75% des Pollens befruchtungsfähig ist, folgende Kombinationen angeführt: ♀ $S_{12}Z_{34}$ × ♂ $S_{15}Z_{36}$ oder auch ♀ $S_{11}Z_{34}$ × ♂ $S_{15}Z_{36}$.

Material und Methode

Als Kreuzungspartner mit der Varietät 'Dakold'** diente die deutsche Roggensorte 'Petkuser Kurzstroh'. Zur Untersuchung des Samenansatzes nach Selbstung wurden die Pflanzen in der üblichen Weise in Pergamenttüten eingehüllt und später auf ihren Samenansatz hin ausgezählt. Mit dieser Methode ist es jedoch nicht möglich festzustellen, ob in einer heterozygoten Pflanze alle von dieser Pflanze gebildeten Pollengenotypen zur Befruchtung befähigt sind, da bei dem hohen Pollenangebot auch dann voller Samenansatz zu erwarten ist, wenn nur ein Teil des Pollens auf der eigenen Pflanze befruchten kann. Aus diesem Grunde wurde von der F_2 -Generation an die mikroskopische Untersuchung des Pollenschlauchwachstums mit in die Versuche einbezogen. Dieses Verfahren ist in der Literatur mehrfach beschrieben worden und wurde in unseren Untersuchungen in der Weise

* Für die Unterstützung dieser Arbeit danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

** Für die Überlassung von Saatgut dieser Varietät sage ich Herrn Prof. KUCKUCK auch an dieser Stelle meinen Dank.

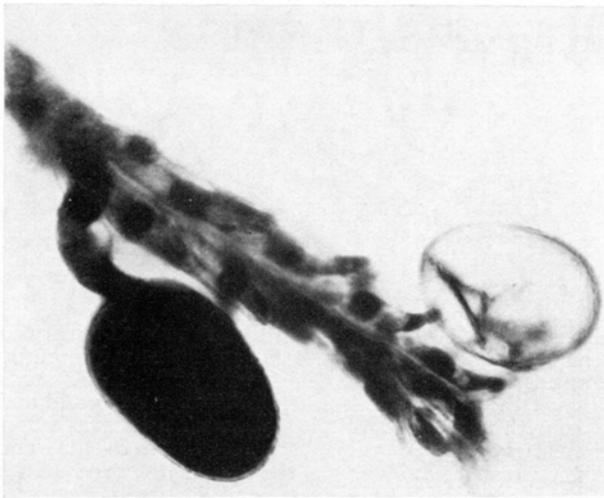


Abb. 1. Ein ausgewachsenes, leeres und ein steckengebliebenes, dunkel gefärbtes Pollenkorn auf demselben Narbenast

durchgeführt, wie es von LUNDQVIST (1961) mitgeteilt worden ist. Danach wird die Blüte kastriert und das gesamte Pistillum in ein Medium gesetzt, das 2% Agar und 10% Zucker in 100 ppm Borsäure enthält. In einer Petrischale sind auf diese Weise die Stempel mehrerer Genotypen unterzubringen, so daß durch die Bestäubung einer solchen Petrischale mit einem männlichen Kreuzungspartner gleichzeitig mehrere Kombinationen hergestellt werden können. Die Feststellung der Inkompatibilitätsreaktion unter dem Mikroskop geschieht durch Anfärben der Narbenäste mit Baumwollblau, das in Lactophenol gelöst ist. Ausgewachsene Pollenkörner enthalten kein Plasma mehr und sind deshalb nicht angefärbt, in ihrem Pollenschlauchwachstum gehemmte Körner sind dagegen stark blau gefärbt. Die Inkompatibilitätsreaktion findet beim Roggen offenbar unmittelbar nach dem Eindringen des Pollenschlauches in die Narbe statt, wodurch das Pollenschlauchwachstum sofort eingestellt wird. Die Abb. 1 zeigt ein ausgewachsenes, leeres und ein steckengebliebenes, dunkel gefärbtes Pollenkorn auf demselben Narbenast.

Es leuchtet ein, daß sowohl bei der Präparation als auch bei der Bestäubung sehr sorgfältig gearbeitet werden muß, um eindeutige Bilder unter dem Mikroskop zu haben. In den ersten von uns durchgeführten Untersuchungen wurde versucht, die hellen (ausgewachsenen) und dunklen (gehemmten) Pollenkörner auszuzählen und quantitativ zu erfassen. Da es nicht möglich ist, die Pollenmenge bei der Bestäubung genau zu kontrollieren und manchmal zuviel Pollen auf die Narbe fällt, werden auch in Bestäubungen solcher Kombinationen, bei denen alle Pollen von der genetischen Seite her befruchtungsfähig sind, noch dunkle Körner gefunden, die aus irgendwelchen umweltbedingten Gründen nicht keimen konnten. Darüber hinaus kann es zum Platzen der Pollen kommen. Auch aus diesem Grunde ist es daher häufig nicht einfach, die dunklen Pollenkörner eindeutig danach zu klassifizieren, ob ihr Pollenschlauchwachstum gehemmt worden ist oder ob sie aus einem anderen Grunde nicht auswachsen konnten. Nicht immer ist nämlich der kurze Pollenschlauch so gut zu erkennen wie auf Abb. 1. Die genannten Schwierigkeiten führen dazu, daß der theoretisch zu erwartende Prozentsatz leerer Pollenkörner in den Präparaten meistens nicht erreicht wird, wie auch schon die von LUNDQVIST (1961) mitgeteilten Zahlen zeigen. Daher wurden in späteren Untersuchungen keine Auszählungen mehr vorgenommen, sondern nur bonitiert, ob keine eindeutig gehemmten Pollenkörner festgestellt

wurden, ob etwa zur Hälfte helle Körner, zur anderen Hälfte gehemmte, dunkle Körner enthalten waren oder aber, ob nur etwa $\frac{1}{4}$ der Pollenkörner nicht weiterwachsen konnte.

Durch diese Methode ist es möglich, während der relativ kurzen Zeit der Roggenblüte mehr Untersuchungen durchzuführen, was insgesamt eine höhere Informationsausbeute verspricht.

Ergebnisse und Diskussion

a) Fertilitätsuntersuchungen an Selbstungsnachkommenschaften

Wie einleitend bereits erwähnt, wird beim Roggen nach Selbstung in den meisten Fällen entweder gar kein oder nur geringer Ansatz erhalten. Erfahrungsgemäß ergeben etwa 95% der Pflanzen einen geringeren Ansatz als 5%. Demgegenüber ist bei den von uns zur Kreuzung benutzten 'Dakold'-Pflanzen auch nach erzwungener Selbstung unter der Tüte ein mehr oder weniger voller Ansatz vorhanden, der dem bei freier Abblüte vergleichbar ist (siehe auch KUCKUCK und PETERS, 1967). Diese hohe Selbstfertilität wurde in unseren Untersuchungen ebenfalls in der F_1 und abgeschwächt auch in den folgenden durch Selbstung entstandenen Generationen festgestellt. So ergaben beispielsweise 5 F_1 -Pflanzen einer 1967 durchgeführten Kreuzung die in Tabelle 1 angegebenen Fertilitätsprozente. Neben der Ermittlung des Kornansatzes nach Einschluß unter der Pergamintüte wurden zur Kontrolle auch freiabgeblühte Ähren ausgezählt.

In Abb. 2 ist die Verteilung der Ansatzprozente von 76 F_2I_1 -Pflanzen einer 1964 durchgeführten Kreuzung mitgeteilt. Die hier gewählte Bezeichnung F_2I_1 soll angeben, daß die zweite Generation aus der Selbstung der F_1 entstanden ist. Sie besitzt daher

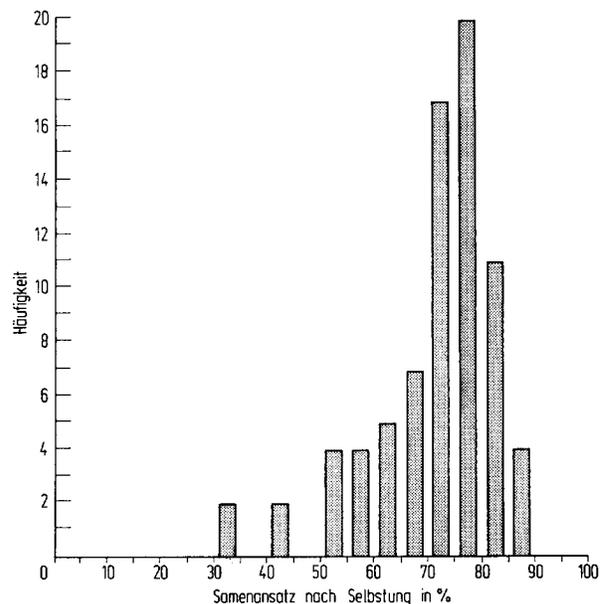


Abb. 2. Häufigkeitsverteilung der Kornansatzprozente der F_2I_1 -Familie 1201/2

schon einen Inzuchtkoeffizienten von 0,5, wenn die F_1 -Generation als nicht ingezüchtete Ausgangsgeneration betrachtet wird.

Wir finden weder in der F_1 - noch in der hier mitgeteilten F_2 -Generation eine selbststerile Pflanze. Auffallend hoch ist die Selbstfertilität der isoliert abgeblühten F_1 -Pflanzen in Tabelle 1. Die geringe Differenz zu den Werten bei freier Abblüte ist sicher voll erklärbar durch die bei erzwungener Selbstung nach Einschluß unter der Tüte ungünstigeren Umweltverhältnisse und damit rein modifikativ bedingt.

Tabelle 1. *Kornsatz von 5 F_1 -Pflanzen nach Selbstung und freier Abblüte*

Nr. 1968	Selbstung		Freie Abblüte	
	Anzahl Ähren	Kornansatz in %	Anzahl Ähren	Kornansatz in %
1526/1	3	80	3	91
/2	3	79	2	85
/3	3	80	3	83
/4	3	77	—	—
/5	3	76	3	86

Tabelle 2. *Übersicht zur Bestimmung der Selbstfertilität in der F_1 - und F_2I_1 -Generation aus der Kreuzung 'Petkuser Kurzstroh' mal 'Dakold'*

Gene- ration	Nr.	Ab- stam- mung	Anzahl der Pflanzen		Kleinster Fertilitätswert in der Klasse der Fertilen in %
			Steril	Fertil	
F_1	1965/1201		0	11	28
	/1202		0	18	27
	/1203		1	13	20
	1968/1525		0	1	41
	/1526		0	5	76
F_2I_1	1966/501	1201/2	0	76	33
	1967/222	1201/4	6	26	25
	/442	1201/4	0	16	30
	/442*	1201/4	1	18	34
	1968/47*	1201/4	0	6	21
	/148*	1201/7	0	21	32

* Aufwuchs der Pflanzen im Gewächshaus

Bei den 1966 ermittelten Selbstfertilitätsprozenten der F_2 -Generation treten dagegen einige Pflanzen mit geringerem Ansatz auf. Die Tabelle 2 gibt eine zusammengefaßte Übersicht über alle bisherigen Untersuchungen in der F_1 - und F_2 -Generation der Kreuzung 'Petkuser Kurzstroh' mal 'Dakold'. In ihr ist nur eine Unterteilung in fertile und sterile Pflanzen vorgenommen. Die Fertilitätsprozente der in die Gruppe der Sterilen eingeordneten Pflanzen schwanken zwischen 0 und 5%. Der geringste Fertilitätswert unter den Fertilen ist für jede Nachkommenschaft in Tabelle 2 mit aufgeführt. In der Nr. 1203 (F_1) tritt unter 14 Pflanzen eine als steril eingestufte Pflanze auf. Sie besaß eine Fertilität von 2,5%. Von den

übrigen als fertil bezeichneten Pflanzen zeigte der überwiegende Teil eine Fertilität zwischen 60% und 90%. Nur vereinzelt wurden geringere Werte festgestellt. Das gilt auch für alle anderen in der Tabelle 2 angegebenen F_1 -Pflanzen.

Die Nachkommenschaft 1201/4 (F_2I_1) weist dagegen einen höheren Prozentsatz steriler Pflanzen auf. Ein rein umweltbedingter sehr geringer oder gar fehlender Ansatz, wie er beim Vorkommen nur einer sterilen Pflanze in einer Nachkommenschaft angenommen werden könnte, scheidet hier sicherlich aus. Auch KUCKUCK und PETERS (1967) fanden in ihren Untersuchungen sowohl in F_1 als auch in F_2 einige Pflanzen mit einem Samenansatz zwischen 0 und 5 Körnern. Das Auftreten steriler Pflanzen wird auch durch die weiter unten zu besprechenden Ergebnisse mit Hilfe der mikroskopischen Bestimmungsmethode bestätigt. Daher wird hierauf später noch eingegangen werden.

Wie die Abb. 2 zeigt, sind in der Nachkommenschaft 1201/2 auch Pflanzen mit geringeren Fertilitätswerten zwischen 30% und 50% aufgetreten. Es fragt sich, ob hier eine erblich bedingte verminderte Selbstfertilität vorliegt oder ob diese Pflanzen aus rein umweltbedingten Gründen weniger Kornansatz ergaben. Um diese Frage zu klären, wurden 1967 30 Pflanzen mit unterschiedlichen Fertilitätsprozenten aus der F_2I_1 -Nachkommenschaft 1201/2 nachgebaut. Von 25 dieser nachgebauten F_3I_2 -Linien sind 3 und mehr (bis 13) Pflanzen geselbstet worden. Der durchschnittliche Samenansatz dieser Linien wurde dem der F_2I_1 -Mutterpflanze gegenübergestellt. Es zeigte sich eine deutliche Korrelation zwischen den Fertilitätsprozenten der Eltern und Nachkommenschaften; r beträgt 0,63, der dazugehörige P -Wert ist kleiner als 0,1%. Wir müssen daraus den Schluß ziehen, daß neben der Unterscheidung in fertile und sterile Pflanzen die Unterschiede zwischen den mehr oder weniger stark fertilen Pflanzen ebenfalls eindeutig erblich bedingt sind. Nun ist es bei derartig hohen Inzuchtgraden, wie sie nach 1 und 2 Selbstungsgenerationen zu erwarten sind, erklärlich, daß ein beträchtlicher Teil in der Population vorhandener subvitaler rezessiver Faktoren homozygot wird und zu Inzuchtdepressionen führt. Davon wird, wie für fremdbefruchtende Populationen allgemein bekannt ist, auch die Eigenschaft Fertilität betroffen. Fertilitätsminderungen sind oft die Folge von Störungen der Chromosomenpaarung in der Meiosis, die aber, wie wir gerade aus Untersuchungen am Roggen wissen, auch genabhängig sind und somit in den einzelnen Inzuchtlinien unterschiedlich zur Wirkung kommen (vgl. z. B. MÜNTZING und AKDIK, 1948). In einer neueren Arbeit über vergleichende Untersuchungen der Inzuchtdepression bei diploidem und tetraploidem Roggen gibt LUNDQVIST (1969) Daten über die Verringerung des Samenansatzes in ingezüchteten Populationen. Sie ist, wie zu erwarten, in den ersten Inzuchtgenerationen besonders stark.

Die in unseren Untersuchungen in der Linie 1201/2 auftretenden Pflanzen mit geringerer Fertilität stellen daher offenbar solche erblich in ihrem normalen Ansatz gestörten Pflanzen dar, wie die Weitergabe dieser Sterilität und ihr verstärktes Auftreten in der nächsten, durch Selbstung erhaltenen Generation zeigen. In 5 der 25 nachgebauten F_3I_2 traten auch vereinzelt (1 bis 2) sterile Pflanzen auf. Es handelt sich dabei bis auf eine Nachkommenschaft nur um solche, deren F_2 -Mutterpflanzen eine unterdurchschnittliche Fertilität aufwiesen. Bei der bekanntlich relativ großen umweltbedingten Schwankung des Kornansatzes unter der Tüte ist es vorstellbar, daß gerade in solchen erblich in ihrer Fertilität schon gestörten Nachkommenschaften Pflanzen mit nur vereinzelt Kornansatz nach Selbstung vorkommen können, die dann in die Gruppe der *Sterilen* eingestuft werden. Das Studium der Vererbung der durch die Kreuzung mit der Varietät 'Dakold' hereingebrachten Selbstfertilität, das sich in aufeinanderfolgenden Selbstungsgenerationen nur auf die Ermittlung des Kornansatzes nach Einschluß unter der Tüte beschränkt, muß aber durch das Auftreten solcher aus umweltbedingten und anderen genetischen Ursachen steriler oder fast steriler Pflanzen stark beeinträchtigt werden. Weiterhin ist zu erwarten, wie eingangs bereits erwähnt, daß eine erblich bedingte Fertilität beim Roggen in irgendeiner Weise mit dem dort vorhandenen Zweifaktor-Inkompatibilitätsmechanismus in Verbindung stehen muß. Eine Auszählung des Kornansatzes kann somit keine Auskunft darüber geben, ob in der untersuchten Kombination alle Pollengenotypen oder nur ein Teil derselben befruchtungsfähig ist. Die genannten Schwierigkeiten können aber umgangen werden, wenn die auf S. 372 dargestellte mikroskopische Methode der Untersuchungen des Pollenschlauchwachstums zur Ermittlung des Inkompatibilitätsverhaltens mit herangezogen wird.

b) Mikroskopische Untersuchungen des Pollenschlauchwachstums

Die zur Kreuzung benutzten Roggenpflanzen der Sorte 'Petkuser Kurzstroh' sind erwartungsgemäß mehr oder weniger heterozygot. Das trifft auch für die Inkompatibilitätsloci zu. Wenngleich das beim Roggen wirksame gametophytische Zweifaktorsystem Homozygotie in bezug auf einen dieser beiden Loci zuläßt, so ist nach den bei LUNDQVIST (1962) angegebenen Formeln zu erwarten, daß der wesentlich größere Teil der Pflanzen in einer zufallspaarenden Population heterozygot für beide Loci ist. Das ist um so mehr der Fall, je mehr Allele an den beiden Loci in der Population vorhanden sind. Dagegen ist bei den zur Kreuzung benutzten 'Dakold'-Pflanzen — bedingt durch die Selbstfertilität — eher eine Homozygotie an beiden Inkompatibilitätsloci zu vermuten. Diese Vermutung wird bestätigt durch die später durchgeführte Untersuchung des Pollenschlauchwachstums an anderen als den zur Kreuzung be-

nutzten 'Dakold'-Pflanzen. Sowohl die diallele Kreuzung von 5 'Dakold'-Pflanzen aus freier Abblüte als auch die von 6 Pflanzen einer Selbstungsnachkommenschaft ergab in allen Kombinationen 100% ausgewachsenen und somit kompatiblen Pollen. Wird daher beim Elter 'Dakold' diese Homozygotie zugrundegelegt, so sind bei einer Kreuzung mit einer doppelheterozygoten Pflanze des 'Petkuser Kurzstroh'-Roggens unter den F_1 -Pflanzen immer noch insgesamt 6 Allele (3 je Locus) zu erwarten. Es erschien daher nicht angebracht, das Pollenschlauchwachstum in Kreuzungen solcher F_1 -Pflanzen untereinander zu untersuchen; vielmehr ist zunächst eine Selbstungsgeneration durchgeführt worden. Die ersten Untersuchungen wurden mit Kreuzungen zwischen F_2 -Pflanzen gemacht, die alle auf eine bestimmte F_1 -Pflanze zurückgehen. Damit war die Gewähr gegeben, daß maximal nur 4 Allele der beiden Inkompatibilitätsloci an den Kreuzungen beteiligt waren.

Die Untersuchungen wurden auf die F_3I_2 -Generation und in einem Fall auch auf eine F_4I_3 -Nachkommenschaft ausgedehnt. Zunächst seien die Ergebnisse der Untersuchungen innerhalb der F_3I_2 - und F_4I_3 -Familien besprochen, da in diesen wegen des gegenüber den F_2I_1 -Pflanzen stärkeren Homozygotiegrades einfachere Spaltungen zu erwarten sind.

Tabelle 3. Ergebnis der Kreuzungen innerhalb der F_3I_2 -Familien 68/1104 (a) und 68/1101 (b)

♀	♂ 1	♂ 2	♂ 3	♂ 4	♂ 5	♂ 6
1	●	●	●	●		
2	●	●	●	●		
3	●	●	●	●		
4	●	●	●	●		
5					●	●
6					●	●

a

♀	♂ 1	♂ 2	♂ 3	♂ 4	♂ 5	♂ 6
1	●	●	●	●		
2	●	●	●	●		
3	●	●	●	●		
4	●	●	●	●		
5					◐	◐
6					◐	◐

b

● 100% kompatibler Pollen

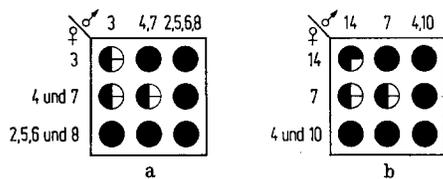
◐ 50% kompatibler Pollen

◑ 75% kompatibler Pollen

freie Felder Kreuzungen nicht durchgeführt

Die durchgeführten Kreuzungen innerhalb der F_3I_2 -Linie 68/1104 brachten nur voll fertile Kombinationen, wie aus Tabelle 3a ersichtlich ist. Vermutlich handelt es sich hier um eine Familie, in welcher der die Selbstfertilität bedingende Faktor bereits homozygot vorliegt. Die Untersuchungen innerhalb der Familie 68/1101 ergaben dagegen eine Aufspaltung in zwei verschiedene Genotypen, nämlich neben Kombinationen mit 100% auch solche mit nur 50% ausgewachsenem Pollen (Tab. 3b). Tabelle 4 zeigt eine F_3I_2 - und eine F_4I_3 -Familie mit 3 verschiedenen Genotypen. In der Familie 69/103 sind die Kreuzungen zwischen 7 Pflanzen und in der Familie 69/110 zwischen 4 Pflanzen vollständig diallel durchgeführt. Die Tabelle ist jeweils auf das Kreuzungs-

Tabelle 4. Ergebnis der diallelen Kreuzungen innerhalb der F_3I_2 -Familie 69/103 (a) und der F_4I_2 -Familie 69/110 (b)



muster der drei verschiedenen Genotypen komprimiert worden. In der Familie 69/110 wurde die Selbstung 14×14 mit 75% kompatiblen Pollen bonitiert. Wie bereits ausgeführt, ist die Bonitur mit einem gewissen Fehler behaftet und somit die Unterscheidung zwischen den Kombinationen mit 50% und 75% kompatiblen Pollen nicht immer eindeutig zu treffen.

Sieht man von diesem Wert einmal ab, so können die bisher mitgeteilten Ergebnisse in zwei Klassen von Genotypen eingeteilt werden: 1. Pflanzen, bei denen nach Selbstbestäubung 100% des Pollens auswachsen kann. Sie ergeben in Kreuzungen mit allen anderen Genotypen wieder 100% kompatiblen Pollen. 2. Pflanzen, die mit sich selbst bestäubt nur 50% kompatiblen Pollen zeigen. Sie geben auch in Kreuzungen mit anderen Genotypen z. T. wieder nur 50% bzw. 75% kompatiblen Pollen. Offenbar handelt es sich um die in bezug auf den Fertilitätsfaktor homozygoten bzw. heterozygoten Genotypen. Es fragt sich daher, wie das Verhältnis dieser beiden Klassen in den spaltenden Familien ist. Zählt man aus den in Tabelle 3 und 4 angegebenen spaltenden Familien die Genotypen dieser beiden Gruppen zusammen, so ergibt sich ein Verhältnis von 10 (100%) zu 7 (50%). Diese Zahlen sind zu gering, um daraus Schlüsse auf die Vererbung ziehen zu können. Offenbar sind diese beiden Klassen aber schon durch das Ergebnis der Selbstbefruchtung zu trennen. Daher können wir alle Pflanzen, bei denen das Pollenschlauchwachstum nach Selbstung untersucht wurde, heranziehen, auch wenn sie nicht in die Diallelkreuzungen mit einbezogen wurden, und erhalten dadurch ein umfangreicheres Zahlenmaterial. Es ist in Tabelle 5 zusammengestellt. In ihr sind auch die weiter unten noch ausführlicher zu besprechenden weiteren F_3I_2 - und F_2I_1 -Familien mit aufgeführt. Das Verhältnis von 39 zu 45 deutet auf ein 1:1-Verhältnis hin. Es ist nicht signifikant davon verschieden. Der χ^2 -Wert beträgt nur 0,45; P ist gleich 50%. Auch weichen die einzelnen Spaltungsverhältnisse nicht signifikant von einem 1:1-Verhältnis ab. Als einfachste Arbeitshypothese wollen wir zunächst annehmen, die Selbstfertilität sei durch ein Fertilitätsgen an einem der beiden Inkompatibilitätsloci bedingt, beispielsweise am Z -Locus. Wir wählen für die beiden Inkompatibilitätsloci die übliche Bezeichnung S und Z . Dann könnte die aus der Kreuzung 'Petkuser Kurzstroh' \times 'Dakold' entstandene F_1 mit den Gensymbolen $S_1S_2 Z_3Z_f$

Tabelle 5. Zusammenstellung der Spaltungen in Pflanzen mit 100% und 50% kompatiblen Pollen nach Selbstbefruchtung

Nr.	Gener.	Kompatibler Pollen nach Selbstbefruchtung	
		~100%	~50%
68/1101	F_3I_2	4	2
/1102	F_3I_2	3	3
69/101	F_3I_2	4	6
/102	F_3I_2	6	10
/103	F_3I_2	9	6
/110	F_4I_3	7	9
68/47	F_2I_1	2	3
/2301	F_2I_1	4	6
Summe:		39	45

belegt werden. Können nur Pollen, die Z_f enthalten, nach Selbstbestäubung auswachsen, so entstehen in der F_2 6 Genotypen, nämlich $S_{11}Z_{3f}$, $S_{12}Z_{3f}$ und $S_{22}Z_{3f}$, $S_{11}Z_{ff}$, $S_{12}Z_{ff}$ und $S_{22}Z_{ff}$. Alle drei in bezug auf Z_f homozygoten Genotypen besitzen in ihrer Nachkommenschaft nur wieder Pflanzen, bei denen nach Selbstung 100% des Pollens kompatibel ist, wie wir es in der Familie 68/1104 (Tab. 3a) festgestellt haben. Die beiden am S -Locus homozygoten Genotypen $S_{11}Z_{3f}$ und $S_{22}Z_{3f}$ würden in ihrer Nachkommenschaft 2 Genotypen ergeben. So würde $S_{11}Z_{3f}$ die beiden Genotypen $S_{11}Z_{3f}$ und $S_{11}Z_{ff}$ produzieren, von denen der erste nach Selbstbestäubung nur 50% kompatiblen Pollen zeigt, der in bezug auf Z_f homozygote aber 100%. Das wurde in der Familie 68/1101 gefunden. Schließlich entstehen nach Selbstbestäubung des doppelt heterozygoten Genotyps $S_{12}Z_{3f}$ nach dieser Hypothese neben den in bezug auf das Allel Z_f Homozygoten die drei Genotypen $S_{11}Z_{3f}$, $S_{12}Z_{3f}$ und $S_{22}Z_{3f}$, die, untereinander diallel gekreuzt, das folgende Spaltungsmuster erwarten lassen:

	$S_{11}Z_{3f}$	$S_{12}Z_{3f}$	$S_{22}Z_{3f}$
$S_{11}Z_{3f}$	⊕	●	⊕
$S_{12}Z_{3f}$	●	⊕	⊕
$S_{22}Z_{3f}$	⊕	⊕	⊕

Damit sind aber die in Tabelle 4 mitgeteilten Spaltungsmuster nicht erklärbar. Die dort angegebenen Nachkommenschaften zeigen zwischen den beiden mit sich selbst nicht 100% kompatiblen Kombinationen reziproke Unterschiede: in der einen Richtung wird 100% kompatibler Pollen festgestellt, in der anderen nur 50%, während zwischen den 3 oben genannten Genotypen nach unserer einfachen Hypothese dieses Kreuzungsmuster nicht auftreten kann. Daß es sich hierbei nicht nur um fehlerhafte Bestimmungen handelt, zeigen die Untersuchungen der F_3I_2 -Familien 69/101 und 69/102 (Tabelle 6 und 7). Da viele Kombinationen mehrfach untersucht worden sind, haben wir in diesen Tabellen alle Untersuchungsergebnisse angegeben, um einen Eindruck

Tabelle 6. Ergebnis der diallelen Kreuzungen innerhalb der F_3I_2 -Familie 69/101

♀ \ ♂	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	1	1	1	1*	1	1	1	1		
	1	1*	1	1*						
	1*	1	1	1						
	1*	1	1*	1						
2	1	1/2	1/2	1*	1	1	3/4	1		
	1*	1/2	1/2	1						
	1	1/2	1/2 ⁺	1*						
	1	1/2	3/4	1						
3	1	3/4	1/2	3/4	1	1	3/4			
	1*	1/2	1/2							
	1	3/4	1/2 ⁺	1*						
	1	1/2	1/2							
4	1*	1	1/2	1/2	1	1	3/4	1		1/2 ⁺
	1	1*	1/2 ⁺	1/2	1		3/4	1		
		1		1/2						
				1/2						
				1/2						
5	1	1	1*	1	1	1	1	1	1*	1*
		1		1	1*		1	1		
6	1	1	1	1	1	1	1	1		
7	1	1*	1	1	1	1	3/4	1		1*
	1	1/2			1*		3/4	1		
							3/4			
8	1	1	1	1	1	1	1	1	1*	1
		1			1		1	1		
							1			
9		1/2		1	1		1*	1	1/2	1*
10		1/2		3/4	1		1/2	1	1/2	3/4
				1/2 ⁺						
11		1		1*	1		1	1*		1
				1						
12		1/2		3/4	1		3/4	1	3/4	3/4
				3/4					1/2	

1 = ~100% kompatibler Pollen * = nicht eindeutig
 1/2 = ~50% kompatibler Pollen + = 1/2 oder 3/4
 3/4 = ~75% kompatibler Pollen

von der Wiederholbarkeit der Untersuchungsergebnisse zu vermitteln. Aus diesem Grunde mußte in diesen Tabellen eine andere Darstellungsweise gewählt werden. Jeder dort aufgeführte Wert repräsentiert eine Untersuchung. Die mit einem Stern versehenen Boniturwerte zeigen an, daß die Bestimmung nicht eindeutig war, weil es sich um ein schlecht auswertbares Präparat handelte. Es wurde trotzdem versucht, die Kombination einzuordnen. Wie die wiederholten, eindeutig zu bestimmenden Werte zeigen, bestätigten sich die Ergebnisse in den meisten Fällen. Die mit einem Kreuz gekennzeichneten Werte sind zwischen 1/2 und 3/4 einzuordnen.

Beide Tabellen lassen die relativ gute Übereinstimmung der wiederholten Untersuchungen erkennen. Auch hier treten wieder reziproke Unterschiede auf, wie sie schon in den Familien 69/103 und 69/110 (Tab. 4) gefunden worden sind. So zeigten in der Nachkommenschaft 101 die Pflanzen 3 und 7 sowie 4 und 7 reziproke Unterschiede. In der Nachkommenschaft 102 sind es die Kombinationen 3 mal 10, 6 mal 7 und 6 mal 10. Die Kombination 6 mal 7 ist in bei-

Tabelle 7. Ergebnis der diallelen Kreuzungen innerhalb der F_3I_2 -Familie 69/102

♀ \ ♂	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	1/2	1	1/2	1	1/2	1/2	1/2	1	1/2 ⁺	1/2
	3/4*	1*	1/2*	1*	3/4	1/2	1/2			
	1/2		1*		1/2*					
2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	1	1*	1*	1	1	1*				
	1			1*						
3	1/2	1*	1/2 ⁺	1	1/2	1/2	1/2 ⁺	1	1/2	1
		1*	1/2 ⁺	1*	3/4	1/2				
			1*							
4	1	1	1	1	1	1	1*	1	1	1
		1*		1	1	1*	1			
					1/2*					
5	1/2	1	3/4	1	1/2	1	3/4	1	1/2	1/2
		1*				1/2*				
6	1	1	1/2 ⁺	1*	1/2	3/4	1	1	1	1
		1*			3/4		1			
7	1/2	1	1/2	1*	1/2	1/2	1/2	1	1/2	3/4
				1		1/2				
8	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
							1			
9	1/2 ⁺	1	3/4	1	3/4		1/2	1	3/4	1/2
10	1/2 ⁺	1	3/4	1	3/4	3/4	3/4	1	3/4	1/2

1 = ~100% kompatibler Pollen * = nicht eindeutig
 1/2 = ~50% kompatibler Pollen + = 1/2 oder 3/4
 3/4 = ~75% kompatibler Pollen

den Kreuzungsrichtungen zweimal bestimmt worden und hat jeweils das gleiche Ergebnis gebracht. An dem Vorhandensein dieser reziproken Unterschiede kann daher nicht gezweifelt werden.

Ein weiteres wichtiges Ergebnis liefern diese beiden Nachkommenschaften. Lassen wir diejenigen Pflanzen außer Betracht, die in allen Kombinationen 100% kompatiblen Pollen ergeben, so bleiben in beiden Fällen noch 4 *verschieden* reagierende Genotypen übrig. Die auf S. 375 zugrundegelegte Arbeitshypothese des Vorhandenseins eines Fertilitätsallels an einem der beiden Loci läßt aber in der Nachkommenschaft einer doppelheterozygoten Pflanze nur 3 verschiedene Genotypen, die mit sich selbst nicht 100% kompatibel sind, zu (siehe S. 375). Auch dieses Ergebnis spricht damit gegen die einfache Hypothese.

Wir müssen daher annehmen, daß es sich bei dem die Selbstfertilität bedingenden Faktor um einen dritten Locus handelt. Auch LUNDQVIST (1968) führt einen Teil der von ihm im schwedischen Stahlroggen untersuchten Mutationen zur Selbstfertilität auf einen dritten, von den Inkompatibilitätsloci unabhängig vererbten Genort zurück. Bezeichnen wir diesen Faktor mit f und das entsprechende Normalallel beim 'Petkuser Kurzstroh'-Elter mit $+$, kann die F_1 folgendermaßen geschrieben werden: $S_{12}Z_{34} + f$. Wird auch hier angenommen, daß jede f -führende Gamete zur Selbstbefruchtung befähigt ist, so sind in diesem Fall in der F_2I_1 -Generation neben den in bezug auf f Homozygoten mehr als drei verschiedene Genotypen zu erwarten.

Alle bisher genannten F_2I_2 -Familien und die F_4I_3 -Familie gehen auf dieselbe F_2 -Pflanze 1201/4 (siehe Tab. 2) zurück. Leider konnten von dieser F_2 -Familie nur 6 Pflanzen sehr unvollständig diallel untersucht werden. 2 von ihnen ergaben in allen Kombinationen 100% ausgewachsenen Pollen. Bei den restlichen 4 Pflanzen konnte nicht geklärt werden, ob es sich um mehr als 3 verschiedene Genotypen gehandelt hat. Für die Beantwortung dieser Frage standen aber umfangreichere Ergebnisse der F_2 -Familie 1201/3 zur Verfügung. Von 11 untersuchten Pflanzen zeigten 4 in allen Kombinationen 100% kompatiblen Pollen, 2 waren selbststeril und 5 hatten nach Selbstbestäubung nur 50% kompatiblen Pollen. Wenden wir uns zunächst dieser letzten Gruppe zu. Das Ergebnis der Untersuchungen ist auf Tabelle 8 angegeben. Bis auf

der doppelt so häufig wie ein einfach heterozygoter und 4 mal so häufig wie ein homozygoter Typ in der Selbstungsnachkommenschaft einer F_2 -Pflanze erwartet wird. Darüberhinaus muß festgestellt werden, daß diese Hypothese nicht die in den Familien 69/103, 69/110, 69/101 und 69/102 gefundenen Ergebnisse zu erklären vermag, da bei dieser Hypothese die dort erhaltenen reziproken Unterschiede — in der einen Kreuzungsrichtung 100% kompatibler Pollen, in der reziproken aber nur 50% — nicht auftreten dürfen. Nun geht die F_2I_1 -Familie 1201/3, worauf bereits hingewiesen worden ist, auf eine andere F_1 -Pflanze zurück als alle übrigen untersuchten Nachkommenschaften. Damit können, da zumindest die 'Petkuser Kurzstroh'-Elternpflanze in bezug auf die Inkompatibilitätsallele nicht homozygot gewesen ist, die beiden F_1 -Pflanzen unterschiedliche Inkompatibilitätsallele besessen haben, und es ist denkbar, daß die in dem Bastard von beiden Eltern zusammenkommenen Allele der Inkompatibilitätsloci nicht in jedem Fall das gleiche Zusammenwirken zeigen. Reziproke Unterschiede, wie sie beobachtet worden sind, wären erklärbar, wenn die Allele des einen oder anderen Locus Dominanz-Verhalten zeigen. Ein solches Verhalten ist aber bisher weder beim Roggen noch bei den anderen bis heute untersuchten 5 diploiden Gramineen-Arten beobachtet worden (LUNDQVIST 1969). Da es sich im vorliegenden Material um die Kreuzung zweier sehr unterschiedlicher Varietäten (eine europäische und eine amerikanische) handelt, ist es denkbar, daß das Zusammenwirken der Allele ein von der bisher bekanntesten komplementären Wirkung abweichendes Verhalten zeigen kann. Es fragt sich weiterhin, wie weit die Inkompatibilitätsallele des 'Dakold' noch ihre ursprüngliche Funktion besitzen. Wären sie jedoch überhaupt nicht mehr an der Ausprägung der Unverträglichkeitsreaktion beteiligt und sind die Allele des 'Petkuser Kurzstroh'-Elters allein verantwortlich für das Inkompatibilitätsverhalten, so wären reziproke Unterschiede in der Art, wie sie gefunden wurden, vorstellbar. Es ist jedoch auf Grund des bisher vorliegenden experimentellen Materials zu früh, weitere Betrachtungen hierüber anzuschließen. Dazu müssen mehr experimentelle Ergebnisse abgewartet werden.

Tabelle 8. Ergebnis der diallelen Kreuzung von 5 Pflanzen der F_2I_1 -Familie 1201/3

	♂	1	2	3	4	5
$S_{11} Z_{33} \times f$	1	⊕	⊙	⊕	⊕	⊙
$S_{11} Z_{44} \times f$	2	⊙	⊕	⊙	⊙	⊙
$S_{12} Z_{33} \times f$	3	⊕	⊙	⊕	⊕	⊕
$S_{12} Z_{33} \times f$	4	⊕	⊙	⊕	⊕	⊕
$S_{22} Z_{34} \times f$	5	⊙	⊕	⊕	⊕	⊕

eine Kreuzung konnten die Kombinationen vollständig diallel durchgeführt werden. Offensichtlich handelt es sich bei den Pflanzen 3 und 4 um dieselben Genotypen. Sie ergeben in allen Kreuzungen dieselben Ergebnisse. Alle übrigen unterschieden sich in ihrem Kreuzungsverhalten. Es treten auch hier 4 und damit mehr als 3 verschiedene Genotypen in dieser Gruppe auf. Das spricht wiederum gegen die einfache Hypothese eines Fertilitätsallels an einem der beiden Inkompatibilitätsloci. Unter der Annahme der oben ausgeführten Hypothese eines zusätzlichen, die Fertilität bedingenden Locus können die Ergebnisse weitgehend erklärt werden, wenn die 4 an den Inkompatibilitätsloci vorhandenen Allele in der beim Roggen bekannten gametophytischen Weise zusammenwirken. Die Zuordnung der 5 Pflanzen zu den entsprechenden Genotypen ist in Tabelle 8 ebenfalls durchgeführt. Bis auf die Kombinationen ♀1 × ♂3 bzw. 4 und ♀5 × ♂3 bzw. 4, in denen 75% kompatibler Pollen erwartet wird, wir aber annähernd 50% festgestellt haben, stimmen die Ergebnisse mit der Hypothese vollkommen überein. Da, wie bereits erwähnt, die Unterscheidung zwischen den Kombinationen mit 50% und 75% kompatiblen Pollen häufig schwierig ist, liegen hier möglicherweise fehlerhafte Bestimmungen vor. Trifft diese Hypothese zu, so würde es sich bezüglich der Inkompatibilitätsgene bei den in Tabelle 8 aufgeführten Pflanzen um zwei einfach heterozygote und zwei an beiden Loci homozygote Pflanzen handeln (siehe Tab. 8). Es fällt auf, daß der doppelheterozygote Genotyp nicht auftritt,

Wie Tabelle 2 zeigt, treten nach Selbstung unter der Tüte vereinzelt sterile oder fast sterile Pflanzen mit einem Kornansatz bis zu etwa 5% auf. Wir hatten bei der Besprechung dieser Ergebnisse die Vermutung geäußert, daß es sich bei diesen wenigen Pflanzen um das Zusammentreffen einer erblich verminderten Fertilität mit ungünstigen Umweltbedingungen handeln könne. In der F_2I_1 -Familie 1201/3 finden wir jedoch auch 2 Pflanzen, die nach Selbstbestäubung fast keine leeren Pollenkörner zeigen. Hier handelt es sich offensichtlich um genetisch selbstinkompatible Pflanzen. Es ist daher durchaus möglich, daß die in Tabelle 2 angegebenen selbststerilen Pflanzen echte selbstinkompatible Genotypen dar-

stellen. Nach der oben diskutierten Hypothese dürfen streng genommen solche selbststerilen Pflanzen in der Selbstungsnachkommenschaft nicht auftreten, wenn nur f -führende Gameten befruchten können. Sie könnten somit nur durch eine vereinzelt doch vorkommende Befruchtung einer nicht das Fertilitätsallel führenden Gamete entstanden sein. Oder aber das Fertilitätsallel ist in Verbindung mit einer bestimmten Kombination von S - und Z -Allelen des 'Petkuser Kurzstroh'-Elters nicht wirksam, was wegen der oben schon erwähnten Verschiedenheit der zur Kreuzung benutzten Populationen nicht auszuschließen ist. Die mitgeteilten Ergebnisse lassen auch hier bisher keine Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten zu.

Die Diskussion der Ergebnisse macht jedoch deutlich, daß es berechtigt erscheint, diese Untersuchungen an dem vorliegenden Material fortzusetzen. Die genauere Kenntnis des genetischen Mechanismus der Unterdrückung der Selbstinkompatibilität ermöglicht bessere Einblicke in die erbliche Struktur und in die Evolution des Inkompatibilitätssystems. Dazu sind, wie LUNDQVIST betont, gerade Untersuchungen an Gramineen geeignet, weil hier 2 Inkompatibilitätsloci mit multiplen Allelenserien vorhanden sind und somit der Verlust der Selbstinkompatibilität in sehr verschiedenem genetischen Hintergrund studiert werden kann.

Zusammenfassung

Die aus der Kreuzung zwischen der Roggensorte 'Petkuser Kurzstroh' und selbstfertilen Pflanzen der amerikanischen Varietät 'Dakold' hergestellte F_1 -Generation sowie daraus durch Selbstbefruchtung gewonnene F_2 - und F_3 -Generationen wurden auf ihre Selbstfertilität untersucht. Vorliegende Untersuchungen ergaben überwiegend fertile Pflanzen mit relativ hohem Samenansatz. Nur vereinzelt traten selbststerile Pflanzen (bis 5% Samenansatz) auf.

Unterschiedliche Fertilitätsgrade in der Gruppe der Fertilen sind erblich bedingt. Sie werden durch das Herausspalten fertilitätsvermindernder, subvitaler Gene erklärt, die mit dem Inkompatibilitätsmechanismus nicht in Verbindung zu stehen brauchen.

Um genauere Auskunft über die Vererbung der durch 'Dakold' in die Kreuzungsnachkommenschaften hereingebrachten Selbstfertilität zu erhalten, wurde das Pollenschlauchwachstum auf den Narben nach Selbstung und Kreuzung innerhalb der Nachkommenschaften untersucht. Auf Grund der Ergebnisse wird geschlossen, daß die Selbstfertilität nicht durch ein Fertilitätsallel an einem der beiden Inkompatibilitätsloci verursacht wird, sondern ein dritter Faktor für die Selbstfertilität verantwortlich ist. Das Zusammenwirken dieses Faktors mit den Genen an den Inkompatibilitätsloci sowie mögliche Wechselbeziehungen der Inkompatibilitätsallele aus den beiden unterschiedlichen Eltern werden diskutiert.

Frau E. SZEMES und Fräulein B. GATHMANN gilt mein Dank für ihre Hilfe bei der Durchführung der Versuche.

Literatur

1. KUCKUCK, H., und R. PETERS: Genetische Untersuchungen über die Selbstfertilität bei *Secale vavilovii* Grossh. und *Secale cereale* L. var. Dakold im Hinblick auf Probleme der Züchtung und Phylogenie. Z. Pflanzenzüchtg. **57**, 167–188 (1967). — 2. LUNDQVIST, A.: Self-incompatibility in rye. I. Genetic control in the diploid. Hereditas **42**, 293–348 (1956). — 3. LUNDQVIST, A.: A rapid method for the analysis of incompatibilities in grasses. Hereditas **47**, 705–707 (1961). — 4. LUNDQVIST, A.: The nature of the two-loci incompatibility system in grasses. I. The hypothesis of a duplicative origin. Hereditas **48**, 153–168 (1962). — 5. LUNDQVIST, A.: The mode of origin of self-fertility in grasses. Hereditas **59**, 413–426 (1968). — 6. LUNDQVIST, A.: Self-incompatibility in *Dactylis glomerata* L. Hereditas **61**, 353–360 (1969). — 7. LUNDQVIST, A.: Some effects of continued inbreeding in an autotetraploid highbred strain of rye. Hereditas **61**, 361–399 (1969). — 8. MÜNTZING, A., and S. AKDIK: Cytological disturbances in the first inbred generations of rye. Hereditas **34**, 485–509 (1948).

Eingegangen 12. September 1969

Angenommen durch W. SEYFFERT

Prof. Dr. G. WRICKE
Inst. f. Angew. Genetik
der Techn. Universität Hannover
Herrenhäuser Str. 2
3 Hannover-Herrenhausen (BRD)