

# Ein Fall von Dominanzwechsel bei Gerste – zugleich ein Beispiel für Aufhebung pleiotroper Genwirkungen?

C. U. HESEMANN

Lehrstuhl für Allgemeine Genetik der Universität Hohenheim, Stuttgart-Hohenheim (BRD)

## A Change in Dominance of a Mutation in Barley, Combined with Suspension of the Pleiotropic Action of the Gene

**Summary.** In order to demonstrate change of dominance of mutants in altered genetic environments, a mutant of spring barley type Haisa II was used as the experimental material. This mutant is inherited as a single gene dominant. It differs from the original type by length of the grain, the rachis segment and the straw. The complex of characteristics of this mutant is pleiotropically inherited.

Referring to these three characteristics the following plant types were analyzed: plants of the mutant, of the type Haisa II (from which the mutant is derived), seven other spring barley types serving as crossing partners of the mutant, and finally F<sub>1</sub>-plants of the MS-, MH- and SH-crossings.

A change of dominance could be demonstrated in the case of the F<sub>1</sub>-plants of certain MS- crosses. With the F<sub>1</sub>-plants of several of these MS-crosses it could be shown, that the change of dominance is combined with suspension of pleiotropic gene action.

In the discussion it is pointed out how little is known at the present time about the mechanisms which underlie a change of dominance and of pleiotropism. For a deeper understanding of these phenomena experiments on a molecular-genetic level, similar to those performed in other experimental systems, are necessary.

### 1. Einleitung

In den vorliegenden Untersuchungen soll das Auftreten von Dominanzwechsel bei einer Gerstenmutante demonstriert und an Hand dieser Befunde die Frage erörtert werden, ob derartige Fälle von Dominanzwechsel zugleich Beispiele für die Aufhebung pleiotroper Genwirkungen im veränderten genetischen Milieu sind.

### 2. Material und Methoden

Für die Untersuchungen wurde die aus der Sommergersten-Sorte Haisa II durch Mutationsauslösung entstandene Mutante Nr. 1774 verwandt. Sie zeichnet sich gegenüber der Ausgangssorte und gegenüber den für die Versuchskreuzungen verwandten Sorten durch besondere Halm-, Korn- und Spindelglied-Länge aus. Diese drei Merkmale werden als Merkmalskomplex dominant vererbt. Die Mutante wurde mit der Ausgangssorte Haisa II sowie den folgenden zweizeiligen Sommergersten-Sorten gekreuzt:

Saatbuch-Nr.	Name
1734	Pallas
1743	Proctor
1722	Peroga
1736	Primus II
1719	Amsel
1744	Albert Busser
1726	CB 211

Diese Sorten sind im Sortiment des Max-Planck-Instituts für Züchtungsforschung, Köln-Vogelsang enthalten und teilweise auch in „Barley-Varieties-EBC“ näher charakterisiert (Aufhammer et al., 1958). Es wurden die gleichen Kreuzungstypen, abgekürzt als MH-, SH- und MS-Kreuzung bezeichnet, verwendet, die bereits in der Arbeit von Gaul und Hessemann (1966) beschrieben wor-

den sind. Die F<sub>1</sub>-Pflanzen dieser drei Kreuzungstypen sowie die Kreuzungseltern wurden hinsichtlich Korn-, Spindelglied- und Halmlänge quantitativ analysiert. Die Bestimmung der Merkmale erfolgte in der gleichen Weise, wie es in der Veröffentlichung von Hessemann und Gaul (1967) dargestellt ist. Es wurde darauf verzichtet, die zu den Mittelwerten gehörenden Varianzen der geprüften drei Merkmale aufzuführen. Vielmehr wurde es im Rahmen der hier mitgeteilten Befunde für ausreichend erachtet, sich auf die Angabe der Mittelwerte und der Ergebnisse der *t*-Teste zwischen den Mittelwerten zu beschränken. Die entsprechenden Werte der Varianzen können jederzeit in den Protokollunterlagen beim Institut für Allgemeine Genetik der Universität Hohenheim eingesehen werden. Für die in der vorliegenden Veröffentlichung behandelte Fragestellung wurden von den Ergebnissen der Untersuchungen über Dominanzwechsel bei Gerste einige besonders instruktive Beispiele ausgewählt. Eine ausführliche Darstellung der Befunde über Dominanzwechsel soll an anderer Stelle erfolgen (Hessemann, unveröffentlicht).

Die Kreuzungen und die Messungen an den F<sub>1</sub>-Pflanzen und Kreuzungseltern wurden während der Tätigkeit des Autors als wissenschaftlicher Assistent am Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung in Köln-Vogelsang bei Prof. Dr. H. Gaul in der Abteilung Mutationsforschung im Rahmen eines Vertrages mit dem Stichting Instituut voor Toepassing van Atoomenergie in de Landbouw (ITAL-EURATOM) in Wageningen, Niederlande, durchgeführt. Für die Anregung zu den Untersuchungen über Dominanzwechsel sowie für das Interesse während der ersten Phase ihres Verlaufs möchte ich Herrn Prof. Dr. H. Gaul auch an dieser Stelle danken. Mein Dank gilt ebenso meiner damaligen technischen Assistentin, Fräulein Sigrid Müller, für ihre zuverlässige technische Hilfe. Die zweite Phase der Untersuchungen, die Auswertung der Meßergebnisse, erfolgte am Institut für Allgemeine Genetik der Universität Hohenheim, Stuttgart-Hohenheim.

### 3. Ergebnisse

Die Mut. Nr. 1774 zeichnet sich durch ungewöhnlich große Mittelwerte von Korn-, Spindelglied- und Halmlänge gegenüber der Ausgangssorte Haisa II aus (Tab. 1a). In allen drei Merkmalen sind die Unterschiede zwischen beiden Formen signifikant (Tab. 1b). Ein Vergleich der Mittelwerte der  $F_1$ -Pflanzen, die aus der MH-Kreuzung hervorgegangen sind, mit den Mittelwerten von Haisa II zeigt, daß die Werte der  $F_1$ -Pflanzen viel größer sind als diejenigen von Haisa II. Die Unterschiede sind signifikant. Ein entsprechender Vergleich von  $F_1$ -Pflanzen der MH-Kreuzung und Pflanzen der Mutante ergibt keine signifikanten Unterschiede. Diese Mittelwerte-Vergleiche zeigen, daß der Merkmalskomplex der Mutante dominant vererbt wird.

Aus den MS-Kreuzungen der Mutante mit verschiedenen Sommergerstensorten ergibt sich, daß in Abhängigkeit von der Wahl der Sorte und damit von

der Wahl des genetischen Hintergrundes, in den die dominante Mutation eingelagert wird, in  $F_1$  die dominanten Merkmale normal, abgeschwächt oder gar nicht in Erscheinung treten. Bei der MS-Kreuzung mit der Sorte Pallas sind die Mittelwerte der  $F_1$ -Pflanzen für die Merkmale Spindelglied- und Halmlänge signifikant größer als die der Sorte. Für das Merkmal Kornlänge wurde gefunden, daß der Mittelwert der Sorte sich durch seine Größe signifikant von dem der  $F_1$ -Pflanzen unterscheidet. Bezüglich Spindelglied- und Halmlänge ist also die Dominanz der Mutante, wenn auch in abgeschwächter Form, wie ein Vergleich mit den entsprechenden Mittelwerten der Mutante zeigt, erhalten geblieben. Die Mittelwerte der  $F_1$ -Pflanzen der dazugehörigen SH-Kontrollkreuzungen verglichen mit den Mittelwerten der Sorte weisen darauf hin, daß bereits bei der SH-Kreuzung die Mittelwerte von Spindelglied- und Halmlänge signifikant größer sind als diejenigen der Sorte. Diese Befunde besagen, daß bereits die Einlagerung

Tabelle 1a. Mittelwerte der Korn-, Spindelglied- und Halmlängen von Mut. Nr. 1774, Haisa II, sieben weiteren Sommergersten-Sorten sowie  $F_1$ -Pflanzen der entsprechenden MS- (Mutante  $\times$  Sorte) MH- (Mutante  $\times$  Haisa II) und SH- (Sorte  $\times$  Haisa II) Kreuzungen

Bezeichnung	Mittelwerte der Längen in cm von			Pflanzenzahl
	Korn	Spindelglied	Halm	
Sorte Haisa II	8,19	2,95	88,16	20
Mut. Nr. 1774	10,31	3,58	102,65	20
MH-Kreuzung:				
Mut. Nr. 1774 $\times$ Haisa II	10,11	3,51	97,10	12
Sorte Pallas	9,45	2,24	72,51	18
MS-Kreuzung:				
Mut. Nr. 1774 $\times$ Pallas	8,97	2,95	88,47	10
SH-Kreuzung:				
Pallas $\times$ Haisa II	8,88	2,73	86,82	13
Sorte Proctor	8,59	2,64	82,93	18
MS-Kreuzung:				
Mut. Nr. 1774 $\times$ Proctor	9,28	2,87	90,73	14
SH-Kreuzung:				
Proctor $\times$ Haisa II	9,30	2,90	95,58	5
Sorte Peroga	9,44	2,96	77,29	16
MS-Kreuzung:				
Mut. Nr. 1774 $\times$ Peroga	9,53	2,94	79,50	3
SH-Kreuzung:				
Peroga $\times$ Haisa II	9,33	2,87	71,97	3
Sorte Primus II	9,30	2,02	88,07	19
MS-Kreuzung:				
Mut. Nr. 1774 $\times$ Primus II	9,30	2,65	66,40	2
SH-Kreuzung:				
Primus II $\times$ Haisa II	9,23	2,49	92,34	11
Sorte Amsel	8,67	2,82	80,29	15
MS-Kreuzung:				
Mut. Nr. 1774 $\times$ Amsel	9,77	3,14	88,80	12
SH-Kreuzung:				
Amsel $\times$ Haisa II	9,13	3,18	89,50	3
Sorte CB 211	8,68	2,39	74,54	20
MS-Kreuzung:				
Mut. Nr. 1774 $\times$ CB 211	9,47	3,01	91,36	13
Sorte Albert Busser	9,20	2,94	88,41	15
MS-Kreuzung:				
Mut. Nr. 1774 $\times$ Albert Busser	9,75	3,15	102,03	6

Tabelle 1 b. *t*-Teste der in Tab. 1 a aufgeführten Mittelwerte

	t-Teste der Längen-Mittelwerte von		
	Korn	Spindelglied	Halm
Mut. Nr. 1774/Haisa II	***	***	***
MH-Kreuzung Mut. Nr. 1774 × Haisa II/ Haisa II	***	**	***
MH-Kreuzung Mut. Nr. 1774 × Haisa II/ Mut. Nr. 1774	—	—	—
MS-Kreuzung Mut. Nr. 1774 × Pallas/ SH-Kreuzung Pallas × Haisa II	—	***	—
MS-Kreuzung Mut. Nr. 1774 × Pallas/Pallas	**	***	***
SH-Kreuzung Pallas × Haisa II/Pallas	***	***	***
MS-Kreuzung Mut. Nr. 1774 × Proctor/ SH-Kreuzung Proctor × Haisa II	—	—	—
MS-Kreuzung Mut. Nr. 1774 × Proctor/Proctor	***	—	*
SH-Kreuzung Proctor × Haisa II/Proctor	**	—	***
MS-Kreuzung Mut. Nr. 1774 × Peroga/ SH-Kreuzung Peroga × Haisa II	—	—	—
MS-Kreuzung Mut. Nr. 1774 × Peroga/Peroga	—	—	—
SH-Kreuzung Peroga × Haisa II/Peroga	—	—	—
MS-Kreuzung Mut. Nr. 1774 × Primus II/ SH-Kreuzung Primus II × Haisa II	—	—	***
MS-Kreuzung Mut. Nr. 1774 × Primus II/ Primus II	—	***	***
SH-Kreuzung Primus II × Haisa II/Primus II	—	*	—
MS-Kreuzung Mut. Nr. 1774 × Amsel/ SH-Kreuzung Amsel × Haisa II	—	—	—
MS-Kreuzung Mut. Nr. 1774 × Amsel/Amsel	***	—	**
SH-Kreuzung Amsel × Haisa II/Amsel	—	—	—
MS-Kreuzung Mut. Nr. 1774 × CB 211/CB 211	***	***	***
MS-Kreuzung Mut. Nr. 1774 × Albert Busser/ Albert Busser	*	—	***

es bedeuten: — = nicht signifikant; \* = signifikant bei 5%; \*\* = signifikant bei 2%;  
\*\*\* = signifikant bei 1%

des Haisa II-Genoms in eine fremde genetische Umgebung bei den betreffenden Merkmalen der  $F_1$ -Bastarde zu Mittelwerten führt, die deutlich größer als die der entsprechenden Sorte sind. Bei Einlagerung der Mutation in das genetische Milieu der Sorte Pallas ergibt sich, daß die Unterschiede zwischen den Mittelwerten von  $F_1$ -Pflanzen und Pflanzen der Sorte verstärkt hervortreten. Nur im Falle der Kornlänge sind die Mittelwerte der  $F_1$ -Pflanzen der MS- und SH-Kreuzungen signifikant kleiner als der Mittelwert der Sorte. Die Analyse der Kreuzungen mit der Sorte Proctor führt zu dem Resultat, daß die Mittelwerte der  $F_1$ -Pflanzen von MS- und SH-Kreuzungen für alle drei Merkmale nicht signifikant verschieden sind. Ein Vergleich der Mittelwerte der  $F_1$ -Pflanzen der MS-Kreuzung und der Pflanzen der Sorte zeigt, daß für das Merkmal Kornlänge ein stark signifikanter, für das Merkmal Halmlänge ein schwach signifikanter und für das Merkmal Spindelgliedlänge kein signifikanter Unterschied besteht. Diese Befunde der Kreuzungen mit der Sorte Proctor lassen keinen eindeutigen Schluß zu, daß bei diesem Beispiel der dominante Charakter der Mutante noch nicht völlig verloren gegangen ist und der Dominanzgrad der Merkmale sich nur in abgeschwächter Form ausprägt. Ein Vergleich der Mittelwerte der MS-Kreuzung mit denjenigen der Sorte Primus II ergibt für

das Merkmal Kornlänge keine signifikanten Unterschiede, für das Merkmal Spindelgliedlänge signifikant größere, für das Merkmal Halmlänge signifikant kleinere Werte als diejenigen der Sorte. Allerdings muß bei der Beurteilung der Befunde berücksichtigt werden, daß bei der MS-Kreuzung nur sehr wenige Individuen zur Verfügung standen. Ein Vergleich der Mittelwerte der MS-Kreuzung mit der Sorte Amsel zeigt, daß im genetischen Hintergrund dieser Sorte der dominante Charakter der Mutante bezüglich des Merkmals Spindelgliedlänge, nicht jedoch bezüglich der Merkmale Korn- und Halmlänge aufgehoben ist. Bei einem weiteren Beispiel, den Mittelwerten der MS-Kreuzung mit der Sorte CB 211 zeigt sich, daß im genetischen Milieu dieser Sorte die dominante Ausprägung bei allen drei Merkmalen erhalten bleibt. Innerhalb dieser Kreuzungskombination sind die Informationen insofern unvollständig, weil aus technischen Gründen die entsprechende SH-Kreuzung nicht durchgeführt werden konnte.

Bei der MS-Kreuzung mit der Sorte Peroga findet man, daß bezüglich der Mittelwerte aller drei Merkmale keine signifikanten Unterschiede im Vergleich zu den Mittelwerten dieser Sorte bestehen. Die Einlagerung der Mutation in das Genom von Peroga bewirkt also Dominanzwechsel bei allen drei Merkmalen. Als letztes Beispiel ist die MS-Kreuzung mit der Sorte

Albert Busser aufgeführt. Im genetischen Hintergrund dieser Sorte werden die Merkmale der Mutante sehr unterschiedlich im Grad der Ausprägung beeinflußt. Bezüglich der Korn- und Halmlänge sind die Mittelwerte der F<sub>1</sub>-Pflanzen der MS-Kreuzung signifikant größer als diejenigen der Sorte. Bei dem Merkmal Spindelgliedlänge ist kein signifikanter Unterschied festzustellen.

#### 4. Diskussion

##### 4.1. Dominanzwechsel auf Grund von Interaktionen zwischen mutierten und fremden neuen Genen

Mit großer Wahrscheinlichkeit waren Gonzalez (1923) und Timoféeff-Ressovsky (1934) die ersten, welche die Bedeutung des genetischen Milieus für die Merkmalsausprägung nachweisen konnten. Beispiele von Dominanzwechsel bei verschiedenen Pflanzenarten auf Grund von Interaktionen zwischen mutierten und fremden Genen sind seit langem aus der Literatur bekannt (Gustafsson, 1954; Hallquist, 1953; Mainx, 1948; Michaelis und Kaplan, 1950; Schick, 1935; Schwanitz, 1959; Stubbe, 1938). Es wird darauf verzichtet, bei der Diskussion der Befunde der vorliegenden Untersuchungen die Ergebnisse der oben genannten Autoren ausführlich zu behandeln. Eine zusammenfassende Darstellung dieser Befunde ist in einer in Vorbereitung befindlichen Veröffentlichung über inter- und intragenische Wechselwirkungen bei höheren Organismen aus molekulargenetischer Sicht (Hesemann, in Vorbereitung) vorgesehen. Die Befunde der hier vorliegenden Untersuchungen stellen ein weiteres Beispiel für das Auftreten von Dominanzwechsel bei Einlagerung der Mutation in ein neues genetisches Milieu dar. Der Nachweis für das Phänomen des Dominanzwechsels konnte somit, wie die Ergebnisse der oben zitierten Veröffentlichungen sowie die vorliegenden Befunde zeigen, für verschiedene Pflanzenarten eindeutig erbracht werden. In keinem Falle konnten aber bisher Aufschlüsse über den Dominanzwechsel-Mechanismus, der Wechselwirkung zwischen mutierten und neuen Genen auf molekulargenetischer Ebene, erhalten werden. Ergebnisse über primäre Wirkungen von Genen sind zwar auch bei höheren Organismen bereits erzielt worden. Für ein tieferes Verständnis der Erscheinung des Dominanzwechsels ist es jedoch notwendig, die Kette der Reaktionen, die auf Grund der von einem Gen gebildeten primären Genprodukte in Gang gesetzt werden und zur Merkmalsbildung führen, zu kennen. Die Vielfalt der Wechselbeziehungen zwischen Genen und die große Mannigfaltigkeit an Folgeaktionen, die sich auf Grund von Geninteraktionen innerhalb der Wirkungskette einzelner Gene ergeben können, sind als Grund dafür anzuführen, daß bisher keine Ergebnisse derartiger molekulargenetischer Untersuchungen bezüglich Dominanzwechsel erhalten wurden. Es wird die Ansicht vertreten, daß zum gegenwärtigen Zeitpunkt unter Berücksichtigung der Kenntnisse ver-

gleichbarer Vorgänge bei Mikroorganismen Untersuchungen bei höheren Pflanzen an Modellbeispielen über die molekulargenetischen Grundlagen des Dominanzwechsels begonnen werden sollten. Erst auf Grund der Ergebnisse dieser noch zu führenden Analysen läßt sich für die bei Dominanzwechsel auftretende modulierte Merkmalsausprägung eine eindeutige Erklärung finden.

##### 4.2. Dominanzwechsel und gleichzeitige Aufhebung pleiotroper Genwirkungen im veränderten genetischen Hintergrund

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen über Dominanzwechsel bei Gerste weichen in einem wesentlichen Punkt von den Befunden aller übrigen Autoren ab: Bei Einlagerung der Mutation in ein neues genetisches Milieu konnte neben dem Phänomen des Dominanzwechsels bei einigen Kreuzungskombinationen unabhängige Variation der Teilmerkmale der Mutante nachgewiesen werden. Die Wechselwirkungen zwischen mutierten und fremden Genen äußern sich bei dem hier vorliegenden Gerstenbeispiel nicht nur im Dominanzwechsel, sondern zugleich auch in der Aufhebung pleiotroper Genwirkungen. Im Rahmen der vorliegenden kurzen Mitteilung soll nicht näher auf die bei den verschiedensten Objekten gewonnenen Ergebnisse anderer Autoren über pleiotrope Gene eingegangen werden. Bezüglich der speziellen Fragestellung der Auflösung pleiotroper Genwirkungen im veränderten genetischen Hintergrund wird auf die Arbeiten von Gaul (1963), Gaul *et al.* (1968), Hesemann und Gaul (1967) sowie auf die in Vorbereitung befindliche Veröffentlichung von Hesemann verwiesen. Eine Begründung dafür, daß im Gegensatz zu den Befunden aller übrigen Autoren nur beim hier dargestellten Beispiel der Nachweis für gleichzeitiges Auftreten von Dominanzwechsel und Aufhebung pleiotroper Genwirkungen erbracht werden konnte, wird darin gesehen, daß die anderen Autoren bei der Analyse von Beispielen für Dominanzwechsel allein dieses Phänomen im Blickpunkt und nicht zugleich Untersuchungen über Auflösung pleiotroper Effekte angestellt hatten. Auf Grund dieser Überlegungen sollte es möglich sein, gerade bei der Analyse quantitativer Merkmale auch bei anderen Objekten Kopplung beider Phänomene beobachten zu können.

Die Beseitigung pleiotroper Genwirkungen ist wie der Dominanzwechsel auf Interaktionen zwischen mutierten und fremden Genen zurückzuführen. Diese Auflösung pleiotroper Effekte kann zur Zeit nur an der unabhängigen Variation von Teilmerkmalen einer Mutante abgelesen werden. Der eigentliche molekulargenetische Mechanismus ist auf Grund der komplizierten Vernetzung von Genwirkungen auf dem langen Weg bis zur Merkmalsbildung, insbesondere bei quantitativen Merkmalen, noch völlig unverstanden. Derartige molekulargenetische Untersuchungen sollten folglich nicht nur zur Klärung des Phänomens des

Dominanzwechsels, wie bereits oben ausgeführt wurde, sondern auch zum tieferen Verständnis des Mechanismus der Pleiotropie in Angriff genommen werden. Mutationen, bei denen bei Einlagerung in ein verändertes genetisches Milieu zugleich Dominanzwechsel und Auflösung pleiotroper Effekte nachgewiesen werden kann, werden als besonders geeignet angesehen, Geninteraktionen im molekulargenetischen Bereich bei höheren Organismen zu analysieren. Eine schlüssige Antwort auf die Frage, ob möglicherweise ursächliche Zusammenhänge zwischen den molekulargenetischen Wirkungsweisen von Dominanzwechsel und Pleiotropie bestehen, kann erst nach Aufklärung der eigentlichen Wirkungsmechanismen beider Phänomene gegeben werden.

### 5. Zusammenfassung

Um Dominanzwechsel bei Mutanten im veränderten genetischen Milieu nachzuweisen, wurde als Modellbeispiel eine Mutante der Sommergerstensorte Haisa II herangezogen. Diese Mutante hat einen monogen dominant bedingten Erbgang. Sie weicht in den folgenden Merkmalen durch besondere Länge von der Ausgangsform ab: Korn-, Spindelglied- und Halmlänge. Der Merkmalskomplex dieser Mutante wird pleiotrop vererbt.

Bezüglich dieser drei Merkmale wurden Pflanzen der für die Kreuzungen verwendeten Ausgangsformen, nämlich Pflanzen der Mutante, der Sorte Haisa II, von der sich die Mutante ableitet, und sieben weiterer als Kreuzungspartner der Mutante dienende Sommergerstensorten sowie  $F_1$ -Pflanzen der jeweiligen MS-, MH- und SH-Kreuzungen analysiert.

Bei den  $F_1$ -Pflanzen bestimmter MS-Kreuzungen konnte Dominanzwechsel nachgewiesen werden. An den  $F_1$ -Pflanzen einiger dieser MS-Kreuzungskombinationen konnte gezeigt werden, daß Dominanzwechsel mit Aufhebung pleiotroper Genwirkungen verbunden ist.

Im Diskussionsteil wird dargelegt, wie gering die bisherigen Kenntnisse über die Wirkungsmechanismen sind, die Dominanzwechsel und Pleiotropie zu-

grunde liegen. Für ein tieferes Verständnis dieser Phänomene werden Untersuchungen auf molekulargenetischer Grundlage an Modellbeispielen für unbedingt notwendig erachtet.

### Literatur

1. Aufhammer, G., Bergal, P., Forne, F. R.: Barley varieties — EBC. 1—59. Amsterdam-London-New York: Elsevier Publ. Co. 1958. — 2. Gaul, H.: Mutationen in der Pflanzenzüchtung. Z. Pflanzenzüchtg. **50**, 194—307 (1963). — 3. Gaul, H., Hesemann, C. U.: Züchterische Bedeutung von Großmutationen. I. Beispiele für die Änderung der Grannenlänge von Sommergersten-Mutanten im veränderten genetischen Hintergrund. Z. Pflanzenzüchtg. **55**, 225—237 (1966). — 4. Gaul, H., Grunewaldt, J., Hesemann, C. U.: Variation of character expression of barley mutants in a changed genetic background. In: Mutations in plant breeding II, 77—95. Wien: IAEA 1968. — 5. Gonzalez, B. M.: Experimental studies on the duration of life. VIII. The influence upon duration of life of certain mutant genes of *Drosophila melanogaster*. Amer. Naturalist **57**, 289—325 (1923). — 6. Gustafsson, A.: Mutations, viability, and population structure. Acta Agric. Scand. **4**, 601—632 (1954). — 7. Hallquist, C.: Change of dominance in different genic environment. Hereditas **39**, 236—240 (1953). — 8. Hesemann, C. U., Gaul, H.: Züchterische Bedeutung von Großmutationen. II. Beispiel für die unabhängige Variation von Teilmerkmalen einer Sommergersten-Mutante im veränderten genetischen Hintergrund. Z. Pflanzenzüchtg. **58**, 1—14 (1967). — 9. Hesemann, C. U.: Inter- und intragenische Wechselwirkungen bei höheren Organismen aus molekulargenetischer Sicht (in Vorbereitung). — 10. Mainx, F.: Versuche zur Analyse der Genwirkung bei *Antirrhinum majus*. Österr. Bot. Z. **94**, 3 (1948). — 11. Michaelis, P., Kaplan, R. W.: Manifestationswechsel beim Zusammenwirken chromosomaler und plasmatischer Erbfaktoren. Naturwissenschaften **37**, 494 (1950). — 12. Schick, R.: Untersuchungen über Koppelung bei *Antirrhinum majus*. VII. Über die Lage von 15 Genen im Graminifolia-Chromosom. Z. f. indukt. Abst. u. Vererbungslehre. **69**, 345—373 (1935). — 13. Schwanitz, F.: Genetik und Evolutionsforschung bei Pflanzen. In: Heberer (Herausg.), Die Evolution der Organismen, S. 425—551. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag 1959. — 14. Stubbe, H.: Zur Analyse einer dominant wirkenden, sich variabel manifestierenden Mutation von *Antirrhinum majus*. Biol. Zbl. **58**, 394—411 (1938). — 15. Timoféeff-Ressovsky, N. W.: Über die Vitalität einiger Genmutationen und ihrer Kombinationen bei *Drosophila funebris* und ihre Abhängigkeit vom „genotypischen“ und vom äußeren Milieu. Z. indukt. Abst. u. Vererbungslehre. **66**, 319—344 (1934).

Eingegangen am 10. Juni 1972

Angenommen durch H. Stubbe

Dr. C. U. Hesemann  
Lehrstuhl für Allgemeine Genetik  
der Universität Hohenheim  
Kirchnerstr. 7  
D-7 Stuttgart-Hohenheim (Germany/BRD)