

trieben am frühesten aus. Da in Tamsweg im Winter 1943/44 die verholzten Rhizomteile aber unbeschädigt blieben, sind dieselben auch als etwas win-



Abb. 1. Zweijährige Pflanze (Rhizomvermehrung). Vier Wochen nach dem Antreiben, bereits 50 cm hoch.

terhärter anzusehen. Von einer Winterhärte kann aber erst dann gesprochen werden, wenn die ganze Pflanze, bzw. in unserem Fall der Wurzelstock unbeschädigt bleibt. Die im Herbst bereits ausgebildeten Triebknospen treiben im folgenden Jahr aber

nicht nur am frühesten aus, sondern ergeben auch noch die stärksten und längsten Triebe. Schon aus diesem Grunde kann die etwas größere Winterhärte der verholzten Rhizomteile, aus denen auch bei erfrorenen Triebknospen ein Wiederaustreiben erfolgt, doch nicht genügen. Es muß vielmehr geachtet werden, Pflanzen zu erhalten, bei denen auch die Triebknospen soviel Winterfestigkeit besitzen, um unseren klimatischen Bedingungen standzuhalten.

Wie bereits erwähnt, kann eine genügend große Winterhärte nur durch eine geschlechtliche Vermehrung erreicht werden. Einer solchen steht aber die Tatsache gegenüber, daß *Arundo donax L.*, wie die Gattung *Phragmites* sehr oft, keinen Samen ausbilden, und wenn, — dieser wieder sehr oft nicht keimfähig ist. Berücksichtigt man diese Eigenschaft, so könnten trotz Auspflanzen der besten Klone in Mittelmeergebieten doch Jahre vergehen, ehe man keimfähige Samen erhält. Dieser Faktor ist nicht abzuschätzen, da hier Zufälligkeiten eine entscheidende Rolle spielen können. Aus dem Angeführten ist aber auch ersichtlich, daß solche Klone an verschiedenen Orten des Mittelmeergebietes ausgepflanzt werden sollen, um alle Umweltfaktoren zu berücksichtigen.

Aus den Ausführungen ist zu ersehen, daß die Schwierigkeiten zur Lösung des Problems sehr groß sind und nur durch eine sinngemäße Zusammenarbeit vieler Stellen zu überwinden sein werden. Je größer die Zahl der sich mit diesem Problem befasenden Versuchsansteller ist, und je früher mit diesbezüglichen Versuchen begonnen wird, um so rascher kann das erwünschte Ziel erreicht werden.

Über das Vorkommen von Hemmungsgenen in Inzuchlinien von *Godetia Whitneyi*.

Von GUNNAR HIORTH, Ås, Norwegen.

Mit 3 Textabbildungen.

I. Einleitung.

Bei Kreuzungen der aus Gartenlinien stammenden Standardlinie Bre (Bremen) mit bestimmten Linien aus 3 verschiedenen kalifornischen Lokalitäten (Bodega, Cloverdale 1, Cloverdale 4, siehe H. 1942) ergeben sich 3 verschiedene Typen von letalen Sämlingen, deren Phänotypen mit bzw. geh₁-geh₃ bezeichnet wurden, H. 1944 a. Es hat sich gezeigt, daß das Absterben der Sämlinge in allen 3 Fällen auf komplementären Hemmungsgenen beruht. Bre besitzt die Gene I₁, I₂ und I₃, die genannten Lokalitäten je einen der zugehörigen Komplementärfaktoren H₁, H₂ und H₃. Das Zusammentreffen von I₁ aus Bre mit H₁ aus Bodega bedingt den Phänotypus geh₁ (gehemmt₁), während I₂ mit H₂ geh₂ ergibt und I₃ mit H₃ geh₃. Es ist in dieser Verbindung zweckmäßig, die vollständigen Formeln einiger Whitneyi-Rassen anzugeben, soweit sie uns bekannt sind:

Normaltypus der Art <i>Whitneyi</i> (vermutlich)	h ₁ h ₁ h ₂ h ₂ h ₃ h ₃ i ₁ i ₁ i ₂ i ₂ i ₃ i ₃
Bodega	H ₁ H ₁ H ₂ H ₂ H ₃ H ₃ i ₁ i ₁ i ₂ i ₂ i ₃ i ₃
Cloverdale 1	h ₁ h ₁ H ₂ H ₂ h ₃ h ₃ i ₁ i ₁ i ₂ i ₂ i ₃ i ₃
Cloverdale 4	h ₁ h ₁ h ₂ h ₂ H ₃ H ₃ i ₁ i ₁ i ₂ i ₂ i ₃ i ₃
i ₂ -Bre	h ₁ h ₁ h ₂ h ₂ h ₃ h ₃ I ₁ I ₁ i ₂ i ₂ I ₃ I ₃
I ₂ -Bre (vgl. S. 72)	h ₁ h ₁ h ₂ h ₂ h ₃ h ₃ I ₁ I ₁ I ₂ I ₂ I ₃ I ₃

Im folgenden werden wir indessen verkürzte Formeln gebrauchen. Die Kreuzung Bodega × Bre entspricht z. B. der Formel H₁H₁i₁i₁ × h₁h₁I₁I₁.

Die Gene H₁, H₂ und H₃ sind offenbar in der Natur sehr selten; denn in umfangreichen Kreuzungen von Bre-Individuen (von denen die Mehrzahl offenbar I₁I₂I₃ waren) mit den verschiedensten natürlichen Lokalitäten, sind nur in den drei genannten Fällen letale Bastarde angetroffen worden. H₁—H₂ kommen auch nicht im Gartenmaterial vor. I₂ ist unter den bisher untersuchten 9 natürlichen Lokalitäten nicht aufgefunden worden, während die Verbreitung von I₁ und I₃ in der Natur noch nicht untersucht ist.

Für die eingehendere Untersuchung der genetischen Grundlage der Hemmungerscheinungen war es notwendig, die genetische Konstitution der wichtigsten Inzuchlinien aus Gartenmaterial in bezug auf die Gene I₁—I₃ kennenzulernen. In der vorliegenden Abhandlung sollen die ersten Ergebnisse hierüber mitgeteilt werden. Da die Untersuchungen über Hemmungsgene nur eine von 13 Versuchsreihen ausmachen, die gleichzeitig im Gang waren, und da sie außerdem auf einem frühen Stadium abgebrochen werden mußten, müssen eine Reihe von Fragen unbeantwortet bleiben. Leider

ist auch das Schicksal unserer früheren Abhandlung über Hemmungsgene (H. 1944a) zur Zeit unbekannt.

II. Material und Methoden.

Der Umstand, daß die normalerweise letalen geh_1 — geh_3 -Individuen sich bei sorgfältiger Pflege gelegentlich weiterentwickeln und dann fertile Pflanzen ergeben, erlaubt eine ziemlich eingehende Analyse der genetischen Grundlage der Hemmungerscheinungen. Es können z. B. zwei Genspaltungen vom Typus $HhIi \times hhii$ ausgezählt werden. Ferner kann untersucht werden, welche der theoretisch möglichen gehemmten Genotypen (z. B. $H_1h_1I_1i_1$, $H_1H_1I_1i_1$, $H_1h_1I_1I_1$ und $H_1H_1I_1I_1$) sich weiterentwickeln können. Indessen zeigt es sich, daß es wegen der häufigen Abweichungen in den Spaltungsverhältnissen bei *Godetia* mühsam ist, auf diesem Wege sichere Ergebnisse zu gewinnen. Es empfiehlt sich daher, bei der Analyse der verschiedenen Hemmungerscheinungen das Hauptgewicht auf zwei bestimmte Kreuzungen zu legen: Durch $H_1h_1i_1 \times h_1h_1I_1I_1$ wird die Spaltung des Hemmungsgens H_1 untersucht, durch $h_1h_1I_1i_1 \times H_1H_1i_1i_1$ die des zugehörigen Komplementärfaktors I_1 . — Während die Spaltungen von H_1 — H_3 schon früher beschrieben sind, werden wir die Angaben über die Spaltung von I_1 — I_3 vervollständigen.

In erster Linie war es indessen unsere Absicht, das Vorkommen der Gene I_1 — I_3 in Gartenlinien zu analysieren. Hierzu wurden im Sommer 1944 eine Anzahl Inzuchtlinien mit unseren drei Testlinien (1) $H_1H_1i_1i_1$, (2) $H_2H_2i_2i_2$, (3) $H_3H_3i_3i_3$ gekreuzt. Als TL 1 (Testlinie 1) wurde nicht die Lokalität Bodega selbst, sondern ein Kreuzungsprodukt von der Formel H_1 -Bodega \times Bre δ_3S_2 benutzt. Diese Formel, die in H. 1944a näher erklärt worden ist, besagt, daß auf drei aufeinanderfolgende Kreuzungen mit Bre δ_2 Selbststüngelungen folgten. Es wird dabei vorausgesetzt, daß in jeder Generation H_1 -Individuen ausgelesen wurden. Als TL 2 wurde die S_4 von Cloverdale 1 benutzt, als TL 3 die S_1 von Cloverdale 4. Die Konstitution dieser Linien ist genügend geprüft worden. Die analysierten Gartenrassen sind im folgenden kurz charakterisiert.

1. Bre (Bremen), S_9 (neunte Selbststüngelgeneration, Sommer 1944). Blüte mit mittelgroßem Zentrafleck. Vorzüglich fertig und inzuchtreistent, aber leider sehr anfällig gegen Welkekrankheit. Bisherige Standardlinie für die Gartenlinien der Art *G. Whitneyi*.

2. ff (vE), S_7 . Kein Kronblattfleck. Die Klammer ist eine Verkürzung für voller Endfleck und deutet an, daß keine der häufigen Gene, die die Größe des Kronblattflecks reduzieren, anwesend sind.

3. *flammea*, S_6 . Aus einer Handelssorte gleichen Namens. Sattroter Endfleck, d. h. Fleck, der das distale Ende des Kronblattes erreicht.

4. w_3 , S_4 . Eins der 3 Gene für weiße Grundfarbe des Kronblattes enthaltend.

5. w_2 -Duke, S_8 . Duke = Sammelbezeichnung für die Linien, die aus Duchéß of Albany \times Kew B (Du \times Ke) entstanden sind.

6. 1n-Duchéß, S_6 . Homozygote Linie, aus Selbststüngel eines haploiden Individuums aus der völlig weißblütigen Sorte Duchéß of Albany entstanden.

7. w_2 -Benary, S_6 . Zeigt von allen mir bekannten *Whitneyi*-Linien bei weitem die beste Widerstandskraft gegen Welkekrankheit.

Die Mehrzahl dieser Linien sind z. T. komplizierte Kreuzungsprodukte aus Gartenrassen. Nr. 1—5 sind aus Kreuzungen einer aus dem botanischen Garten in Kew stammenden Linie Kew B mit verschiedenen anderen Typen hervorgegangen. Mehrere von ihnen enthalten zugleich Vorfahren aus der Handelssorte Duchéß of Albany. Nur Nr. 7 ist mit keiner der übrigen Formen verwandt.

III. geh_1 .

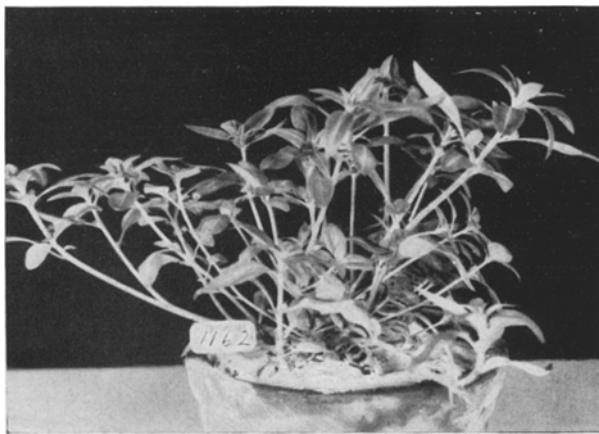
Die Spaltung von I_1 — i_1 . Während wir in unserer letzten Mitteilung nur relativ indirekte Beweise für diese Spaltung erbrachten, haben wir sie inzwischen direkt untersucht. Bre, $h_1h_1I_1I_1$, wurde mit einer $h_1h_1i_1i_1$ -Linie aus Bodega gekreuzt. Die daraus entstandenen, völlig normalen Bastarde wurden mit der Testlinie $H_1H_1i_1i_1$ gekreuzt. Diese Kreuzung sollte 50% $H_1h_1I_1i_1$ (geh_1) + 50% $H_1h_1i_1i_1$ (normale) ergeben, also 50% I_1i_1 + 50% i_1i_1 . In Übereinstimmung mit dieser Erwartung erhielten wir in zwei Familien zusammen 535 geh_1 : 562 normal. Das Aussehen der geh_1 variierte in den Pikkästen, wie es bei Kreuzung entfernter verwandter Rassen nicht überraschend ist. Alle geh_1 waren indessen leicht als völlig abnorm zu erkennen. — Eine Spaltung von I_1 wurde ferner in der *flammea*-Sippe konstatiert, vgl. S. 71.



Abb. 1. Weiterentwickelte geh_1 aus Bodega \times Bre δ_2 neben normaler Bre-Pflanze (links).

Die Analyse der Gartenlinien. geh_1 -Sämlinge haben eine charakteristische Erscheinung: Entwicklung des basalen Kotyledonenteiles stark gehemmt. Kotyledonen daher zunächst klein, ungestielt und sehr breit. Hypokotyl kurz. Infolge auffälliger Verspätung der Sproßbildung wachsen die zunächst kleinen Kotyledonen im Laufe der Zeit etwas in Fläche und ganz besonders in Dicke; sie bekommen dann leicht eine rissige Oberfläche. Falls nicht sämtliche Pflanzen frühzeitig

absterben, erscheinen bei einem Teil von ihnen einige Wochen verspätet Büschel von verkrüppelten Blattanlagen. In günstigen Fällen bildet sich ein gestauchter Sproß mit zahlreichen mehr oder minder abnormen Blättern, der sich allmählich in normaler Richtung hin fortentwickeln kann (Abb. 1—2). In verschiedenen

Abb. 2. Weiterentwickelte geh₁-Pflanze.

Kreuzungen und innerhalb stark spaltender Familien kann freilich das Aussehen der geh₁ variieren. In vielen Kreuzungen sterben alle (oder fast alle) Sämlinge ziemlich früh ab, in anderen entwickeln die meisten sich etwas weiter, während einige schließlich sogar zur Sproßbildung gelangen. Oder wir finden recht verschiedene Entwicklungsstufen in ein und derselben Familie. Da aber selbst bei relativ früher Überwindung der Entwicklungshemmung außer einer Veränderung der Kotyledonen eine kräftige Mißbildung des jungen Sprosses erfolgt, so können alle diese Variationen dem typischen Erscheinungsbild von geh₁ zugerechnet werden.

In den Kreuzungen mit Testlinie 1 treten indessen im Pikierkästen auch Hemmungsscheinungen unter den nicht geh₁ auf. Wir haben diese Hemmungen erst vor kurzem entdeckt, da wir auf Grund der Erfahrungen früherer Jahre mit den Bremen-Kreuzungen glaubten, die Spaltungen stets in den Saatschalen auszählen zu dürfen. Aus diesem Grunde liegt leider nur ein sehr geringes Material über diese Frage vor.

Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die Kreuzungen von TL 1 ♀ mit den oben genannten Inzuchlinien als ♂. In der Nachkommenschaft ist geh₁ leicht zu identifizieren. Außerdem haben wir aber einen gehemmten Typus geh₁-b oder kurz rb, der in der Regel stark innerhalb und zwischen den Familien variiert. Die Kotyledonen sind normal oder fast normal. Das erste Blattpaar erscheint stark verspätet und ist oft löffelförmig, d. h. ein breiter Stiel trägt an seinem Ende das schmale Blatt wie eine löffelförmige Verbreiterung. Die weiteren Blattanlagen sind Anfang Mai,

6 Wochen nach der Aussaat, meist noch winzig und verkrüppelt, oder es sind eine Anzahl lange, schmale, asymmetrische Blätter mit runziger Oberfläche da. Blattränder oft gerollt oder zusammengewachsen. Stengel meist abnorm. Die Hemmung des Typus 1b tritt also erst in einem etwas späteren Stadium in Erscheinung und ist schwächer und mehr variabel als bei geh₁, aber immerhin bei den meisten Pflanzen noch sehr auffällig. Die weitere Entwicklung der 1b ist wegen Abbruches der Versuche unbekannt.

Für die genetische Interpretation hat Nr. 3, TL 1 × flammea, besonderes Interesse. Hier erhielten wir eine scharfe Spaltung in 43% geh₁ : 34% 1b : 23% normal. Dies deutet darauf, daß das benutzte Vaterindividuum aus der Sippe *flammea* die Konstitution I₁i₁Ib₁ib₁ besaß, wobei Ib₁ ein zweites Gen ist, das nicht mit H₁ harmoniert. Die Konstitution H₁Ib₁ ergibt (in Abwesenheit von I₁) den Phänotypus 1b. Nr. 3 muß dann durch die Formel H₁H₁i₁i₁Ib₁ib₁ × h₁h₁I₁i₁Ib₁ib₁ wiedergegeben werden. Da Ib₁ sich nur unter den nicht-I₁ identifizieren läßt, müssen wir bei unabhängiger Spaltung das Verhältnis 50% I₁ (geh₁) : 25% i₁Ib₁ (1b) : 25% i₁ib₁ (normal) erwarten. In Anbetracht der vielen Unregelmäßigkeiten bei *Godetia* genügt die Übereinstimmung zwischen Befund und Erwartung.

In der Kreuzung mit der homozygoten Linie 1n-Duchef (Nr. 6) erschien 100% vom Typus 1b, der in dieser Familie besonders einförmig war. Während in Nr. 7, TL 1 × w₂-Benary, wahrscheinlich eine normale Spaltung in 50% i₁Ib₁ (1b) : 50% i₁ib₁ (normal) vorliegt, tritt 1b in Nr. 5, TL 1 × w₂-Duke, in sehr starkem Unterschluß auf, 2 1b : 39 +. Da die w₂-Duke-Linie indessen auch bei Kreuzungen mit TL 2 und TL 3 sowie mit geh₂-Pflanzen unerwartete Befunde gab, liegen hier offenbar besondere Komplikationen vor. Schließlich habe wir in Nr. 4, TL 1 × w₃, eine deutliche Spaltung in 19 ungefähr vom Typus 1b : 22 von einem eigentümlichen Typus rbb mit folgenden Eigenschaften: Kotyledonen gewölbt, mit breitem, keilförmigen Stiel, der kaum von der schmalen Kotyledonenbasis abgesetzt ist. Rand des Kotyledonenstielos rötlich, warzig. Laubblätter fehlend oder verspätet und dann winzig, löffelförmig oder anderswie abnorm. In diesem Fall müssen wir annehmen, daß die geprüfte Pflanze der w₃-Linie entweder heterozygot in 2 verschiedenen Allelen Ib₁Ibb₁ oder homozygot

Tabelle 1. Übersicht über die Kreuzungen von H₁H₁i₁i₁ ♀ mit verschiedenen Inzuchlinien ♂.

AF = Anzahl Familien. In den Saatschalen wurden je Kreuzungsnummer meist mehrere Familien untersucht, die von verschiedenen Müttern der Testlinie, aber der gleichen Vaterpflanze stammten und stets dasselbe Ergebnis brachten. In Nr. 1 wurden indessen 3 Bre-Individuen als ♂ mit zusammen 4 TL 1 gekreuzt. — In den Kästen wurde nur je eine Familie aufgezogen.

Nr.	Vaterrasse	Konstitution derselben	AF	Ergebnis
1.	Bre	I ₁ I ₁ (ib ₁ ib ₁)	4	475 geh ₁ : 1 normal (Parthenogenese?)
2.	f f (vE)	I ₁ I ₁	1	405 geh ₁ .
3.	flammea	I ₁ i ₁ Ib ₁ ib ₁	2	Saatschalen: 117 geh ₁ : 139 +. Kasten 101 geh ₁ : 80 1b : 53 +. Summe 218 geh ₁ : 272 nicht geh ₁ .
4.	w ₃	i ₁ i ₁ Ib ₁ Ibb ₁	3	Saatschalen 432 normal
5.	w ₂ -Duke	i ₁ i ₁ Ib ₁ ib ₁	2	Kasten 19 1b : 22 rbb : 1 Variant. Saatschalen 349 normal
6.	1n-Duchef	i ₁ i ₁ Ib ₁ Ib ₁	3	Kasten 2 1b : 1 Variant : 39 +. Saatschalen 329 normal
7.	w ₂ -Benary	i ₁ i ₁ Ib ₁ in ₁	3	Kasten 42 1b, sehr gleichförmig. Saatschalen 482 normal Kasten 13 1b : 22 +.

zygot in Ib_1 war, aber heterozygot in einem anderen Gen, das den Phänotypus der rb -Nachkommen modifiziert.

In Nr. 2, $TL\ 1 \times f\ f$ (vE), ist unbekannt, ob Ib_1 vorkommt, da sämtliche Nachkommen geh_1 sind. Da bei umfangreichen früheren Kreuzungen mit Bre (Nr. 1) der Typus rb nicht angetroffen ist, ist es überwiegend wahrscheinlich, daß Bre ib_1ib_1 ist. Diese Frage ist indessen noch nicht einwandfrei entschieden.

Ob Typus rb in Nr. 3—7 auf demselben Gen beruht, ist bei der Variabilität des Merkmals zwar nicht völlig sicher, aber doch recht wahrscheinlich. Vorerst liegt jedenfalls kein Grund vor, weitere Gene anzunehmen. Obgleich noch einige ungelöste Fragen bestehen, kann andererseits kaum Zweifel darüber herrschen, daß außer I_1 noch ein zweites Gen Ib_1 vorkommt, das nicht mit H_1 harmoniert.

Koppelungsuntersuchungen. Im Gegensatz zu früheren Befunden wurde unabhängige Spaltung von H_1 und C^a (Kotyledonenzeichnung) gefunden. Eine Kreuzung vom Typus $\frac{H_1\ C^a}{h_1\ c} \times h_1h_1c\ c\ I_1I_1$ gab nämlich in 4 Familien zusammen 645 H_1 : 334 h_1C^a : 288 h_1c . Unter den H_1 (geh_1) ist die Kotyledonenzeichnung schlecht auszuzählen. Die früher mitgeteilte starke Koppelung zwischen H_1 und C beruht demnach wahrscheinlich auf einem Chromosomenring.

IV. geh_2 .

Zur Genetik von geh_2 . Der Phänotypus geh_2 ist mit keinem der übrigen Typen zu verwechseln. Die starke Hemmung tritt schon früh nach der Keimung auf. Die Kotyledonen fallen durch geringe Größe und glänzende Oberfläche auf. Sie verdicken sich bald nach dem Keimen und bekommen eine abnorm schmale Form. Hypokotyl grün statt röthlich. Einige Wochen lang sind in der Regel höchstens Spuren von Blattanlagen zu finden. In einigen Kreuzungen kann ein kleiner Teil der Nachkommen sich stark verspätet weiterentwickeln. Daneben kommen gelegentlich einzelne Individuen vor, die schon in den Kotyledonen ein intermediäres Aussehen haben und unter Umständen relativ rasch auswachsen können.

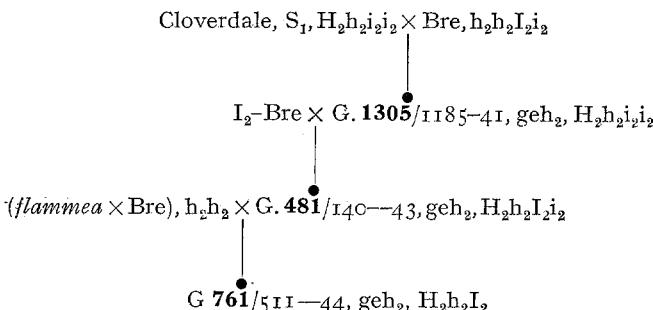
Der Phänotypus geh_2 entsteht durch Zusammentreffen der komplementären Hemmungsgene H_2 aus Cloverdale 1 mit I_2 aus Gartenrassen. Während H_2 keine Besonderheiten aufweist, zeichnet sich I_2 durch eine kräftige mütterliche Nachwirkung aus: Auf I_2 -Müttern sind daher nicht nur die $I_2i_2H_2$, sondern auch die $i_2i_2H_2$ -Embryonen derart geschädigt, daß sie typische geh_2 -Sämlinge ergeben. Die Kreuzung $h_2h_2I_2i_2 \times H_2H_2i_2i_2$ liefert daher 100% geh_2 . Dennoch ist festgestellt worden, daß in dieser Nachkommenschaft eine Spaltung in I_2 stattfindet. Unter den vereinzelten Sämlingen, die sich nach Überwindung der Hemmung weiterentwickeln, hatte nämlich die Mehrzahl die Konstitution $H_2h_2i_2i_2$, der Rest $H_2h_2I_2i_2$, indem erstere sich anscheinend etwas leichter weiterentwickeln. Bei Selbstung oder Kreuzung mit $h_2h_2i_2i_2$ geben erstere nur normale Nachkommen, während letztere stets geh_2 abspalten. Die Nachwirkung von I_2 erstreckt sich somit (zumindestens in der Regel) nur auf die Sämlinge der ersten Generation.

Auch durch den Pollen von I_2i_2 -Vätern findet eine Nachwirkung statt. Die Kreuzung $H_2H_2i_2i_2 \times h_2h_2I_2i_2$ kann nämlich 100% geh_2 ergeben. In anderen Fällen

ist diese Nachwirkung jedoch schwächer, indem die $H_2h_2i_2i_2$ -Nachkommen teils typisch geh_2 , teils intermediär, teils normal sind.

Wie früher mitgeteilt, spaltete $I_2—i_2$ im Bre-Stammbaum, in dem dieses Gen entdeckt wurde. Von 9 S_5 -Pflanzen erwiesen sich 7 als I_2 , 2 als i_2i_2 . Zufällig wurde eine i_2 -Pflanze zur Fortsetzung der Linie Bre benutzt. 37 Nachkommen dieser Pflanze haben bei Kreuzung mit $H_2H_2i_2i_2$ oder $H_2h_2i_2i_2$ nie geh_2 -Individuen ergeben. Von einer zweiten S_5 -Pflanze wurde indessen eine Seitenlinie (I_2 -Bre) errichtet. Von 18 geprüften Nachkommen derselben waren alle I_2 . Vermutlich war daher diese S_5 -Pflanze homozygot in I_2 . Bei Kreuzung von I_2 -Bre mit $TL\ 2$ wurde stets eine sehr starke, gleichmäßige Hemmung gefunden, die nur ausnahmsweise überwunden werden kann. Unter 1763 Nachkommen waren alle typisch geh_2 .

Stammbaum 1.



Stammbaum 1. Unser früher mitgeteiltes Material über die Vererbung des Merkmals geh_2 sei noch an Hand von Stammbaum 1 an einigen Punkten erweitert. In F_1 von Cloverdale 1, $H_2h_2i_2i_2 \times$ Bre, $h_2h_2I_2i_2$, gelang es uns, die geh_2 -Pflanze G. 1305 aufzuziehen. Da diese beim Selbsten nur normale Nachkommen gab, hatte sie die Konstitution $H_2h_2i_2i_2$, indem ihr geh_2 -Phänotypus zweifellos auf väterlicher Nachwirkung des Genes I_2 beruhte. G. 1305 gab in weiblichen Kreuzungen mit $h_2h_2I_2i_2$ -Bre 82 geh_2 : 69 + (54% geh_2), in männlichen 564 geh_2 : 727 + (44% geh_2); siehe H. 1944, Tabelle 8. Ferner wurden in der durch Selbstung von G. 1305 aufgezogenen normalen Nachkommenschaft die Spaltung von $H_2—h_2$ durch Kreuzung mit I_2 -Bre untersucht. 4 Familien vom Typus $H_2h_2i_2i_2 \times h_2h_2I_2i_2$ gaben 50% geh_2 ; siehe Tabelle 2, Nr. 8.

In der Kreuzung $I_2—Bre \times G. 1305$, also $h_2h_2I_2i_2 \times H_2h_2i_2i_2$, gelang es uns, die geh_2 -Pflanze G. 481 aufzuziehen. Da diese bei Selbstung geh_2 abspaltete, besaß sie die Konstitution $H_2h_2I_2i_2$. Bei Kreuzung von G. 481 als ♂ mit 4 verschiedenen Gartenrassen, deren Konstitution hinsichtlich I_2 unbekannt ist, ergab sich merkwürdigweise stets ein beträchtlicher Unterschluß an geh_2 , nämlich zusammen 140 geh_2 : 1005 +, also 12,2% geh_2 . Wir können hier annehmen, daß infolge einer unbekannten Komplikation H_2 im Unterschluß spaltet. Auch in diesen Nachkommenschaften können wir eine Nachwirkung des Genes I_2 nachweisen. Denn von 6 geh_2 -Sämlingen, die die Hemmung überwand, war nur eine $H_2h_2I_2$ (G. 761), die übrigen 5 dagegen $H_2h_2i_2i_2$. Die Nachprüfung dieser Konstitution geschah sowohl durch Selbstung als auch durch Kreuzung mit i_2 -Bre. Ob es sich hierbei um eine väterliche oder mütterliche Nachwirkung handelt, läßt sich wegen der unbekannten Konstitution der mit G. 481 bestäubten Mutterrassen nicht ermitteln. — In diesem Zusammenhang interessiert uns nur, daß der niedrige Prozentsatz geh_2 nicht durch einen Ausfall der Nachwirkung des Genes I_2 bedingt ist.

Tabelle 2. Einige weitere Spaltungen von $H_2 - h_2$.

Nr.	Kreuzung Eltern	Saatnummer	geh ₂	+	n	%geh ₂
8.	$H_2h_2i_2i_2 \times h_2h_2I_2I_2$ 693/487 \times 681/481 694/487 \times 681/481 695/487 \times 681/481 702/489 \times 678/481	44-1265	63	61	124	
		44-1266	63	55	118	
		44-1267	68	76	144	
		44-1275	57	62	119	
9a.	$H_2h_2I_2$ s. 761/511 s.		251	254	505	50
		45-162	39	11	50	(78)
		44-1279	65	69	134	49
		44-1280	60	77	137	
		44-1281	129	130	259	
		45-165	56	54	110	
		44-1282	70	63	133	
			315	324	639	49

G. 761, der erwähnte weiterentwickelte geh₂-Sohn der Pflanze G. 481, hatte die Konstitution H₂h₂I₂, unbekannt ob homozygot oder heterozygot in I₂. Bei Selbstung und in weiblichen und männlichen Rückkreuzungen mit h₂h₂i₂i₂ (i₂-Bre) spaltete die erwartete Anzahl geh₂ ab, siehe Tabelle 2 Nr. 9.

Intermediäre Sämlinge. In den Kreuzungen der Lokalität Grand Mound (Washington) treten relativ viele intermediäre Sämlinge auf. Eine Kreuzung vom Typus TL 2 \times (Grand Mound \times I₂-Bre), die der Formel H₂H₂i₂i₂ \times h₂h₂I₂i₂♂ entspricht, gab z. B. 56 geh₂ : 6 intermediär : 13 normal, siehe H. 1944, Tabelle 5 Nr. 22. Bei erneuter Aussaat wurden diese 3 Typen in einer Häufigkeit von bzw. 22 : 1 : 6 erhalten. Die intermediären und die 6 normalen wurde mit i₂-Bre gekreuzt und gaben nur normale Nachkommen. Die intermediären besaß demnach offenbar die Konstitution H₂h₂i₂i₂ und zeigte wegen abgeschwächter väterlicher Nachwirkung des Genes I₂ ein intermediäres Aussehen.

In einer Kreuzung vom Typus (Grand Mound \times I₂-Bre)² \times TL 2, die der Formel h₂h₂I₂i₂♀ \times H₂H₂i₂i₂ entspricht, waren in einer Familie 114 geh₂ : 9 intermediär : 2 normal angetroffen (i. c., Nr. 26). 7 intermediäre aus dieser Familie wurden durch Kreuzung mit i₂-Bre geprüft. Zum mindestens 6 von ihnen erwiesen sich als i₂. Es scheint uns somit, daß wir die intermediären und die normalen Nachkommen in den Grand Mound-Kreuzungen auf eine Abschwächung der

Nachwirkung des Genes I₂ zurückführen dürfen.

Die Analyse der Gartenlinien. TL 1 und 8 verschiedene Gartenlinien wurden mit TL 2 gekreuzt (Tabelle 3). 2 von diesen Linien, nämlich i₂-Bre und w₂, gaben 100% normale, 6 gaben 100% geh₂.

Nur Nr. 15, w₂-Duke, macht Schwierigkeiten. Bei Kreuzung dreier H₂H₂i₂i₂-Individuen mit demselben w₂-Duke-Vater G. 422 wurden sehr verschiedene Verhältnisse angetroffen. Hier käme ein Versuchsfehler in Betracht, indem z. B. der Pollen von G. 422 versehentlich mit dem von i₂-Geschwistern vermischt sein könnte. Wir wissen nämlich aus anderen Kreuzungen, daß in der betreffenden Familie i₂-Individuen abspalten. In Anbetracht der schon oben (S. 71) erwähnten Schwierigkeiten mit der w₂-Duke-Linie ist es indessen ebenso wahrscheinlich, daß hier besondere Komplikationen vorliegen.

Die Linie 1n-Ducheß muß wegen ihrer Abstammung aus Selbstung einer haploiden Pflanze homozygot in I₂ sein. I₂-Bre ist nach den Befunden auf S. 72 vermutlich auch homozygot. In den anderen Fällen können wir wegen der starken Nachwirkung des Genes I₂ nicht wissen, ob die geprüften Pflanzen homozygot oder heterozygot waren.

V. geh₃.

Der Phänotypus von geh₃ ist erst in wenigen Kreuzungen studiert worden. Kotyledonen breit, ungestielt, Haltung steil. Basaler Abschnitt der Kotyledonen stark reduziert, aber nicht so stark wie bei den geh₁. Ein schmaler basaler Abschnitt mit einer charakteristischen frisch grünen, warzigen Oberfläche ist deutlich zu erkennen. Während in den Bre-Kreuzungen früherer Jahre sämtliche geh₃ früh, ohne Bildung sichtbarer Blattanlagen zur Grunde gingen, zeigten in der Kreuzung mit der Sippe ff (vE) vereinzelte Sämlinge Anzeichen von Weiterentwicklung. Diese hatten stark mißbildete Blattanlagen oder einen kleinen, ganz abnormen Sproß.

Während schon früher Angaben über die Spaltung von H₃—h₃ gemacht worden sind, wurde zum ersten Mal, eine Spaltung in I₃—i₃ angetroffen. Ein Individuum in Testlinie 1, die aus Bre-Kreuzungen hervorgegangen ist, erwies sich nämlich als heterozygot in I₃. Denn es gab bei seiner Kreuzung mit TL 3, die durch die Formel h₃h₃I₃i₃ \times H₃H₃i₃i₃ wiedergegeben werden muß, eine Spaltung in 189 geh₃ : 226 +. Hierdurch dürfte es bewiesen sein, daß das Merkmal geh₃ auf 2 komplementären Hemmungsgen in H₃ und I₃ beruht. Eine Geschwisterpflanze war i₃i₃, indem sie bei der gleichen Kreuzung nur normale Nachkommen ergab (Nr. 26).

Wie aus Tabelle 4 hervorgeht, waren von 8 untersuchten Sippen 4 i₃i₃, 1 I₃i₃, 2 I₃I₃. Die Konstitution der Linie w₂-Duke ist dagegen fraglich. 3 geprüfte Pflanzen dieser Sippe gaben recht ähnliche Nachkom-

Tabelle 3. Übersicht über die Kreuzungen von H₂H₂i₂i₂ mit verschiedenen Inzuchlinien.

AF = Anzahl Familien. In Nr. 10-11 wurden zahlreiche Bre-Individuen geprüft, teils als ♀, teils als ♂. In Nr. 12-17 wurde je ein Vater der betreffenden Gartenrasse mit mehreren Müttern aus Testlinie 2 gekreuzt, in Nr. 18 drei Mütter aus TL 1 mit demselben Vater aus TL 2.

Nr.	Geprüfte Rasse	Konstitution derselben	AF	Ergebnis
10.	i ₂ -Bre	i ₂ i ₂		100% +, n = mehrere Tausend
11.	I ₂ -Bre	I ₂ I ₂		100% geh ₂ , n = 1763
12.	f f (vE) ♂	I ₂	3	100% geh ₂ , n = 255
13.	flammea ♂	I ₂	3	226 geh ₂ : 3 intermediär
14.	w ₂ ♂	i ₂ i ₂	2	100% +, n = 178
15.	w ₂ -Duke ♂	I ₂ i ₂	3	9 geh ₂ : 119 + 3 geh ₂ : 86 + 75 geh ₂ : 54 +
16.	1n-Ducheß ♂	I ₂ I ₂	2	100% geh ₂ , n = 157
17.	w ₂ -Benary ♂	I ₂	3	100% geh ₂ , n = 260
18.	Testlinie 1 ♀	I ₂	3	100% geh ₂ , n = 806, Sämlinge sehr klein

Tabelle 4. Übersicht über die Kreuzungen von $H_3H_3i_3i_3$ mit verschiedenen Inzuchtilinen.

In Nr. 19 wurden 4 Bre-Pflanzen als ♂ mit zusammen 9 TL 3-Individuen gekreuzt, in Nr. 20-26 mehrere Mütter der betreffenden Gartenrassen mit je einem Vater aus TL 3.

Nr.	Geprüfte Rasse	Konstitution derselben	AF	Ergebnis
19.	Bre ♂	I_3I_3	9	100% geh ₃ , n = 731
20.	f f (vE) ♀	I_3I_3	3	100% geh ₃ , n = 666; ein verkrüppelter Variant war indessen nicht geh ₃
21.	flammea ♀	i_3i_3	2	0% geh ₃ ; n = 233
22.	w ₃ ♀	i_3i_3	2	0% geh ₃ ; n = 370
23.	w ₂ -Duke ♀	?	3	Kotyledonen: Alle Übergangsformen zwischen fast normal und typisch geh ₃ ; Sproß: Mehrzahl normal, Minderzahl mit leichten Hemmungen, vereinzelte geh ₃
24.	rn-Duchef ♀	i_3i_3	2	0% geh ₃ , n = 426
25.	w ₂ -Benary ♀	i_3i_3	2	0% geh ₃ , n = 427
26.	Testlinie 1			
	G. 609 ♀	I_3i_3		189 geh ₃ : 226 +
	G. 610 ♀	i_3i_3		0 geh ₃ : 212 +

menschaften. In Kotyledonenform kommen alle möglichen Übergänge zwischen nahezu normalen und typischen geh₃ vor. Einige Wochen später hat die große Mehrzahl der Pflanzen ein durchaus normales Aussehen, abgesehen davon, daß die ersten Blätter oft etwas mißbildet sind, z. B. asymmetrisch oder gekrüumt. Nicht selten ist indessen der Sproß ausgeprägt kleinblättrig, aber sonst normal. Vereinzelte Individuen haben einen schwach verkrüppelten Sproß. Nur 2 Pflanzen unter mehreren Hundert waren auch im Sproß typisch geh₃. — Da keine völlig normalen Sämlinge vorkommen, und da alle Übergänge zwischen den beiden Extremen erscheinen, dürfte keine Spaltung vorliegen. Unter diesen Umständen ist es nicht unwahrscheinlich, daß w₂-Duke homozygot in I₃ ist, daß aber ein besonderer genetischer Faktor eine leichte Überwindung der Entwicklungs hemmung gestattet. In diesem Zusammenhang haben auch die Komplikationen, die dieselbe Linie bei der Spaltung der Typen rb und geh₂ zeigt, Interesse.

VI. Ein neuer Fall von Hemmungen:

Die besonders kräftige Hemmung geh₄ tritt bei Zusammentreffen des Genes H₄ aus Kelso (Wash.) mit I₄ aus Wildcat Road (Calif.) auf. Von diesen Genen ist nur bekannt, daß sie in der Gartenrasse Bre nicht vorkommen.

Während die Bastarde der meisten Gartenrassen von G. Whitneyi mit der Art G. amoena eine ausgesprochene Heterosis zeigen, wurden auch gegenteilige Befunde angetroffen. Z. B. gab die Kreuzung einer konstanten Inzuchtiline von amoena mit der Sippe flammea (♂) 100% gehemmte Sämlinge. Die Kotyledonen sind viel kleiner, dunkelgrün. Blätter sehr schmal, dunkelgrün, glänzend, mit aufgerollten Rändern. Hypo- und Hyperi kotyl oft verlängert. Im Pikierkasten hatte dieser Typus eine stark abnorme Erscheinung. Später glichen die Anomalien sich indessen zum großen Teil wieder aus. Die erwachsenen Pflanzen waren zwar etwas niedriger, aber sonst wenig von den Artbastarden der anderen Sippen verschieden. Vielleicht erleichtert in dieser Falle die Heterosis des Artbastardes, die ursprünglich ziemlich kräftige Hemmung zu überwinden. Vorläufig wollen wir diese Kreuzung durch die Formel AAbb (amoena) × aaBB (flammea) erklären. Die Kombination AB verursacht die genannten Anomalien. Die

übrigen Whitneyi-Rassen sind vermutlich zum größten Teil aabb, da sie normale Artbastarde ergeben.

Zur Analyse dieses Falles wurde der Bastard flammea × Bre (aaBB × aabb) mit amoena ♂ gekreuzt. Diese Kreuzung die somit der Formel aaBb × AAbb entspricht, gab eine scharfe Spaltung in 54 abnorm : 58 normal. Dieser Befund zeigt, daß die Sippe flammea wie angenommen ein in der Bre-Kreuzung spaltendes, dominantes Gen (B) besitzt, das nicht mit einem Komplementärfaktor der Art amoena harmoniert.

Die Natur des letzteren wurde durch die Rückkreuzung (amoena × flammea) × flammea zu analysieren versucht. Diese sollte der Formel (AAbb × aaBB) × aaBB entsprechen und daher 50% AB + 50% aB liefern. In hinreichender Übereinstimmung

mit dieser Erwartung erhielten wir 68 abnorm : 44 normal. Die Ausprägung des Merkmals abnorm war meist typisch, bei einigen Pflanzen jedoch schwächer, bei anderen stärker als in F₁. Eine derartige Variation ist ja bei der komplizierten Aufspaltung eines Artbastardes durchaus zu erwarten. Auf Grund dieser Befunde ist anzunehmen, daß der in der Art amoena befindliche Komplementärfaktor ebenfalls ein dominantes Gen (A) darstellt.

VII. Die Konstitution der Inzuchtilinen.

Zu Beginn der Versuche bestand die Möglichkeit, daß die Phänotypen geh₁—geh₃ durch dasselbe Paar komplementärer Hemmungsgene H und I bedingt würden und daß ihre äußeren Unterschiede nur auf verschiedenen modifizierenden Genen, die in den verschiedenen kalifornischen Lokalitäten anwesend sind, beruhten. Wir können jetzt jedoch zeigen, daß diese Annahme sich auf Grund der vorliegenden Befunde ausschließen läßt.

Tabelle 5. Übersicht über die Konstitution der Inzuchtilinen.

Abgesehen von der Linie Bre, ist für die linksstehenden Gartenlinien Stammzahl und Geschlecht der geprüften Pflanzen angegeben.

i ₂ -Bre, S ₅ -S ₉	I_1I_1 (ib ₁ ib ₁)	i ₂ i ₂	I_3I_3
I ₂ -Bre, S ₆ -S ₇	I_1I_1 1	I_2I_2	I_3I_3 1
f f (vE), S ₇	I_1I_1	I ₃	I_3I_3
	G. 303 ♂	G. 302 ♂	G. 295-297 ♀
flammea, S ₆	I_1I_1 Ib ₁ ib ₁	I_2	i ₂ i ₃
	G. 258 ♂	G. 257 ♂	G. 251, 252 ♀
w ₃ , S ₄	i ₁ i ₁ Ib ₁ ib ₁	i ₂ i ₂	i ₃ i ₃
	G. 384 ♂	G. 379, 381 ♀	G. 366, 367 ♀
w ₂ -Duke	i ₁ i ₁ Ib ₁ ib ₁	G. 420 ♀ i ₂ i ₂	?
	G. 416 ♂	G. 421 ♀ I ₂	G. 422-424 ♀
rn-Duchef, S ₆	i ₁ i ₁ Ib ₁ ib ₁	G. 422 ♂ I ₂	
	G. 1424 ♂	I_2I_2	i ₃ i ₃
		G. 1425 ♂	G. 1426, 1427 ♀
w ₂ -Benary, S ₆	i ₁ i ₁ Ib ₁ ib ₁	I ₂	i ₃ i ₃
	G. 45 ♂	G. 47 ♂	G. 58, 59 ♀
Testlinie 1, S ₂	i ₁ i ₁ ib ₁ ib ₁	I ₂	G. 609 ♀ I ₃ i ₃
		G. 590-592 ♀	G. 610 ♀ i ₃ i ₃

In Tabelle 5 geben wir eine Übersicht über die wichtigsten Kreuzungen. Wir sehen, daß 8 verschiedene

¹ Die Linie I₂-Bre ist nicht hinsichtlich I₁ und I₃ geprüft. Sie stammt indessen von I₁I₂I₃-Pflanzen ab und ist wahrscheinlich I₁I₁I₃, da im Bre-Stammbaum keine Anzeichen einer Abspaltung von i₁ oder i₃ vorliegen.

Linien mit allen 3 Testlinien geprüft worden sind. Leider mußten innerhalb jeder Linie aus technischen Gründen in der Regel verschiedene Pflanzen zu den Kreuzungen benutzt werden. Da die Inzuchlinien z. T. noch spalten, erschwert dies unsere Interpretation. Indessen läßt das Material dennoch sichere Schlüsse zu.

Wir haben die Hemmungsgene der Gartenlinien auf Grund ihrer Reaktion mit den in den Testlinien vorhandenen Genen H_1-H_3 definiert. Gemäß dieser Definition müssen wir drei, uns hier am meisten interessierenden Gartenlinien folgende Konstitutionen zuschreiben:

1. i_2 -Bre	$I_1 I_1 (ib_1 ib_1) i_2 i_2 I_3 I_3$
2. 1n-Duchef	$i_1 i_1 I_2 I_2 I_2 I_2 i_3 i_3$
3. TL 1	$i_1 i_1 ib_1 ib_1 I_2 I_2 i_3 i_3$

Für Bre besteht noch ein schwacher Zweifel hinsichtlich ib_1 , die übrigen genannten Gene kommen zumindestens in den späteren Generationen homozygot vor. Die Linie 1n-Duchef ist auf Grund ihrer Abstammung aus Selbstung einer haploiden Pflanze homozygot in allen Genen. Die aus Bremen-Kreuzungen hervorgegangene Testlinie 1 ist i_1 und ib_1 , da sie sonst gemäß der Definition den Phänotypus geh_1 bzw. rb zeigen sollte.

Wenn wir nun das Ungleichheitszeichen \neq benutzen, um anzugeben, daß zwei Gene nicht identisch sind, so folgt aus den obigen Formeln

1.—3., daß $I_1 \neq I_2$,
aus 3., daß $I_1 \neq I_3$,
aus 1.—2., daß $I_2 \neq I_3$,
aus 2., daß $Ib_1 \neq I_1$,
aus 3., daß $Ib_1 \neq I_2$,
aus 2.—3., daß $Ib_1 \neq I_3$.

Da I_1 und Ib_1 stets durch dieselbe Kreuzung identifiziert wurden, geht die Ungleichheit dieser Gene auch aus den Formeln der Rassen w_3 , w_2 -Duke, w_2 -Benary hervor (Tabelle 5) sowie aus der unabhängigen Spaltung von I_1 und Ib_1 in der *flammea*-Kreuzung (Tabelle 1, Nr. 3). Schließlich folgt die Ungleichheit von I_2 mit allen übrigen Genen auch aus der Tatsache, daß I_2 das einzige Hemmungsgen ist, das eine Nachwirkung besitzt. Somit zeigt es sich, daß sämtliche 4 Hemmungsgene I_1-I_3 und Ib_1 verschieden sein müssen. Die Formeln von Tabelle 5 deuten darauf, daß diese Gene auf die verschiedenste Weise miteinander kombiniert werden können. — Es scheint mir, daß die obige Ableitung gleichzeitig beweist, daß die Gene H_1-H_3 nicht identisch sein können.

Man kann freilich die Frage stellen, ob Kreuzung mit den Testlinien genügt, um die Konstitution der zu prüfenden Linien genau zu ermitteln. Dazu ist zu bemerken, daß für die drei Phänotypen geh_1 — geh_3 einwandfrei als Ursache je zwei komplementäre Hemmungsgene festgestellt worden sind, und daß wir im gesamten Material, das außer Kreuzungen mit den Testlinien noch andere Spaltungstypen umfaßt, trotz einiger ungelöster Fragen, keine direkten Widersprüche gefunden haben. Wir halten daher unsere Formeln für hinreichend fundiert.

Andererseits wissen wir, daß gewisse Komplikationen gelegentlich zu Fehlschlüssen führen können. Wir sollten bei Kreuzungen mit unseren Testlinien besonders darauf achten, daß das Fehlen einer Hemmungerscheinung nicht unbedingt die Abwesenheit des betref-

fenden Komplementärfaktors beweist (vgl. unsere folgende Diskussion über Schutzgene). Das Auftreten der charakteristischen Phänotypen geh_1 — geh_3 dagegen dürfte mit größerer Sicherheit die Anwesenheit des betreffenden Hemmungsgens anzeigen.

VIII. Diskussion.

Übersicht über die Hemmungerscheinungen. In einem recht begrenzten Material, nämlich der Kreuzung von zusammen vielleicht 200—300 Ausgangspflanzen aus natürlichen Lokalitäten mit der Gartenrasse Bremen wurden 3 Fälle komplementärer Hemmungsgene, geh_1 — geh_3 , angetroffen. Der vierte Fall, geh_4 , wurde in einer geringen Anzahl von Kreuzungen natürlicher Sippen untereinander aufgefunden (H. 1944a). Außerdem sind wir in unseren Versuchen, Gene aus Wildrassen in die Linie Bremen einzuführen, auf eine ziemlich große Anzahl Hemmungerscheinungen anderer Art gestoßen.

So spalten C^{pu} und mehrere andere Kotyledonenzeichnungen in weiblichen Rückkreuzungen mit Bre (cc) stets zu fast 100% heraus. Wir haben diese Befunde, die wir zunächst auf eine Konkurrenz der Makrosporen im Sinne Renners (1921) zurückführen, später durch eine Hemmung der cc-Embryonen auf C^{pu} -Müttern erklären müssen (H. 1944a). Nach unserer Auffassung hat das C^{pu} -Chromosom die Konstitution $Sc M C^{pu} e$, das c-Chromosom aus Bre dagegen $sc m c E$ (E wurde früher vorläufig mit H bezeichnet). Diese stark gekoppelten Gene haben folgende Wirkungen: Wenn die Mutterpflanze M besitzt, so werden E-Embryonen gehemmt. Enthalten letztere indessen zugleich das Schutzgen Sc , so werden sie gegen diese Hemmung geschützt. Die Rückkreuzung ($C^{pu} \times Bre$) $\times Bre$ entspricht somit den Formeln:

$$\frac{Sc M C^{pu} e}{sc m c E} \times sc m c E = \frac{Sc M C^{pu} e}{sc m c E} + \frac{sc m c E}{sc m c E}$$

Da die Mutter M, die Embryonen E besitzen, sollten sämtliche Zygoten getötet werden, falls nicht die C^{pu} -Embryonen durch Sc gerettet würden. Wir erhalten daher 100% C^{pu} -Nachkommen. — Während der Normaltypus der Art die Konstitution $sc m c e$ haben dürfte, kommt der Komplex $Sc M e$ wahrscheinlich in mehreren natürlichen Rassen vor, das Gen E in einigen Gartenrasen, darunter Bre. Die Linie *flammea* ist dagegen $e e$.

Außer dieser Hemmung der Sämlinge und Embryonen ist uns eine steigende Anzahl von Hemmungen der späteren Entwicklungsstadien bekannt, wodurch z. B. Habitus und Blüte mißbildet werden. Die genetische Grundlage dieser Fälle ist in der Regel nur teilweise bekannt: Ein dominantes Gen der einen Rasse paßt nicht zu einem noch unbekannten Komplementärfaktor einer anderen Rasse. Schließlich haben wir noch Plasma-empfindliche Gene, die auch in den Gartenrasen spalten. Ein bestimmtes Gen der Linie Bre ruft z. B. im Plasma der Gartenrasse *fulgida* und dreier Wildrassen auffällige Blütenmißbildungen hervor.

Bei der Analyse der Hemmungerscheinungen muß man darauf achten, daß ein großer Teil von ihnen nicht in F_1 , sondern erst in späteren Generationen einer Kreuzung auftritt. Z. B. zeigten in F_3 aus Springfield (Oregon) \times Kew AB (Gartensippe) sämtliche Individuen mit einer dominanten Kotyledonen-

zeichnung (aus Springfield) einen höchst auffällige Merkmalskomplex Ku (kurze Fruchtknoten): schmales Laub, schlankes Knospen, Kronblätter schmal, Griffel und Fruchtknoten kurz, meist ohne Samenanlagen, oft wenig Pollen. Eine Nachprüfung ergab, daß dieser Komplex in F_1 nicht vorkam, während in F_2 höchstens Andeutungen davon bei einigen Pflanzen erschienen. Von drei F_3 -Familien zeigte die eine schwache, die andere mittlere, die dritte die genannte starke Ausprägung des Komplexes. Bei späteren Rückkreuzungen mit Gartenrassen ist Ku trotz einer gewissen Labilität im Durchschnitt eher noch etwas auffälliger geworden (Abb. 3); die Vererbung ist domi-



Abb. 3. Blüte einer normalen und einer stark Ku-Pflanze aus Bre ♀ × Springfield × Kew AB)F₃.

nant. — Wie dieser Fall zu erklären ist, bleibt abzuwarten. Das Zytosplasma (in üblicher Definition) spielt jedenfalls keine größere Rolle.

In diesem Zusammenhang ist noch zu bedenken, daß komplementäre Hemmungsgene durch Schutzgene außer Funktion gesetzt werden können. In diesem Falle würde die F_1 einer Rassenkreuzung oft völlig normal sein, während der Defekt durch crossing over zwischen Schutzgenen und Hemmungsgen als seltene Ausnahme in F_2 oder späteren Generationen erscheinen könnte. In einigen Kreuzungen haben wir gelegentlich einige gestauchte Individuen angetroffen, die einige Ähnlichkeit mit geh₁ haben könnten.

Die Verbreitung der Hemmungsgene. Obgleich unsere Untersuchungen sich erst auf einem frühen Anfangsstadium befinden, haben wir in den Gartenrassen eine bemerkenswerte Anzahl von Hemmungsgenen gefunden. In den wenigen näher geprüften Linien spalten nämlich 6 Gene, die nicht mit komplementären Genen bestimmter Wildrassen harmonieren: I₁, Ib₁, I₂, I₃ sowie E (S. 75) und B (S. 74). Für die beiden letzteren ist zwar noch kein strenger Beweis dafür geführt, daß sie nicht mit einem der vier ersteren identisch sind; dies ist jedoch in Anbetracht der sehr verschiedenen Phänotypen, um die es sich hier handelt, recht unwahrscheinlich. Da wir in der letzten Zeit eine Reihe neuer Fälle von Hemmungen gefunden haben, deren Analyse noch nicht abgeschlossen ist, und da unsere wenig umfangreichen Versuche offenbar nur einen geringen Bruchteil der in einem größeren Material möglichen Hemmungen erfaßt haben können, so dürfte wenig Zweifel darüber bestehen, daß in den Gartenrassen eine sehr hohe Anzahl von Genen vorkommt, die nicht mit den Genen irgendwelcher der zahllosen Wildtypen harmonieren.

Diese Untersuchungen haben unsere Kenntnis der Genetik der Gartenrassen erweitert. Während wir früher diese Rassen abgesehen von einigen Blütenfarben- und Habitusgenen für etwa gleichwertig hielten, wissen wir jetzt, daß bedeutende Unterschiede in ihrer genetischen Konstitution bestehen. Bei der Kreuzung von i₂-Bre mit i₁Ib₁ *flammea* würde z. B. eine Spaltung in allen 6 oben genannten Hemmungsgenen erfolgen! Unter gewöhnlichen Umständen bleibt diese Spaltung freilich völlig verborgen. Z. B. gelang es uns bisher nicht, sichtbare Unterschiede zwischen I₂- und i₂-Bre aufzufinden, und nichts deutet darauf hin, daß die übrigen Hemmungsgene den Phänotypus der Gartenrassen merkbar beeinflussen. Bei Kreuzungen mit den Testlinien geben diese Gene indessen einen um so größeren Ausschlag.

Einzelne unserer Hemmungsgene, besonders Ib₁ und I₂, sind in einem großen Teil unserer Inzuchlinien vorhanden. Dies mag jedoch z. T. darauf beruhen, daß die Mehrzahl dieser Linien miteinander verwandt sind. Außerdem ist es wahrscheinlich, daß die Gartensuppen, die in mehreren Eigenschaften ziemlich stark von den Wildsuppen abweichen (H. 1942), von einer sehr begrenzten natürlichen Lokalität abstammen. Die Gene H₁—H₅ sind offenbar in der Natur sehr selten (vgl. S. 69). Über die Verbreitung der übrigen Hemmungsgene ist noch wenig bekannt. Wenn wir indessen bedenken, daß Bastarde zwischen Gartenrassen und zahlreichen Wildsuppen der Art *G. Whitneyi* sowie der verwandten Arten *G. amoena* und *G. nutans*, abgesehen von wenigen Ausnahmen, einen kräftigen Wuchs zeigen, so verstehen wir, daß die einzelnen Hemmungsgene nur eine geringe Verbreitung haben können. Offenbar existiert eine sehr hohe Anzahl von Hemmungsgenen, die meisten von ihnen sind aber in der Natur sehr selten. Hier gilt Ähnliches wie für die rezessiven Defekte, die bei Inzucht allogamer Organismen in großer Anzahl zum Vorschein kommen. Es gibt zwar in jeder Art Tausende von derartigen Defekten, der einzelne Defekt ist jedoch sehr wenig verbreitet. Um die Inzuchtsdepression zu erklären, ist es üblich anzunehmen, daß ein jedes Individuum heterozygot in einer größeren Anzahl kleiner rezessiver Defekte ist. In ähnlicher Weise scheint bei den Gartenrassen von *G. Whitneyi* jede Pflanze heterozygot in einer Anzahl von Hemmungsgenen zu sein. Wenn wir bedenken, daß von den untersuchten Inzuchlinien höchstens wenige die gleiche Konstitution besitzen, daß ferner in der erwähnten *flammea* × Bre-Kreuzung 6 bekannte Hemmungsgene gleichzeitig spalten müssen, und daß die bekannten Gene nur einen Bruchteil der vorhandenen ausmachen können, dann steht nichts im Wege für die Annahme, daß gewöhnliche kreuzbestäubte *Whitneyi*-Pflanzen durchschnittlich in z. B. 10—20 Hemmungsgene spalten.

Evolutionsprobleme. Dobzhansky (1939) hat die mögliche Bedeutung komplementärer Hemmungsgene für das Artbildungsproblem hervorgehoben. Falls im Areal einer Art von der ursprünglichen Konstitution aabb an getrennten Stellen die Biotypen AAbb und aaBB entstehen, so könnte bei einem späteren Zusammentreffen derselben durch die Letalität der Bastardkombination AB die Grundlage für die Aufspaltung der Art in zwei getrennte Arten gegeben sein. Indessen dürfte diese Möglichkeit nur sehr selten verwirklicht werden, indem nur ein geringer Bruchteil der

komplementären Letalgen zur Bildung neuer Arten führt. Unter diesen Umständen müssen Gene, die nicht miteinander harmonieren, entweder einander eliminieren, oder aber die betreffenden Chromosomen könnten durch sekundäre Veränderungen so aufeinander balanziert werden, daß sie einander nicht mehr schaden (H. 1944a). Eine vollkommene Balanzierung wäre möglich, wenn unter den Mutationen von A und B Allele A' und B' vorkämen, die besser zueinander passen. Dann könnte nämlich die natürliche Selektion A und B durch diese Allele ersetzen. Sonst muß sich die Natur mit der Auswahl von modifizierenden Genen begnügen. Eine effektive Balanzierung kann indessen nur dann erfolgen, wenn ein geeignetes Schutzgen stark mit einem der Hemmungsgene A und B gekoppelt ist. Bei einem Objekt mit so wenig crossing over wie bei *Godetia* dürfte die beste Gelegenheit hierfür sein.

Die vorliegenden Befunde und Betrachtungen veranlassen uns, eine Reihe von Fragen aufzustellen, die vielleicht zu weiteren Forschungen anregen könnten. Warum sind z. B. unsere hier aufgestellten Hemmungsgene noch nicht balanziert worden? Dies mag mit der Verbreitungsweise der Art *G. Whitneyi* zusammenhängen, die aus zahlreichen größeren oder kleineren Kolonien besteht, welche z. T. deutlich voneinander isoliert sind. Unter diesen Umständen haben die Gene I₁—I₃ vielleicht noch nicht Gelegenheit gehabt, mit den Genen H₁—H₃ zusammenzustoßen, besonders wenn es sich um relativ neu entstandene Gene handeln sollte. Oder wir haben in unseren Untersuchungen in erster Linie die Hemmungsgene stark isolierter Lokalitäten erfaßt, wo sie nicht balanziert worden sind oder ihre Balanzierung, weil innerhalb der begrenzten Population nicht notwendig, verloren haben.

Vielleicht ist die Sachlage so, daß an und für sich ein sehr beträchtlicher Teil der normalen Allele durch Mutation die Entstehung von Hemmungsgenen verursachen könnte, falls nicht die Selektion ein kompliziertes Sicherungssystem gegen das Erscheinen dieser Defekte aufgebaut hätte. Unsere Untersuchungen würden dann aus der ungeheuren Fülle potentieller Hemmungen zunächst nur den geringen Ausschnitt erfassen, der nicht oder noch nicht bei allen Rassen und Individuen balanziert worden ist. Über diese Fragen wissen wir indessen noch sehr wenig, da die balanzierten Hemmungsgene schwer zu entdecken sind und daher erst durch Spezialmethoden herausgearbeitet werden müssen. Eine Balanzierung haben wir in Verbindung mit der C^{Pr}-Spaltung (S. 75 sowie H. 1944a) ausführlich diskutiert. Die w₂-Duke-Rasse mag auch partiell gegen die Hemmung geh₃ balanziert sein (S. 74).

Die Funktion der Hemmungsgene. Beträchtliches Interesse hat noch der Umstand, daß sämtliche Hemmungsgene bei *Godetia* dominant sind, wenigstens in dem Sinne, daß sie in Kombination mit ihrem Komplementärfaktor schon heterozygot eine Wirkung entfalten. Die Häufigkeit derartiger dominanter Gene veranlaßt uns, die Frage aufzuwerfen, ob nicht potentiell dominante Mutationen in der Natur sehr häufig sind, aber uns im allgemeinen verborgen bleiben, weil zu ihrer Wirkung notwendige Komplementärgene fehlen. Dies mag sehr wohl der Fall sein, indem ein großer Teil der Gene, vielleicht die überwiegende Mehrzahl, Allele erzeugen könnte,

die nur in seltenen Kombinationen Reaktionen auslösen. Diese werden am auffälligsten sein, falls es sich um Hemmungen oder Mißbildungen handelt.

Wenn wir unsere potentiell dominanten Gene als Hemmungsgene bezeichnen, so besagt das eigentlich nur, daß wir seltene Kombinationen angetroffen haben, in denen eine Hemmung erfolgt. In anderen Kombinationen mögen diese Gene ganz andere Wirkungen haben, z. B. Heterosis oder irgendeine positive Eigenschaft erzeugen. Mit der Bezeichnung Hemmungsgen wollen wir daher nicht das Wesen dieser Gene charakterisieren, sondern nur die Erscheinungen, die ihre Identifizierung gestatten.

Spezialuntersuchungen an unseren unsichtbaren, potentiell dominanten Genen dürften ein besonderes Interesse haben. Es handelt sich hier nicht um normale Allele, da diese Gene einzeln sehr selten sind. Andererseits sind sie auch keine typischen Mutantengene. Es handelt sich eher um eine besondere Klasse von Allelen, die vielleicht als potentielle normale Allele aufzufassen sind. Sie bilden vielleicht das wichtigste Ausgangsmaterial für die natürliche Selektion, indem sie in erster Linie an der Entstehung neuer positiver Charaktere beteiligt sein könnten. Es hätte Interesse, die Eigenschaften dieser Gene näher zu studieren. Da ihre Evolution noch nicht abgeschlossen ist, mögen sie z. T. einige Besonderheiten zeigen, die bei den normalen Allelen im Laufe der Zeit „abgeschliffen“ worden sind. Sie sind daher in gewissem Sinne noch als unfertige normale Allele aufzufassen. Wir sollten vor allen Dingen ihre Konstanz, ihre Serien multipler Allele und ihre Dominanzverhältnisse studieren. Ebenso wie diese Gene selbst als unfertig betrachtet werden können, mag der Genotypus der Art als unfertig in bezug auf diese Gene genannt werden. Eine systematische Durchforschung der „Hemmungsgene“ dürfte daher dazu beitragen, gewisse Probleme in der Evolution des Genes und des Genotypus klarzulegen.

Bevor wir unsere Ergebnisse verallgemeinern, wäre es indessen nützlich zu diskutieren, ob die Befunde bei unserem Versuchsobjekt auf besonderen Bedingungen beruhen könnten. Man hat z. B. schon früher auf Zusammenhänge zwischen der Häufigkeit dominanter Mutationen und dem Fehlen von crossing over auf der betreffenden Chromosomenstrecke spekuliert. Bei *Godetia* haben wir auf den meisten Chromosomen nur wenig crossing over, das vielleicht vorzugsweise in den genarmen Chromosomenenden stattfindet, während die genreichen Chromosomenmitten vermutlich selten Austausch erleiden (H. 1944b).

Inzuchtsdepression. Im Anschluß an die Ausführungen auf S. 76 liegt es nahe, die Frage aufzuwerfen, ob unsere Hemmungsgene an der Inzuchtsdepression beteiligt sind. Soweit wir wissen, bedingen diese Gene homozygot keine Schwächung der Pflanzen. Es liegen keine Anzeichen dafür vor, daß Linien, die homozygot in 3—4 der bekannten Hemmungsgene sind, schwächer sind als solche, die nur eins enthalten. Die Linie i₂-Bre, die I₁, I₃ und E homozygot besitzt, ist z. B. relativ inzuchtreistent in Wuchskraft und Fertilität. Haploide Bre-Pflanzen sind relativ kräftig. Falls unsere Hemmungsgene überhaupt an der meist nicht starken Depression der Inzuchlinien aus Gartenmaterial beteiligt sind, so könnte dies ebensogut auf eine entgegengesetzte Weise bedingt sein. Wenn wir annehmen,

daß diese Gene den Wuchs stimulieren und daß sie völlig dominant sind, so ist im Anschluß an bekannte Inzuchstheorien zu beachten, daß aus einer Ausgangspflanze, die heterozygot in 10 dieser Gene ist, durch Inzucht eine homozygote Population mit durchschnittlich 5 Genen je Pflanze entsteht. Dies würde unter den genannten Voraussetzungen eine Wuchsdepression bedingen.

Da die studierten Hemmungsscheinungen komplementäre Gene voraussetzen, liegt es indessen nahe, auch einen Teil der postulierten Wuchsstimulation durch komplementäre Gene zu erklären. Nehmen wir z. B. an, daß ein Individuum die Konstitution $AaBbCc$ hat und daß alle drei dominanten Gene zum Eintreffen einer Wuchsstimulation notwendig sind, dann würde Inzucht bei $\frac{7}{8}$ der Nachkommen den Wuchs herabsetzen, da nur $\frac{1}{8}$ der durch fortgesetzte Selbstungen entstehenden homozygoten Population sämtliche drei Gene besitzt. Dies gilt auch bei unvollständiger Dominanz. Falls Repulsionen zwischen den betreffenden Genen vorkommen, oder die Ausgangspflanze heterozygot in mehreren Gruppen komplementärer Gene ist, z. B. $AaBbCc$ und $DdEeFf$, die unabhängig voneinander eine Stimulation erzeugen, so wird ein noch größerer Teil der Nachkommenschaft beeinträchtigt.

Zusammenfassung.

Bei Kreuzung der aus Gartenrassen stammenden Standardlinie Bre (Bremen) mit bestimmten Linien aus 3 kalifornischen Lokalitäten der Art *Godetia Whitneyi* ergeben sich 3 verschiedene Typen letaler Sämlinge, die mit geh_1 (gehemmt₁) — geh_3 bezeichnet wurden. Diese werden durch 3 verschiedene Paare komplementärer Hemmungsgene bedingt, H_1 und I_1 , H_2 und I_2 , H_3 und I_3 . I_2 zeichnet sich durch eine mütterliche Nachwirkung aus, so daß in der Kreuzung $h_2h_2I_2i_2\text{♀} \times H_2H_2i_2i_2$ nicht 50%, sondern 100% typische geh_2 -Sämlinge erscheinen. Auch eine zum Teil schwächere Nachwirkung durch den Pollen findet statt. Diese schon früher mitgeteilten Befunde wurden an einigen Punkten erweitert. Es hat sich z. B. gezeigt, daß H_1 außer mit I_1 auch mit einem zweiten Gen Ib_1 kräftige Mißbildungen der jungen Pflanzen erzeugt.

Durch Kreuzung mit den 3 Testlinien $H_1H_1i_1i_1$, $H_2H_2i_2i_2$ und $H_3H_3i_3i_3$ wurde die Konstitution von 8 meiner Inzuchtlinien aus Gartenmaterial in bezug

auf die Gene I_1 — I_3 sowie Ib_1 analysiert. Es zeigte sich, daß die geprüften Linien recht verschiedene Kombinationen der 4 genannten Gene darstellen; keine von ihnen gab mit allen Testlinien nur normale Bastarde. Z. T. waren diese Linien noch heterozygot, obwohl sie äußerlich konstant erschienen.

Über weitere Hemmungsscheinungen bei Rassenbastarden wurden kurze Angaben gemacht. Aus den festgestellten Konstitutionen wurde geschlossen, daß in der Kreuzung *flammea* × Bre 6 bekannte Hemmungsgene gleichzeitig spalten müssen. Da in einem geringen Ausgangsmaterial von Pflanzen und Kreuzungen so viele Fälle komplementärer Hemmungsgene gefunden wurden, dürfte die Anzahl der tatsächlich vorhandenen sehr hoch sein. Es ist durchaus nicht unwahrscheinlich, daß gewöhnliche kreuzbestäubte *G. Whitneyi*-Pflanzen in z. B. 10—20 unsichtbaren Genen spalten, die alle bei Kreuzung mit den erforderlichen Testlinien Hemmungen oder andere auffällige Effekte bewirken würden.

Unsere Hemmungsgene sind potentiell dominant, indem sie in Verbindung mit ihren Komplementärfaktoren schon heterozygot ihre Wirkung entfalten. Ohne Komplementärfaktor können mehrere dieser Gene homozygot vorkommen, ohne die Vitalität abzuschwächen. Über die gewöhnlichen Funktionen dieser unsichtbaren Gene ist noch nichts bekannt. Es ist möglich, daß sie in geeigneten Kombinationen positive Merkmale auslösen.

Die große Anzahl der vorkommenden potentiell dominanten Gene veranlaßt uns, die Frage aufzuwerfen, ob nicht potentiell dominante Mutationen in der Natur sehr häufig stattfinden, uns aber im allgemeinen verborgen bleiben, weil die zu ihrer Wirkung notwendigen Komplementärgene nicht anwesend sind.

Literatur.

1. DOBZHANSKY, T.H.: Die genetischen Grundlagen der Artbildung. Deutsche Ausgabe. Gustav Fischer, Jena. 1939
2. HIORTH, G.: Zur Genetik und Systematik der *amoena*-Gruppe der Gattung *Godetia*. Z. f. Vererbungs. 80, 289—349. 1942.
3. HIORTH, G.: a) Über Hemmungssysteme bei *Godetia Whitneyi*. Ebenda. 1944.
4. HIORTH, G.: b) Über das Wesen der Monosomen und der disomen Anordnung 3-Kette + Univalent bei *Godetia Whitneyi*. Ebenda. 1944.
5. RENNER, O.: Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den Oenotheren. Z. f. Botanik 13, 609—621. 1921.

(Aus der Forschungsstelle v. SENGBUSCH, Luckenwalde.)

Züchterisch brauchbare chemische Auslesemethode auf hohen Zuckergehalt bei Möhren.

Von GERDA MICHELLY und R. v. SENGBUSCH.

Die Qualitätszüchtung beim Gemüse steht heute noch am Anfang der Entwicklung. Wir haben uns zunächst die Aufgabe gestellt, die Voraussetzungen für die Erhöhung des Süßwertes bei Möhren zu schaffen. Wir brauchen hierzu eine Schnellbestimmungsmethode des Zuckergehaltes, die es erlaubt, eine große Zahl von einzelnen Möhren auf ihren Süßwert hin zu prüfen. Die vorhandenen quantitativen chemischen Methoden erlauben nicht die Bewältigung eines zahlenmäßig großen Pflanzenmaterials, und die vorhandenen Schnellbestimmungsmethoden (polarimetrische) können nicht angewendet werden, weil die Möhren sowohl

Mono- als auch Disaccharide enthalten. Bei der Auslese auf Alkaloidfreiheit und auch bei der Entwicklung der Methoden zur Züchtung eines faserreichen Hanfes haben wir versucht, vorhandene Methoden so zu vereinfachen und umzugestalten, daß die Verarbeitung eines zahlenmäßig großen Materials möglich wurde. Das gleiche haben wir bei der Entwicklung der Methode zur Bestimmung des Zuckergehalts der Möhren versucht.

Um den Gesamtzuckergehalt der Möhren zu erhöhen, brauchen wir eine Schnellbestimmungsmethode des Gesamtzuckergehalts (Mono- und Disaccharide