

wurde die bisher bestehende Hypothese über die Entstehung der 48chromosomigen *P. domestica* im Experiment unter reproduzierbaren Bedingungen bestätigt. Auch die Entstehung der morphologisch verschiedenen  $F_1$ -Nachkommen mit der Chromosomenzahl 40 bzw. 32 wurde geklärt.

8. Der Züchtung ist über den Weg der amphidiploiden Bastarde die Möglichkeit gegeben, wertvolle Eigenschaften von 16- bzw. 32chromosomigen Arten in die hexaploiden *Domestica*-Pflaumen einzukreuzen.

Bei den Untersuchungen ist uns Fräulein F. LANGE eine zuverlässige Helferin gewesen. Wir möchten ihr dafür danken.

#### Literatur

1. CRANE, M. B., and W. J. C. LAWRENCE: Studies in sterility. Proc. 9th Internat. Hort. Congr., 100—116 (1931). — 2. CRANE, M. B., and W. J. C. LAWRENCE: The genetics of garden plants. London, MacMillan 1934.
3. DARLINGTON, C. D.: Studies in *Prunus* I and II. Journ. Genet. 19, 213—256 (1928). — 4. DARLINGTON, C. D.: Studies in *Prunus* III. Journ. Genet. 22, 65—93 (1930). — 5. BLASSE, W.: Zur Erblichkeitsanalyse von Artbastarden zwischen *Prunus cerasus* L. und *Prunus avium* L. Archiv für Gartenbau V, 104—172 (1957). — 6. KOBEL, F.: Zytologische Untersuchungen an Prunoiden und Pomoideen. Arch. Julius-Klaus-Stiftung 3, 1—84 (1927). — 7. KOBEL, F.: Lehrbuch des Obstbaues auf physiologischer Grundlage. Berlin: Springer-Verlag 1931. — 8. KOSTOFF, O.: Ontogeny, genetics and cytology of *Nicotiana* hybrids. Genetica 12, 33—139 (1930). — 9. KOVALEV, N. V.: Rol' alyči v selekcii kostočkovykh plodovykh porod. Problemy botaniki II, Leningrad 1955. — 10. LEVINA, E. D.: C. R. Acad. Sci. URSS, N. s. 19, 83—86 (1938). — 11. MANSFELD, R.: Vorläufiges Verzeichnis landwirtschaftlich oder gärtnerisch kultivierter Pflanzenarten. Die Kulturpflanze, Beiheft 2, 136—137 (1959). — 11a. MURAWSKI, H.: Beiträge zur Züchtungsforschung an Pflaumen. Dissertation, Halle (1958). — 12. OEHLKERS, F.: Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis III. Z. f. Botan. 30, 253—276 (1936). — 13. OKABE, S.: Zur Zytologie der Gattung *Prunus*. Sci. Rep. Tohoku imper. Univ., IV. s. 3, 733—743 (1928). — 14. RAPTOPOULOS, T.: Chromosomes and fertility of cherries and their hybrids. Journ. of Genet. 42, 91—133 (1941). — 15. RYBIN, W. A.: Spontane und experimentell erzeugte Bastarde zwischen Schwarzdorn und Kirschlordele und das Abstammungsproblem der Kulturpflaume. Planta 25, 22—58 (1936). — 16. RYBIN, V. A.: Eksperimental'nie dannye po voprosu gibridnogo proischozheniye sadovoj slivy *Prunus domestica* L. Trudy Krymskogo Filiala Akademii Nauk SSSR. Bd. 1, 45—61 (1951). — 17. SCHIEMANN, E.: Entstehung der Kulturpflanzen. Handbuch der Vererbungswissenschaft, herausgeg. von E. BAUR und M. HARTMANN, Lief. 15, III (1932). — 18. SCHMIDT, M.: Untersuchungen über den züchterischen Wert von Sämlingen der Kirschlordele, *Prunus cerasifera* Ehrh. Gartenbauwiss. 15, 247—331 (1941). — 19. TISCHLER, G.: Allgemeine Pflanzenkaryologie. Handb. d. Pflanzenanatomie, hrsg. von K. LINSBAUER, Bd. II, 2. Hälfte, 2. Aufl. Berlin 1951. — 20. WATKINS, A. E.: Hybrid sterility and incompatibility. Journ. Genet. 25, 125—162 (1932). — 21. WERNECK, H. L.: Die Formkreise der bodenständigen Pflaumen in Oberösterreich/ ihre Bedeutung für die Systematik und die Wirtschaft der Gegenwart. Mittl. Klosterneuburg, B, VIII, 59—82 (1958).

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg in Hohenthurm bei Halle/Saale

## Makromutationen bei Sommergerste und Sommerweizen\*

Von H. SCHMALZ

Mit 16 Abbildungen

### A. Einleitung

Mutanten, die morphologisch oder in ihrem Entwicklungsverhalten stark vom Normaltypus abweichen, können mit Recht ein besonderes Interesse beanspruchen. Im Gegensatz zu Mutanten, die im Vergleich zur Ausgangsform nur Merkmalsveränderungen aufweisen, die noch im normalen Variationsbereich der Art liegen, greifen größere Mutationsschritte über den Artrahmen hinaus und bedingen Merkmalsausprägungen, die in mehr oder weniger weit entfernt stehenden systematischen Kategorien zum normalen Merkmalsbestand gehören. Sie stellen damit besonders eindrucksvolle Beispiele einer „Parallelvariation“ (DARWIN) bzw. des „Gesetzes der homologen Reihen“ (VAVILOV 1922) dar. In besonderen Fällen geben sie einen Eindruck davon, wie völlig neue Baupläne in einem Mutationsschritt entstehen können. Die Begründung eines neuen Typus im Verlaufe der Evolution der Organismen, dessen Herausbildung allein mit Hilfe schrittweise aufgetretener kleinerer Mutationen und nachfolgender Selektionsvorgänge einschließlich Isolation, Elimination und Annidation (LUDWIG 1959) sich zu denken

für viele Forscher Schwierigkeiten bereitet, wird mit der Annahme, daß große Mutationsschritte bei der Bildung neuer Organisationsmerkmale (STUBBE und v. WETTSTEIN 1941) eine Rolle gespielt haben, zumindest leichter verständlich und vorstellbar. PHILIPTSCHENKO (1927) hat wohl als erster grundsätzliche Bedenken gegen eine Additionsmöglichkeit der Mikroevolution zu einer Makroevolution vorgebracht. Die auch experimentell beobachtbaren Großmutationen stellen die „hopeful monsters“ GOLDSCHMIDTS dar. Dieser Autor (GOLDSCHMIDT 1933, 1940, 1948), der sich jahrzehntelang für eine maßgebliche Beteiligung von Großmutationen bei der Entstehung neuer Organisationstypen von höherem systematischen Rang im Verlaufe der Stammesgeschichte der Organismen ausgesprochen hat, gebrauchte auch den Begriff „Systemmutation“ (systemic mutation). SCHINDEWOLF (1936, 1950, 1953), REMANE (1939), STUBBE und v. WETTSTEIN (1941), STUBBE (1952, 1959c) und SCHWANITZ (1959) verwenden bevorzugt die schon erwähnten Termini „Groß“- oder „Makromutation“, um große Mutationsschritte von kleineren abzugrenzen. Sehr treffend spricht LUDWIG (1959) in diesem Zusammenhang auch von „Schlüsselmutationen“. Sinngemäß

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

wird zwischen einer „Mikro“- und einer „Makro-Evolution“ unterschieden, für deren Bezeichnung RENSCH (1954) aus sprachlichen Gründen die Termini „infraspezifische“ und „transspezifische“ Evolution vorschlägt. Über die genetischen Grundlagen phänotypisch großer Mutationsschritte ist damit natürlich noch nichts ausgesagt. Sie können auf tiefgreifende Chromosomen-Rearrangements, die besonders GOLDSCHMIDT im Auge hat, oder auch auf Faktormutationen (STUBBE, SCHWANITZ u. a.) zurückgehen.

Bei der Beurteilung der eventuellen phylogenetischen Bedeutung großer Mutationsschritte bei zoologischen Objekten darf nicht übersehen werden, daß dort viele Makromutationen ihren Trägern starke bis sehr starke Vitalitätsminderungen bringen. Bei *Drosophila melanogaster* sind viele Makromutanten aufgefunden worden; z. B. erzeugt die Mutation *tetraltera* Flügel, die denen einer anderen Dipterenfamilie ähneln, und die Mutationen *proboscipedia*, *bithorax* und *tetraptera* bedingen Merkmalsausprägungen, die in ähnlicher Weise in anderen Insektenordnungen vorkommen (SIMPSON 1951). Diese Mutanten veranlaßten GOLDSCHMIDT dazu, diese als „hopeful monster“ zu bezeichnen. Er wollte damit zum Ausdruck bringen, daß auch verbildete und unharmonische Mutanten, wenn sie nur ein neues Organisationsmerkmal aufweisen, unter bestimmten Voraussetzungen der Ausgangspunkt für eine neue Entwicklungsrichtung sein können.

Das offenere System der Pflanzen scheint Großmutationen eher zu tolerieren, als das bei zoologischen Objekten der Fall ist, wenn auch bei ihnen nicht übersehen werden darf, daß die negativen pleiotropen Nebenwirkungen von Mutationsschritten im allgemeinen um so größer sind, je größer die Merkmalsabweichung vom Normaltypus ist bzw. je größer der phänotypische Unterschied ist, den ein stark mutiertes Allel in einer bestimmten Umwelt im Vergleich zum Normalallel hervorbringt. Im folgenden führen wir einige Beispiele von Großmutationen bei Pflanzen an.

Eine relativ stark abweichende Erbsenmutante mit dem Habitus von *Lathyrus aphaca* (*aphacoides*-Mutante) beschrieb schon NILSSON-LEISSNER (1924). BURGEFF (1941a, b) beobachtete progressive Mutationen in der Lebermoos-Gattung *Marchantia*; es traten Mutanten auf, die Merkmale anderer Gattungen der Marchantiaceen aufwiesen. Er hält es für möglich, daß Mutationen verschiedener Grade, art-, gattungs-, familien- oder stammtypische, vorkommen. Bei *Antirrhinum majus* haben STUBBE und v. WETTSTEIN (1941) eine Reihe Mutanten beschrieben, die Merkmalsausprägungen aufweisen, die in anderen Scrophulariaceen-Gattungen wichtige Gattungs-Kriterien sind. Ohne nach Vollständigkeit zu streben, wollen wir noch die von F. und H. SCHWANITZ (1955) beschriebene Großmutation *gratioloides* von *Linaria maroccana*, eine Makromutation des Roggens mit einer Ährchenanordnung, wie sie für die Gattung *Elymus* (Mut. *elymoides*) typisch ist (STUTZ 1957), die von SINGLETON (1951) beschriebene Mais-Makromutation, die von EDWARDSON und CORBETT (1959) aufgefundene stärkstens vom Ausgangstyp abweichende „macro-1 mutant“ von *Lupinus luteus* und eine monogen rezessiv vererbende *Capsicum annuum*-Mutante, die kaum noch als zur Art gehörig erkannt

werden kann (COOK 1961), erwähnen. Weitere Beispiele sind bei STUBBE (1952, 1959c) und SCHWANITZ (1959) angeführt.

Gegen die evolutionistische Bedeutung der Makromutationen haben sich verschiedene Forscher mit gewichtigen Argumenten ausgesprochen, z. B. SIMPSON (1951), RENSCH (1954), HEBERER (1959) und ZIMMERMANN (1960). Sie sind der Auffassung, daß eine normale Mutabilität (nach Häufigkeit und Wirkungsbereich) in Verbindung mit Selektionsvorgängen auch für die Herausbildung von neuen Organisationsmerkmalen ausreichend sei. Es wird auch eingewandt, daß mit einer Makromutation ihr Träger noch nicht die Artgrenze übersprungen hätte, daß vielmehr dazu das Hinzutreten weiterer, wahrscheinlich vieler Mutationsschritte notwendig sei. Das ist aber auch von keinem der Autoren, die Makromutationen beschrieben und ihre eventuelle evolutionistische Bedeutung diskutiert haben, behauptet worden. Selbstverständlich zeigen solche Mutationen nur die grundsätzliche Möglichkeit des plötzlichen mutativen Auftretens neuer Bauplaneigentümlichkeiten auf, an denen dann die Mikroevolution mit den häufiger auftretenden Mikromutationen und Selektionsvorgängen im weitesten Sinne (LUDWIG 1959) angreifen können. Schließlich wird von den Kritikern darauf hingewiesen, daß alle bisher beobachteten wirklich tiefgreifenden Makromutationen Vitalitätsminderungen zeigten oder gar Abnormalitäten darstellen. Bei der Diskussion unserer Ergebnisse kommen wir auf dieses Problem und die Möglichkeiten zu seiner Überwindung noch einmal zurück.

In der vorliegenden Arbeit werden von zwei röntgen-induzierten Sommergerstenmutanten und einer spontan aufgetretenen Sommerweizenmutante neue Ergebnisse vorgelegt bzw. erfolgt eine Erstbeschreibung. Diese Mutanten weichen stark vom Normaltypus ab und sprengen in einzelnen Merkmalen den Artrahmen, so daß sie u. E. ohne Einschränkung als Makromutationen (nähere Definition dieses Begriffes im Abschn. D) angesehen werden können.

## B. Material und Methoden

In unsere Untersuchungen wurden die folgenden drei Mutanten einbezogen:

### I. Vielknotige, vielblättrige, verzweigte Sommergerstenmutante 7795/60

Ausgangssorte: „Freya“ (Frigga). Aufgefunden in der  $X_2$ -Familie 7795/60 nach Röntgenbestrahlung (20,0 kr). Die Bestrahlung erfolgte im Rahmen der Arbeiten eines wissenschaftlichen Studentenzirkels mit der Zielsetzung der Untersuchung der Radiosensibilität der Sommergerste in Abhängigkeit von verschiedenen Umweltfaktoren und Kornbeschaffenheiten. Sie wurde von Fräulein Dipl.-Landw. ELEONORE WOYTASCAK 1959 am hiesigen Institut vorgenommen.

Im folgenden wird diese Mutante als „Mutante 7795/60“ bezeichnet. Sie wird an dieser Stelle erstmalig beschrieben.

### II. „Knotenlose“ Sommergerstenmutante MS 1196

Ausgangssorte: „Haisa“. Erstmals erwähnt von HOFFMANN (1951), näher beschrieben bei SCHMALZ (1960, 1962). Diese Mutante zeichnet sich durch die Zusammendrängung der Knoten dicht über dem Wurzelhals aus. Der Halm wird ausschließlich von dem sehr langen obersten Internodium gebildet. Die Gesamthöhe der Mutante ist trotzdem gegenüber der Ausgangsform stark reduziert. Die Ähre ist dichter, weist im oberen Teil Sterilitätserscheinungen auf und ist mit mehr oder

weniger stark gewellten bzw. deformierten Grannen besetzt. Diese Mutante geht ebenfalls auf eine Röntgenbestrahlung zurück. Wir teilen an dieser Stelle die Ergebnisse genetischer Untersuchungen mit dieser Mutante mit.

### III. Entwicklungsgestörte Sommerweizenmutante 14949/56

Ausgangsmaterial: Einzelährennachkommenschaft 14949/56 aus  $F_{12}$  der Kreuzung [Varonne  $\times$  (Heines Kolben  $\times$  Peragis)]  $\times$  (Thatcher  $\times$  Breustedts Teutonen). Alle unsere Befunde sprechen dafür, daß es sich bei dieser Form um eine spontan aufgetretene Mutante handelt. Diese Mutante wurde im Zusammenhang mit der Mitteilung von Gibberellin-Versuchsergebnissen von uns bereits kurz beschrieben (SCHMALZ 1962). Diese Beschreibung wird in der vorliegenden Arbeit wesentlich erweitert und durch die Ergebnisse genetischer Untersuchungen ergänzt. Im folgenden bezeichnen wir diese Mutante als „Mutante 14949/56“.

Die Mutanten wurden in Freiland- und Gewächshausversuchen beobachtet und untersucht. Methodisch wichtige Einzelheiten werden im Zusammenhang mit den Versuchsergebnissen mitgeteilt. Die Ergebnisse der genetischen Analysen sind mit Hilfe des  $\chi^2$ -Testes bearbeitet worden.

## C. Versuchsergebnisse

### I. Vielknotige, vielblättrige, verzweigte Sommergerstenmutante 7795/60

In einer  $X_2$ -Familie der Sorte „Freya“ (Frigga) fanden wir 1960 nach Röntgenbestrahlung (20,0 kr) unter zehn Pflanzen acht phänotypisch normale Pflanzen und zwei vom Normaltypus sehr stark abweichende Mutantenpflanzen, die untereinander identisch waren. Beim Nachbau der phänotypisch normalen Pflanzen erwiesen sich 1961 im Gewächshaus bzw. im Freiland vier als homozygot für Normaltypus und vier spalteten wieder Mutanten ab. Dies e vier heterozygoten  $X_2$ -Pflanzen gaben uns die Möglichkeit, die Genetik der Mutante 7795/60 zu studieren (Tabelle 1). Weder in der  $X_2$ -Generation 1960 noch in den  $X_3$ -Generationen 1961 war es möglich, für Normaltypus homo- und heterozygote Pflanzen zu unterscheiden. Der Normaltypus der Sorte „Freya“ kann deshalb als absolut dominant über den Mutantentypus angesehen werden.

#### 1. Beschreibung der Mutante 7795/60

##### a) Allgemeiner Habitus und Entwicklungsverhalten

Die Mutantenpflanzen fielen im Freiland durch stark verzögerte Entwicklung, außerordentlich starke Bestockung und extreme Vielblättrigkeit auf. Vor dem Ährenschieben konzentrierten sich die Blätter büschelartig an den Sproßspitzen. Sie erreichten nur etwa 70% der Höhe der homo- und heterozygoten Normalpflanzen (Abb. 1). Die Mutantenpflanze in Abbildung 1 wies in ähnlicher Weise wie ihre Geschwisterpflanze etwa 50 Bestockungstriebe auf, die allerdings nicht sämtlich zur Ährenentwicklung gelangten. Die  $X_3$ -Pflanzen 1961 (herausspaltende Mutanten aus heterozygoten  $X_2$ -Pflanzen-Nachkommenschaften) stimmten bei Freilandanbau wuchs- und entwicklungsmäßig weitgehend mit den Mutantenpflanzen des Vorjahres überein; lediglich die Bestockung war etwas weniger stark als im Vorjahre ausgeprägt.

Bei Gewächshausanbau entwickelten die Mutantenpflanzen 1961 im Vergleich zum Freilandanbau modifizierte Wuchsrelationen. Die Bestockung war

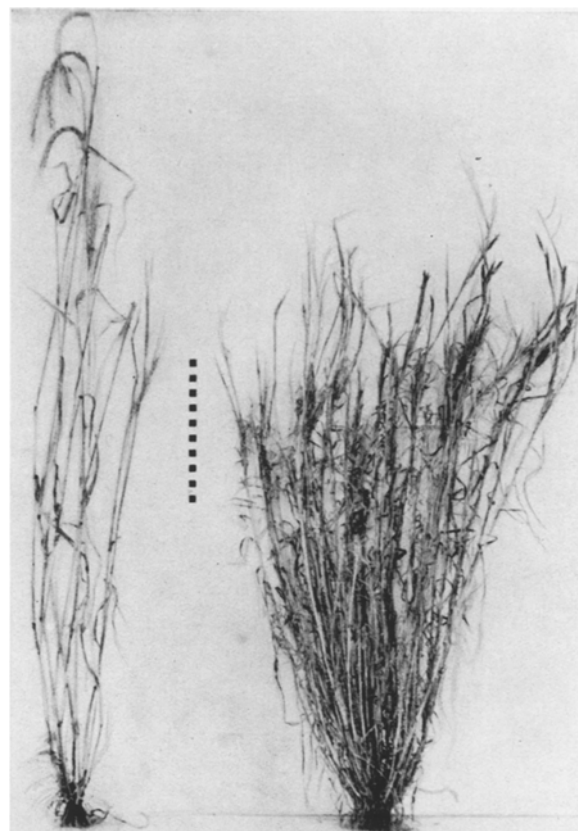


Abb. 1. Links: Normalpflanze der Sorte „Freya“ (Frigga). Rechts: Pflanze der Mutante 7795/60. Beide Pflanzen sind ausgereift (Freilandversuch 1960). Eine Maßstabeinheit  $\approx$  1,0 cm.

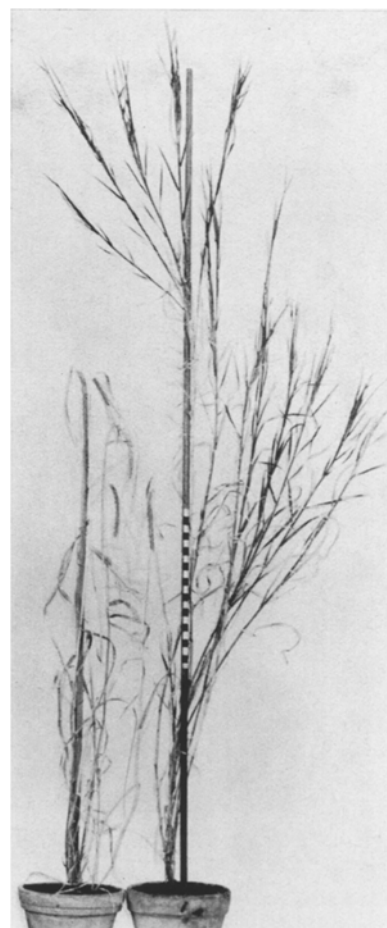


Abb. 2. Links: Normalpflanze der Sorte „Freya“ (Frigga), ausgereift. Rechts: Pflanze der Mutante 7795/60, noch grün und im Ährenschieben begriffen. Eine Maßstabeinheit  $\approx$  1,0 cm.



Abb. 3. Links: Ähre der Sorte „Freya“ (Frigga).  
Rechts: Verzweigter Halm der Mutante 7795/60.  
Eine Maßstabeinheit = 0,5 cm.

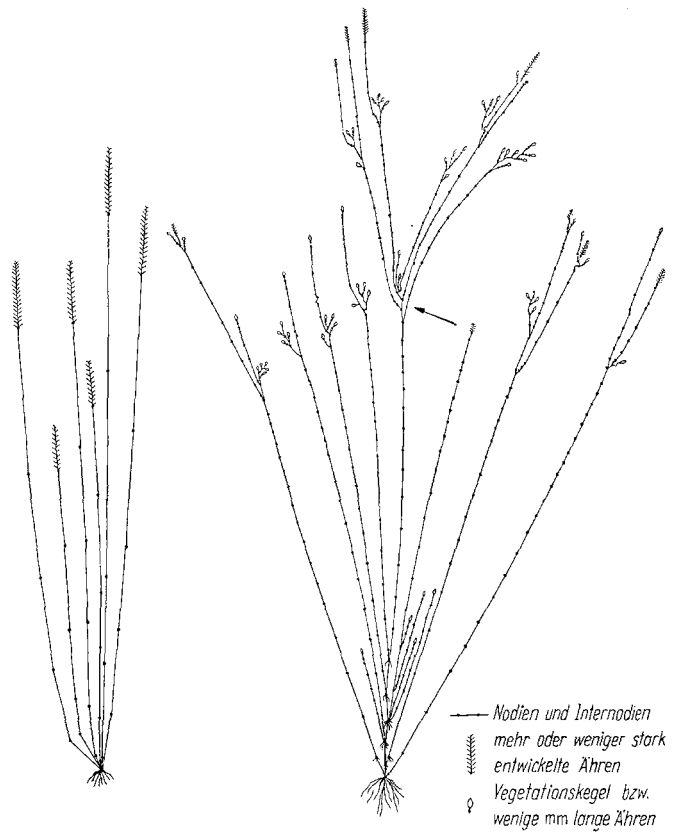


Abb. 4. Halmaufbau je einer Pflanze der Sorte „Freya“ (Frigga) (links) und der Mutante 7795/60 (rechts). Gewächshausanbau 1961, Maßstab 1:12.

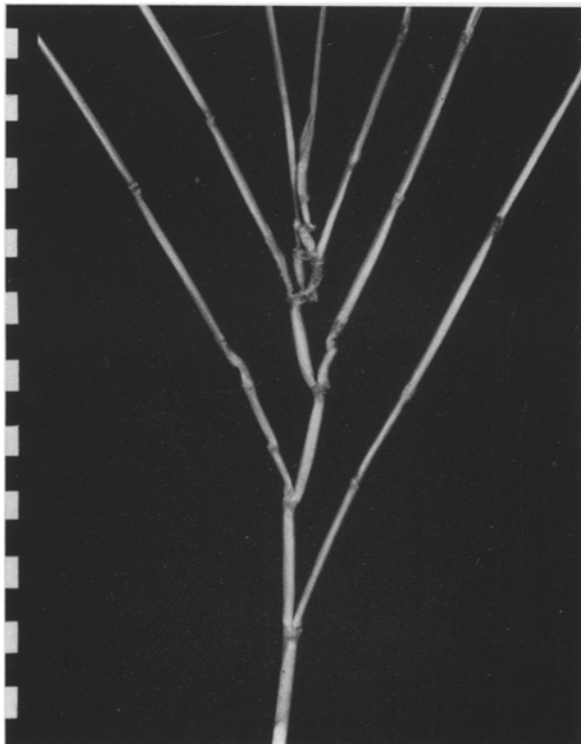


Abb. 5. Ausschnitt aus Abbildung 4 (Verzweigung des Mitteltriebes, Pfeil!).  
Eine Maßstabeinheit = 0,5 cm.

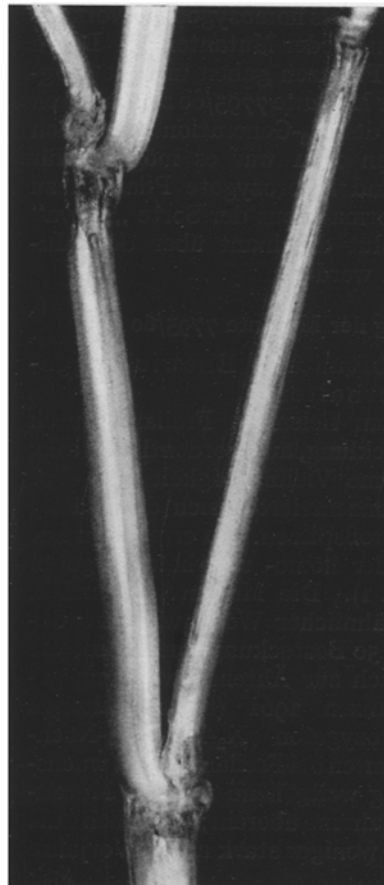


Abb. 6. Ausschnitt aus Abbildung 5 (erste und zweite Verzweigung von unten).



Abb. 7. Abschnitt einer differenzierten Ähre der Mutante 7795/60 mit einem Vegetationskegel an der Ährenbasis.

nicht so stark wie beim Freilandanbau ausgeprägt, dagegen wurden in der Wuchshöhe die Kontrollpflanzen um etwa 60% übertroffen. Die Abbildung 2 vermittelt davon einen Eindruck. Sowohl beim Freilandanbau wie auch im Gewächshaus erwiesen sich die typischen Mutantenmerkmale als nur sehr wenig variabel, d. h. in Abhängigkeit von den jeweiligen Bedingungen verhielten sich die Mutantenpflanzen sehr einheitlich. Die Freilandpflanzen waren infolge ihrer relativ geringen Höhe in ihrer Standfestigkeit nur mäßig reduziert. Im Gewächshaus konnten die Mutantenpflanzen jedoch nur an Stäben gehalten werden. Die Standfestigkeit der älteren Pflanzen war dann extrem herabgesetzt. Das Ährenschieben erfolgte wie im Freiland sehr spät, äußerst langsam und innerhalb einer Pflanze sehr ungleichmäßig, so daß es unmöglich war, einen Termin dafür festzulegen. Unter allen Anbaubedingungen waren die Blätter der Mutantenpflanzen sehr schmal (3–4 mm) und stark verkürzt ( $1/3$  bis  $1/2$  der Länge von Normalblättern). Die Blattöhrchen erwiesen sich, abgesehen von ihrer verringerten Größe, als normal ausgebildet. Die Blattscheiden der Mutantenpflanzen umfaßten mehr oberhalb stehende Knoten, als das bei der Ausgangssorte der Fall ist. Die Zusammendrängung der Halmknoten ist also stärker ausgeprägt als die Reduzierung der Blattscheidenlänge. Im Chlorophyllgehalt wurden keine wesentlichen Unterschiede festgestellt.

#### b) Vielknotigkeit, Vielblättrigkeit und Verzweigung

Die  $X_2$ - und  $X_3$ -Mutantenpflanzen aus dem Freiland wiesen 1960 bzw. 1961 20 bis 25 Halmknoten und entsprechend viele verkürzte schmale Blätter auf (Kontrollpflanzen: 5–6) und verzweigten sich in verschiedenen Ebenen (Abb. 3). Die dichte Knotenfolge und die starke Verkürzung der Internodien ist auf dieser Abbildung deutlich erkennbar. Die Gewächshaus- $X_3$ -Mutantenpflanzen, hervorgegangen aus sehr kümmerlichen Karyopsen der  $X_2$ -Mutanten aus dem Freiland (Abb. 10), wuchsen nach Aussaat am 3. 3. 1961 zunächst nur sehr langsam und eintriebig, erst später setzte die Verzweigung in der unteren und oberen Region der Pflanzen ein. Im Endzustand wiesen die Gewächshauspflanzen durchweg etwa 40 Knoten bei der Verfolgung eines Triebes bis in die Spitzenregion auf und brachten sehr viele Verzweigungen hervor (Abb. 2). Die Mutantenpflanze aus Abbildung 2 ist nach Entfernung aller Blätter im Hinblick auf ihren Halmaufbau analysiert und maßstabgerecht im Vergleich zu einer Kontrollpflanze der Ausgangssorte „Freya“ gezeichnet worden (Abb. 4). Alle Mutantenpflanzen wiesen einen prinzipiell gleichen Halmaufbau auf. Die Art der Halmverzweigung kann an den Abb. 5 und 6 abgelesen werden. Es sind in fast allen Fällen Gabelungen, wobei ein Teil den Trieb primär fortführt und ein sekundärer Seitenzweig abzweigt (Abb. 6). Es handelt sich also um normale monopodiale Verzweigungen. Wie diese Verzweigungen zustande kommen, zeigt Abb. 7. Wir konnten beobachten, daß bereits stark entwickelte Ähren von mehreren Zentimeter Länge an ihrer Basis noch weitgehend undifferenzierte Vegetationskegel besaßen. Man kann deshalb vermuten, daß die Mutante 7795/60 ein in gewisser Weise unbe-

grenztes Wachstum aufweisen würde, wenn es gelänge, die ständige Versorgung dieser Vegetationskegel und der darauf begründeten Seitentriebe mit Nährstoffen sicherzustellen. Bei unseren Gewächshausanbauten ist das wahrscheinlich bereits in einem gewissen Umfange gelungen. Die außerordentliche Länge dieser Pflanzen gegenüber Normalpflanzen und die besonders späte und verzögerte Reife dieser Pflanzen gegenüber dem Freilandanbau sprechen dafür (Vergleich Abb. 1 und 2). Im allgemeinen zweigte an einem Knoten nur ein Seitentrieb ab, lediglich an einigen unteren Knoten war die Seitentriebzahl erhöht. Bemerkenswert ist noch, daß sich in dieser unteren Region der Mutantenpflanzen häufig Luftwurzeln bildeten. Die Mutantenpflanzen besaßen schließlich unter allen Bedingungen einen geringeren Halm-durchmesser als die Kontrollpflanzen.

#### c) Ährenentwicklung, Fertilität und Kornausbildung

Die Ähren der Mutante waren sehr schlecht entwickelt; das gilt gleichermaßen für Freiland- wie für Gewächshausbedingungen. Die günstigeren Wachstumsverhältnisse im Gewächshaus mit laufender optimaler Nährstoffversorgung bewirkten lediglich eine Verlängerung der Pflanzen, eine Verstärkung

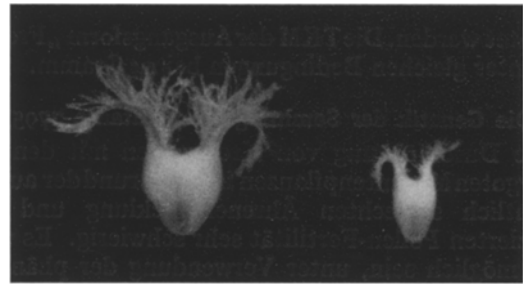


Abb. 8. Fruchtknoten und Narben der Sorte „Freya“ (links) und der Mutante 7795/60 (rechts).

der Verzweigungstendenz und eine erst sehr spät abschließende Entwicklung. Die Ähren selbst waren demgegenüber im Freiland und im Gewächshaus etwa gleich schlecht ausgebildet (Abb. 3 und 4). Sie blieben so kümmerlich, daß nicht entschieden werden kann, ob durch den Mutationsschritt die Ährenmorphologie, abgesehen von dieser Kümmerentwicklung, noch weitere spezifische Abänderungen erfahren hat. Der Kornbesatz der Mutante blieb außerordentlich niedrig. Dafür ist der allgemein schlechte Ährenzustand, der sich auch in einer starken Reduzierung der Fruchtknoten- und Narbenentwicklung ausdrückte (Abb. 8), darüber hinaus aber auch eine verminderte Fertilität des Pollens verantwortlich zu machen (Abb. 9). Die Pollenfertilität, bestimmt nach der Karmin-Essigsäure-Methode, betrug bei Gewächshauspflanzen nur 17% (Ausgangsform: 92%). Der Durchmesser des bei dieser Methode normal erscheinenden Pollens war jedoch nicht reduziert. 1960 ernteten wir von den zwei mutierten  $X_2$ -Pflanzen 28 und 16 Körner mit einer Tausendkorndmasse (TKM) von 13,6 g (Abb. 10), von denen 32 = 73% keimten und die  $X_3$ -Gewächshaus-Pflanzen ergaben, die vorstehend beschrieben wurden. Unter Gewächshausbedingungen blieb 1961 der Kornbesatz noch unter diesen Werten. Von 27 Pflanzen konnten nur 61 Körner, 2,3 je Pflanze, mit einer TKM von 13,1 g

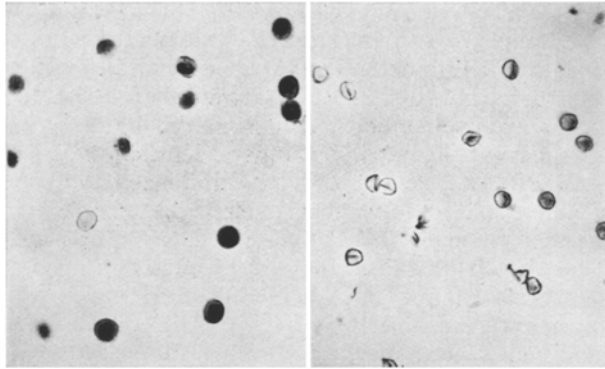


Abb. 9. Pollenaufnahmen, links: Ausgangssorte „Freya“ (Friggera), rechts: Mutante 7795/60. Gewächshausanbau 1961.

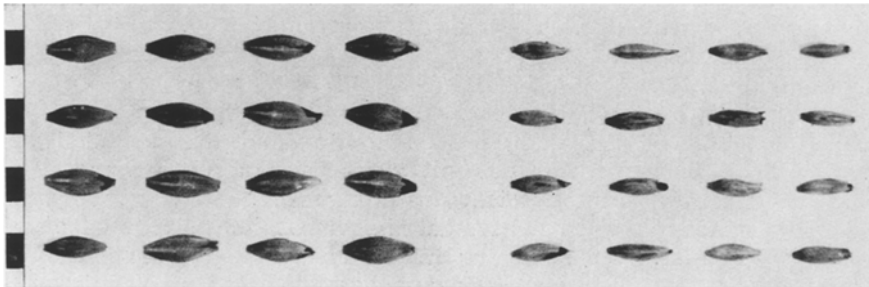


Abb. 10. Karyopsen der Sorte „Freya“ (links) und der Mutante 7795/60 (rechts). Freilandanbau ( $X_2$ ) 1960.

geerntet werden. Die TKM der Ausgangsform „Freya“ lag unter gleichen Bedingungen bei 44 Gramm.

## 2. Die Genetik der Sommergerstenmutante 7795/60

Die Durchführung von Kreuzungen mit den homozygoten Mutantenpflanzen ist aufgrund der außerordentlich schlechten Ährenentwicklung und der reduzierten Pollen-Fertilität sehr schwierig. Es wird aber möglich sein, unter Verwendung der phänotypisch normalen heterozygoten Pflanzen genetische Experimente vorzunehmen (siehe hierzu auch Abschnitt D). Zunächst konnte das genetische Verhalten der Mutante 7795/60 nur anhand der Aufspaltung heterozygoter  $X_2$ -Pflanzen in der  $X_3$ -Generation und des phänotypischen Vergleichs von heterozygoten und homozygoten Normalpflanzen untersucht werden. Danach ergibt sich ein monofaktorieller Erbgang, das Normalallel ist über das mutierte Allel voll dominant. In Tabelle 1 sind unsere diesbezüglichen Befunde zusammengestellt.

Tabelle 1. Aufspaltung von vier heterozygoten  $X_2$ -Pflanzen-Nachkommenschaften der Sommergersten-Mutante 7795/60 (Freilandversuch 1961).

Phänotypen	erhalten	ideal 3:1	P für Übereinstimmung m. 3:1	P für Homogenität
Normaltypus	131	131,25	0,96	0,46
Mutantentypus	44	43,75		
	175	175,00		

## II. „Knotenlose“ Sommergerstenmutante MS 1196

Die Mutante MS 1196 ist, wie erwähnt, von uns bereits beschrieben worden (SCHMALZ 1960). Es war in früheren Versuchen nicht möglich, ihren Halm-aufbau (Zusammendrängung der Halmknoten am Wurzelhals) mit Hilfe von Gibberellin zu beeinflussen. Sie reagierte auf eine solche Behandlung lediglich mit einer erheblichen Verlängerung der Ähre und einer außerordentlich hohen Pollensterilität, wobei

ein besonders empfindliches Stadium erkannt werden konnte (SCHMALZ 1962). An dieser Stelle beschränken wir uns darauf, die Ergebnisse genetischer Experimente mit dieser Mutante anzuführen. Das Rückkreuzungsexperiment [Kreuzung: (Haisa ×

Tabelle 2.  $F_2$ -Aufspaltung in der Kreuzung „Haisa“ × „MS 1196“ (Freilandversuch 1961).

Phänotypen	erhalten	ideal 3:1	P für Übereinstimmung m. 3:1	P für Homogenität
Normaltypus	914	908,25	0,70	0,69
Mutantentypus	297	302,75		
	1211	1211,00		

MS 1196) × MS 1196, Freilandversuch 1961] bestätigte den in den Zahlenwerten der Tabelle 2 enthaltenen Befund eines monofaktoriellen Erbganges für das Merkmal „Knotenlosigkeit“. Wir erhielten: Normal: „Knotenlos“ = 36:49, ideal 1:1 = 42,5:42,5, P für Übereinstimmung mit einem 1:1-Verhältnis = 0,16. Auch bei dieser Mutante ist der Normaltypus voll dominant.

## III. Entwicklungsgestörte Sommerweizenmutante 14949/56

Die bereits gegebene Beschreibung dieser Mutante (SCHMALZ 1962) wird im folgenden erweitert und durch genetische Untersuchungsbefunde ergänzt.

### 1. Beschreibung der Mutante 14949/56

#### a) Entwicklungsverlauf

Im frühesten Jugendstadium sind die Mutantenpflanzen von Normalpflanzen nicht zu unterscheiden. Die weitere generative Entwicklung verläuft jedoch sehr unterschiedlich; die Mutantenpflanzen entwickeln sich sehr zögernd, wobei es zu einer starken Verschiebung des Verhältnisses zwischen Ähren- und Halmdifferenzierung kommt. Während bei einem normalen Sommerweizen sich das Verhältnis von Ährenlänge zu Halmlänge (Strecke, die die Ähre im Halm emporgeschoben ist) zwischen 1:5 und 1:10 bewegt, ist diese Relation bei den Mutantenpflanzen zeitweise auf 1:70 erweitert, d. h., die Ährenentwicklung bleibt bei der Mutante zeitweise stark hinter der Halmdifferenzierung zurück. Zur Zeit des Ährenschiebens normalisiert sich bei den Mutantenpflanzen jedoch dieses Verhältnis wieder. Das Ährenschieben selbst tritt sehr spät und auch dann nicht gleichmäßig ein. Unter Feld- wie unter Gewächshausbedingungen begannen die Mutantenpflanzen trotz normaler Frühjahrsaussaat erst Ende August die Ähren zu schieben. Zu diesem Zeitpunkt waren die Normalpflanzen bereits vollständig abgereift. Auch in der Folgezeit reifen die Mutantenpflanzen nicht normal ab, sondern bleichen langsam aus, wie etwa eine aus dem Boden gerissene grüne Pflanze beim Vertrocknen ausbleicht. Bei Gewächshausanbauten (Ende Februar-Aussaat) waren die Mutantenpflanzen noch Anfang Dezember zum größten Teil grün (Reife der Normalpflanzen unter diesen Bedingungen: An-





Abb. 11. Links: Normalpflanze aus Stamm 14949/56. Rechts: Mutantpflanze aus diesem Stamm. Freilandversuch 1958 (Aussaat: 5. 4. 1958, Aufnahme: 3. 9. 1958). Eine Maßstabeinheit = 1,0 cm.



Abb. 12. Links: Normalähre aus Stamm 14949/56. Rechts: Mutantenähre aus diesem Stamm. Eine Maßstabeinheit = 0,5 cm.

Spindelstufen sind reduziert, die Spelzen häufig blattartig umgebildet. Die oberen Ährchen neigen zur Vielblütigkeit. Die Tendenz, die Blütenzahl je Ährchen zu vermehren, ist besonders bei Gewächshauspflanzen ausgeprägt (Abb. 13). Die Narben sind zwar im allgemeinen normal entwickelt, zeigen aber doch eine gewisse Verminderung der Narbenfiederung, ebenso sind die Antheren größtmäßig etwas reduziert. Pollenuntersuchungen (Karmin-Essigsäure-Methode) ergaben 90% äußerlich funktionsfähig erscheinende Pollen (Normalpflanzen: 92%). Bestäubungsversuche zur Untersuchung

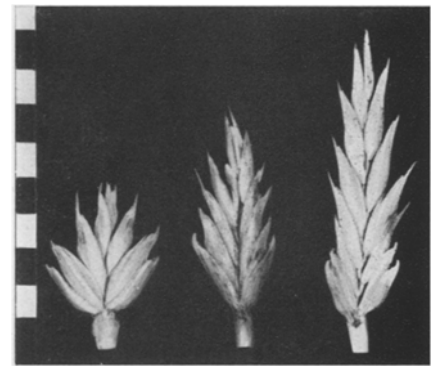


Abb. 13. Links: Ährchen einer Normalähre des Stammes 14949/56. Mitte und rechts: Ährchen der Mutante 14949/56 mit erhöhter bzw. stark erhöhter Blütenzahl. Eine Maßstabeinheit = 0,5 cm.

fang Juli). Wie weiter unten gezeigt wird, war es bisher noch nicht möglich, diese starke Entwicklungsverzögerung im positiven Sinne zu beeinflussen.

#### b) Allgemeiner Habitus

Entsprechend der gehemmten generativen Entwicklung bleiben die Mutantpflanzen zunächst auch wachstumsmäßig hinter den Normalpflanzen zurück; dann aber übertreffen sie, offenbar infolge ihrer stärkeren vegetativen Tendenz, die Normalpflanzen in der Pflanzenlänge. Wie groß dieser Längenunterschied ist, hängt von der Intensität der generativen Entwicklung der Normalpflanzen ab. Je schneller diese abläuft, um so größer ist der Längenunterschied zu Gunsten der Mutantpflanzen. Abb. 11 vermittelt einen Eindruck vom Habitus der Mutanten im Vergleich zu einer Normalpflanze. Die Blätter der Mutantpflanzen sind verlängert und stark verbreitert. Auch ihre Bestockungsneigung ist verstärkt. Die Mutantpflanzen erinnern deshalb an den sogenannten „Gigashafer“ (VETTEL), der sich auch durch eine verzögerte generative Entwicklung, wenn auch nicht in so extremer Weise wie die Mutante 14949/56 auszeichnet.

#### c) Ährenbeschaffenheit und Fertilität

Die Ähren der Mutantpflanzen übertreffen im Endzustand längenmäßig die der Normalpflanzen. Die unteren Spindelstufenabstände sind dabei erheblich vergrößert (bis 50 mm), während im oberen Ähren teil die Ährendichte etwa normal (Abb. 12) oder sogar verstärkt ist (Abb. 14). Die Ährchen der unteren



Abb. 14. Verzweigter Trieb einer Pflanze der Mutante 14949/56 im Vergleich zu einer Normalähre. Eine Maßstabeinheit = 0,5 cm.

der Funktionstüchtigkeit des Pollens konnten inzwischen vorgenommen werden. Es ergab sich ein Kornansatz, wie er bei künstlichen Kreuzungen beim Weizen üblich ist. Von dieser Seite her kann also der außerordentlich stark verminderte Kornbesatz der Mutante nicht erklärt werden. Die Freilandpflanzen (Aussaart: März/ April, Ernte: Anfang September) erwiesen sich in allen Versuchsjahren als vollständig steril. Offenbar sind für diese extremen Sterilitätsverhältnisse die Freiland-Wachstumsbedingungen verantwortlich zu machen; denn nach einem Gewächshausanbau

Freilandüberwinterung, noch durch eine photoperiodische Behandlung (Kurztag, Langtag und Dauertag) war es möglich, den Mutantentypus zu beeinflussen. Lediglich mit Hilfe einer intensiven Gibberellinbehandlung, beginnend im Zwei- bis Dreiblattstadium (Sprühapplikation, 100 ppm), gelang es, in Gewächshausversuchen den Mutantenphänotypus zu beeinflussen (SCHMALZ 1962). Es konnte dabei aber, obwohl die Halmdifferenzierung während der Jugendstadien etwas beschleunigt war, keine teilweise oder vollständige Normalisierung erreicht werden, sondern im Gegenteil lediglich eine sehr ausgeprägte und bei allen behandelten Pflanzen einheitliche Deformierung und Verdrehung der Ähren (Abb. 16).

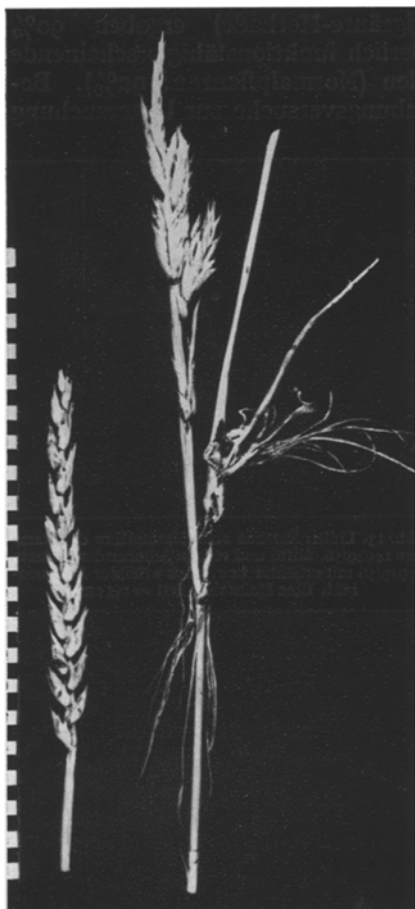


Abb. 15. Verzweigter Trieb mit Luftwurzelbildung und äußerst vielblütigen Ähren einer Pflanze der Mutante 14949/56 im Vergleich zu einer Normalähre. Eine Maßstabeinheit = 0,5 cm.



Abb. 16. Monströse Ähre der Mutante 14949/56 nach Gibberellinbehandlung.

erhielten wir einen gewissen, wenn auch nicht normalen Kornbesatz, der im Versuchsjahre 1961 im Mittel von 42 Ähren bei 19 Korn je Ähre mit einer Tausendkornmasse von 24,1 g lag. Diese Zahlen beziehen sich jedoch nur auf einen kleinen Teil der Gesamtährenzahl, nämlich die zuerst abgereiften Ähren.

#### d) Sonstige Besonderheiten

An den Gewächshauspflanzen des Versuchsjahres 1961 beobachteten wir eine starke Neigung zur Bildung von Verzweigungen und von Luftwurzeln auch an oberen Knoten dicht unter der Ähre (Abbildungen 14 und 15).

#### 2. Versuche zur Beeinflussung des Mutantentypus

Weder durch eine Jarowisation bei Frühlarsaatsaat oder eine Herbstaussaart mit natürlicher

#### 3. Die Genetik der Sommerweizenmutante 14949/56

Infolge der absoluten Sterilität der Mutantenpflanzen im Freiland wurde die Mutante bisher bevorzugt über Heterozygote erhalten; in ähnlicher Weise wie auch die Mutante *sterilis* von *Lycopersicon esculentum* nur über Heterozygote erhalten werden kann (STUBBE 1959b). Alle unsere genetischen Befunde beziehen sich auf Ergebnisse, die wir in diesem Zusammenhange erhielten. Erst in den letzten Jahren gelang es, wie schon erwähnt, die Mutantenpflanzen selbst zu vermehren. Dabei erbrachten diese stets nur einheitlich reagierende Deszendenten vom entwicklungsgestörten Typus. Die Mutantenpflanzen sind demnach homozygot rezessiv für den

Mutantentypus veranlagt. In spaltenden Nachkommenschaften konnte innerhalb der Gruppe der phänotypisch normalen Pflanzen nicht zwischen homo- und heterozygoten Pflanzen unterschieden werden. Der Normaltypus kann folglich als absolut dominant über den Mutantentypus angesehen werden. Unter der Voraussetzung, daß ein monofaktorieller Erbgang vorliegt, ist beim Nachbau phänotypisch normaler Pflanzen aus spaltenden Familien zu erwarten, daß auf einen Teil für Normaltypus homozygoter Nachkommenschaften zwei Teile spaltende Nachkommenschaften kommen, d. h., die phänotypischen Normalpflanzen innerhalb einer spaltenden Familie müssen aus einem Teil AA- und zwei Teilen Aa-Pflanzen bestehen.

In den Jahren 1957 bis 1961 wurden zur Überprüfung dieser Hypothese die Nachkommenschaften von 603 phänotypischen Normalpflanzen mit ins-



gesamt 28180 Einzelpflanzen unter diesem Gesichtspunkt geprüft. Die diesbezüglichen Ergebnisse in Tabelle 3 lassen erkennen, daß in allen Jahren eine befriedigende bis sehr gute Übereinstimmung mit einem solchen postulierten 2:1-Verhältnis festzustellen war. Auch das Gesamtergebnis stimmte gut mit dieser Hypothese überein ( $P = 0,67$ ). Die Jahres-Verhältnisse waren untereinander erwartungsgemäß homogen ( $P = 0,44$ ). Damit kann die Annahme einer monogen rezessiven Bedingtheit des Mutantencharakters mit hoher Wahrscheinlichkeit als bestätigt angesehen werden.

Tabelle 3. *Verhältnis homozygoter und heterozygoter (spaltender) Familien beim Nachbau phänotypisch normaler Pflanzen aus spaltenden Familien des jeweiligen Vorjahres (Freilandversuche).*

Jahr	Homozygote Familien	Heterozygote Familien	Summe	P für Übereinstimmung mit einem 1:2-Verh.
1957	13	26	39	1,00
1958	13	48	61	0,05
1959	21	49	70	0,56
1960	97	193	290	0,97
1961	52	91	143	0,44
Summe	196	407	603	0,67
ideal 1:2	201	402	603	

Homogenität der Jahres-Verhältnisse:  $P = 0,44$

Bei einem solchen Erbgange muß gleichzeitig innerhalb der Nachkommenschaften der heterozygoten Pflanzen ein 3:1-Verhältnis (3 A.:1 aa) nachweisbar sein. Unsere entsprechenden Auszählungsergebnisse sind in Tabelle 4 zusammengestellt. Sie zeigen jedoch, daß die geforderten 3:1-Verhältnisse sich nur in einigen Fällen mit genügender Genauigkeit eingestellt haben. In allen Jahren zeichnete sich ein mehr oder weniger starkes Rezessivendefizit ab. Bei Freilandanbauten lag es besonders hoch, variierte aber von Jahr zu Jahr erheblich. Um echte genetisch bedingte Verschiebungen des Aufspaltungsverhältnisses kann es sich dabei nicht gehandelt haben, denn in zwei Fällen (1958 und 1961) wurden Parallelanbauten im Gewächshaus in Holzkästen vorgenommen, in denen das Rezessivendefizit praktisch unbedeutend war und sich eine sehr gute Übereinstimmung mit einem 3:1-Verhältnis ergab. In beiden Jahren stammten die im Freiland und im Gewächshaus geprüften Nachkommenschaften von Normalpflanzen aus den gleichen spaltenden Familien der jeweiligen Vorjahre. Damit

kann der mögliche Einwand, daß die heterozygoten Pflanzen aus verschiedenen spaltenden Familien unterschiedlich vererbt und demzufolge die Anbauverhältnisse nicht die eigentliche Ursache für die Verschiebung der Spaltungsverhältnisse waren, als nicht zutreffend ausgeschaltet werden.

Mit großer Sicherheit muß vielmehr angenommen werden, daß die phänotypischen Normalpflanzen und die homozygot rezessiv herauspaltenden Mutantpflanzen unterschiedlich empfindlich sind. Die Mutantpflanzen scheinen mit höherer Wahrscheinlichkeit als die Normalpflanzen unter dem Einfluß widriger Lebensverhältnisse auszufallen. Beim Anbau in Kästen (gesiebter Boden, optimale Wasserversorgung, günstige Temperaturverhältnisse) ist dieser Ausfall von rezessiven Mutantpflanzen geringer als im Freiland. Durch die Analyse der Aufspaltungsverhältnisse innerhalb der spaltenden Nachkommenschaften und die dabei festgestellten Verschiebungen wird also unsere Hypothese, daß ein monofaktorieller rezessiver Erbgang für den Mutantencharakter vorliegt, nicht erschüttert. Auf diesen monofaktoriellen Erbgang begründen wir unsere Annahme, daß die Mutante 14949/56 auf einen spontanen Mutations-schritt zurückgeht. Weder im Normaltypus noch innerhalb des Mutantentypus traten, offenbar da die Auslese des Stammes in einer  $F_{12}$ -Generation erfolgte, irgendwelche Spaltungen für sekundäre Merkmale auf.

Daß bei diesen Aufspaltungsverschiebungen nur Empfindlichkeitsunterschiede wirksam wurden, wird auch durch die Ergebnisse eines Winterfestigkeitsversuches im Winter 1960/61 (Aussaat: 26. 10. 60) erhärtet. Dabei wurde das Saatgut von 59 phänotypischen Normalpflanzen aus spaltenden Nachkommenschaften halbiert und je eine Partie im Herbst und im Frühjahr ausgesät. 35 sich als heterozygot erweisende Nachkommenschaften (insgesamt 1914 überlebende Pflanzen) ergaben nach Herbstsaat ein Aufspaltungsverhältnis von 4,50:1,00, während die gleichen Nachkommenschaften bei Frühljahrsausaat (insgesamt 3742 Pflanzen) ein Aufspaltungsverhältnis von 6,02:1,00 hervorbrachten. Aus diesem Ergebnis geht einmal hervor, daß die jeweiligen Anbauverhältnisse bei unserer Mutante das Aufspaltungsverhältnis tatsächlich stark verschieben können; zum anderen könnte man geneigt sein, aus ihm eine bessere Winterfestigkeit der Mutantpflanzen herauszulesen. Dies wäre jedoch ein Trugschluß, denn beim Vergleich der Überlebensraten der homozygoten

Tabelle 4. *Aufspaltungsverhältnisse in den Nachkommenschaften heterozygoter Pflanzen in den Jahren 1957 bis 1961 (Freiland- und Kastenversuche).*

Jahr	Anbaumethodik	Pflanzenzahl	Normalentwickelte Pflanzen	Entwicklungsgehemmte Pflanzen	P für Übereinstimmung mit einem 3:1-Verh.	Rezessivendefizit (%) <sup>a</sup>
1957	Freilandanbau	436	336 (327) <sup>1</sup>	100 (109)	0,31	8,3
1958	Freilandanbau	3779	2924 (2834)	855 (945)	0,0007	9,5
1959	Freilandanbau	3887	3006 (2915)	881 (972)	0,0008	9,4
1960	Freilandanbau	11027	8349 (8270)	2678 (2757)	0,08	2,9
1961	Freilandanbau	6742	5657 (5056)	1085 (1686)	$< 10^{-10}$	35,6
1957-61	Freilandanbau	25871	20272 (19403)	5599 (6468)	$< 10^{-10}$	13,4
1958	Kastenanbau	791	590 (593)	201 (198)	0,80	+1,5
1961	Kastenanbau	1518	1148 (1138)	370 (380)	0,56	2,6
1958+61	Kastenanbau	2309	1738 (1732)	571 (577)	0,77	1,0

<sup>1</sup> In Klammer ( ) stehen die Idealzahlen für ein 3:1-Verhältnis

<sup>a</sup> Bezogen auf die Rezessiv-Idealzahl

und der heterozygoten Nachkommenschaften nach Herbstsaat zeigt sich, daß diese praktisch gleich hoch sind ( $44,0 \pm 2,07\%$  zu  $43,4 \pm 2,89\%$ , Differenz nicht signifikant). Für die Verschiebung der Aufspaltungsverhältnisse sind demnach offensichtlich Unterschiede in den Anbaubedingungen (Bodenstruktur etc.), die bei Herbst- und Frühljahrsaussaat unabhängig von den winterlichen Belastungen vorhanden waren, verantwortlich zu machen. In der Empfindlichkeit den spezifischen winterlichen Belastungen gegenüber besteht demgegenüber allem Anschein nach kein Unterschied zwischen den homo- und heterozygoten Normalpflanzen einerseits und den Mutantpflanzen andererseits.

#### D. Diskussion der Ergebnisse

Die Mutante 7795/60 ist durch eine Kombination von Merkmalen ausgezeichnet, von denen jedes einzelne für die Gerste ungewöhnlich ist. Abgesehen von einer noch zu besprechenden verzweigten kalifornischen Gerstenmutante und Mutanten des Instituts für Kulturpflanzenforschung Gatersleben (siehe weiter unten) existieren bei der Gerste keine verzweigten und vielknotigen Varietäten (die normale Knotenzahl beträgt 5–7). Wir konnten auch innerhalb der Tribus die *Triticeae*, die neben der Gattung *Hordeum* u. a. auch die Gattungen *Triticum*, *Aegilops*, *Agropyron*, *Secale* und *Elymus* umfaßt, keine in diesen Merkmalen vergleichbaren Formen ermitteln. Innerhalb der Unterfamilie der *Festucoideae* der Familie der *Gramineae*, zu der die *Triticeae* gehören (PILGER 1955), sind jedoch Spezies mit verzweigten Halmen vorhanden, z. B. *Calamagrostis lanceolata* (PETERSEN 1949). Die im System der *Gramineae* (SCHELLENBERG 1922, PILGER 1955, STEBBINS 1956) entfernter stehenden Unterfamilien der *Panicoideae* und der *Andropogonoideae* enthalten demgegenüber relativ viele verzweigte und/oder vielknotige Spezies (Unterfamilie *Panicoideae*: *Panicum commutatum*, *P. turgidum*, *Isachne rigens*, *Reimaria brasiliensis*, *Echinolaena inflexa* u. a.; Unterfamilie *Andropogonoideae*: *Andropogon brevifolius*, *A. semiberbis*, *Saccharum officinarum*, *Sorghum vulgare*, *Chionachne barbata*, *Coix lacryma*, *Zea mays* u. a., vgl. PILGER 1940, 1955). Die im Rahmen der *Gramineae* primitive Unterfamilie der *Bambusoideae* (SCHELLENBERG 1922) ist ebenfalls durch vielknotige und verzweigte Spezies, deren Verzweigungstypus allerdings von anderer Art ist als der der Mutante 7795/60, ausgezeichnet.

Der Halmaufbau (Gliederung der Internodien und Vorkommen oder Fehlen von Verzweigungen) ist für den Systematiker ein untergeordnetes Merkmal, da er relativ stark modifizierbar ist und — wie wir gesehen haben — keine charakteristische Eigenschaft für eine bestimmte systematische Kategorie der *Gramineae* darstellt. Die Tatsache, daß verzweigte und vielknotige Formen besonders häufig in bestimmten Unterfamilien vorkommen [besonders in der nach SCHELLENBERG (1922) höchstentwickelten Gramineen-Gruppe der *Maydeae*, Unterfamilie: *Andropogonoideae* und verwandter Formen], läßt aber doch erkennen, daß diese Merkmale im Verlaufe der Phylogenie der Gramineen von Wichtigkeit waren, ganz abgesehen davon, daß für den Landwirt und Pflanzenzüchter der vegetative Aufbau einer Pflanze zu einem entscheidenden Merkmal wird.

Es kann somit der Mutante 7795/60 das Prädikat „Makromutation“ kaum abgesprochen werden. Die starke pleiotrope Wirkung des mutierten Allels (Vielknotigkeit, Verzweigung, kümmerliche Ähren und späte Reife) geht dabei vermutlich auf die primär entscheidende neue Genwirkung der Erhaltung von mehr oder weniger differenzierten Vegetationskegeln an der Basis bereits stark entwickelter Ähren zurück. Dadurch kommen sekundär zwangsläufig die Verzweigungen zustande. Die auf diese Weise stark gegliederten Pflanzen können schließlich die Vielzahl der angelegten Ähren nicht mehr ausreichend versorgen, wodurch unterentwickelte Ähren die Folge sind.

Es ist jedoch nicht so, daß dieser neue Typus in unseren Experimenten bei Gerste zum ersten Male mutativ entstanden sei. Bereits 1921 ist eine in gewisser Weise ähnliche mehrzeilige Sommergerstenmutante von I. M. MACK in einem Mischbestande von Weizen und Gerste bei Fallbrouk in Californien, USA, aufgefunden worden (KWEN 1922). Diese verzweigte Gerstenform bildet nach der Original-Beschreibung zehn bis dreißig Knoten aus. Das oberste Internodium ist nicht wie bei normaler Gerste verlängert. Infolge eines steifen Strohes besitzt diese Form eine gute Standfestigkeit. In diesem Merkmal weicht sie von unserer Mutante positiv ab. An jedem Knoten können Verzweigungen auftreten. Diese Reaktionsweise deckt sich mit der der Mutante 7795/60. Besonders betont wird von KWEN die außerordentlich starke Neigung zur Wurzelbildung an den oberen Internodien. Es könnte deshalb leicht eine vegetative Vermehrung der Mutante vorgenommen werden. Zu diesem Zwecke sollen die Pflanzen angehäufelt werden. Abgeschnittene Seitenzweige ließen sich in Töpfe übertragen und wurzelten dort leicht an. Eine direkte landwirtschaftliche Nutzbarmachung wurde nicht für möglich gehalten; KWEN weist aber mit Recht darauf hin, daß diese Form, man muß wohl annehmen, daß es sich bei ihr um eine Spontanmutation handelt, von nicht geringem genetischen Interesse ist. Es wurden von ihm auch entsprechende Kreuzungsexperimente angekündigt, über deren Ergebnisse uns aber nichts bekannt wurde. Saatgut dieser Mutante kam über die Botschaft der Tschechoslowakischen Republik bereits kurz nach ihrer Auffindung nach Prag. An der dortigen Landwirtschaftlichen Hochschule ist diese Mutante bis jetzt erhalten worden. Herr Ing. J. PETR, Institut für Pflanzenbau der Landwirtschaftlichen Hochschule Prag, machte mich freundlicherweise darauf aufmerksam. Ihm verdanke ich auch Saatgut und Herbarmaterial von dieser Mutante.<sup>1</sup> Das mir überlassene Pflanzenmaterial weist nur schwache Verzweigungen in den oberen Halmregionen auf. Auch die Zahl der Halmknoten ist wesentlich geringer als bei der Mutante 7795/60, dafür ist die Ährenentwicklung deutlich besser. Diese Differenzen können eventuell auf Verschiedenheiten in den Anbaubedingungen zurückgehen. Es müssen deshalb erst die Ergebnisse eines Vergleichsanbaues abgewartet werden, ehe über den morphologischen Aufbau und die Reaktionsweise beider Mutanten exakte Aussagen gemacht werden können. Es besteht unserer-

<sup>1</sup> Auch an dieser Stelle danke ich Herrn Ing. PETR verbindlichst für die Überlassung des genannten Materials.

seits die Absicht, Kreuzungen mit unserer Mutante durchzuführen, um die eventuelle Identität der verantwortlichen genetischen Faktoren festzustellen.

Über interessante und in gleicher Richtung liegende Mutanten der Saatgerste wurde in jüngster Zeit auch von SCHOLZ und LEHMANN (1961) berichtet. Diese im Rahmen der Mutationsarbeiten des Instituts für Kulturpflanzenforschung der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin in Gatersleben aufgetretenen Mutanten scheinen jedoch, trotz Übereinstimmung in einzelnen Merkmalen, in anderen wesentlich von unserer Mutante 7795/60 abzuweichen. Zwei Wintergerstenmutanten (Mut. 1009, Mut. 477) weisen eine Erhöhung der Knoten- und Blattzahl auf acht bis zwölf bzw. zwölf bis fünfzehn auf. Von Verzweigungen ist bei ihrer Beschreibung nicht die Rede. Die Sommergerstenmutante Mut. 2727 b entwickelt zehn bis zwölf Knoten und ist ebenfalls nicht verzweigt. Soweit Angaben gemacht werden, vererben diese Mutanten (wie die Mutante 7795/60) monogen rezessiv. Unserer Mutante am nächsten kommt die ebenfalls von SCHOLZ und LEHMANN (1961) beschriebene Mut. 4556b, die in einer  $X_2$ -1954 der Sorte „Freya“ (gleiche Ausgangssorte wie bei Mutante 7795/60) gefunden wurde. Diese Mutante bringt bis zu 25 Knoten und Blätter hervor und bestockt sich wie die Mutante 7795/60 sehr stark. Eine wesentliche Abweichung zu unserer Mutante besteht aber darin, daß sie bisher keine Ähren hervorbrachte und deshalb ausschließlich über die Heterozygotenerhalten werden mußte, auch berichten die genannten Autoren nicht über Verzweigungen. Da diese Mutante bereits seit mehreren Jahren in Gatersleben beobachtet wurde, ist nicht anzunehmen, daß verschiedene Umweltbedingungen für diese von unserer Mutante 7795/60 abweichende Verhaltensweise bzw. Merkmalsausprägung verantwortlich zu machen sind. Die Durchführung entsprechender Kreuzungen wäre wohl wünschenswert. Da diese jedoch mit den Mutanten selbst schwierig oder im Falle der Mutante 4556b ganz unmöglich sind, müßte auch hier mit den Heterozygoten gearbeitet werden.

Die „knotenlose“ Mutante MS 1196 aus der Sorte „Haisa“ kann ebenfalls ohne Einschränkung als Makromutante angesehen werden. Innerhalb der Familie der *Gramineae* kommt u. W. nur das Pfeifengras, *Molinia coerulea*, in seinem Halmaufbau dem der Mutante nahe, ohne ihn jedoch ganz zu erreichen, denn das Pfeifengras bildet neben einem sehr langen oberen Internodium noch ein kurzes zweites Internodium als Speicherinternodium aus (PILGER 1955). Der Halmaufbau der Mutante MS 1196 ist aber bei den *Cyperaceae* und *Juncaceae* ein typisches Merkmal. Der der Mutante MS 1196 zugrunde liegende Mutationsschritt wäre demnach systematisch bedeutungsvoller als der der Mutante 7795/60, durch den lediglich eine Merkmalsänderung hervorgebracht wird, die innerhalb der Familie der *Gramineae*, z. B. der Unterfamilie der *Panicoidae*, relativ häufig vorkommt.

Eine phänotypisch ähnliche Mutante ist in den Versuchen des Instituts für Kulturpflanzenforschung Gatersleben aufgetreten. Sie wurde als Mut. 4843 beschrieben (SCHOLZ und LEHMANN 1961) und stammt aus der Sorte „Saalegerste“ ( $X_2$ -1956). Der Beschreibung nach stimmt sie phänotypisch mit unserer

Mutante MS 1196 weitgehend überein. Wie diese vererbt sie monogen rezessiv.

Es kann wohl erwartet werden, daß der „knotenlose“ (MS 1196) und der vielknotig verzweigte Mutationstyp (Mut. 7795/60) durch verschiedene Faktoren bedingt werden, so daß eine Kombination beider Faktoren möglich werden müßte. Wie diese Kombinationsform, falls sie überhaupt lebensfähig ist, phänotypisch beschaffen sein wird, kann kaum vorhergesagt werden, sicher dürfte nur sein, daß sie kein „hopeful monster“ im Sinne GOLDSCHMIDTS darstellen wird. Durch Kreuzung zwischen den für beide Mutationsschritte heterozygoten Formen kann dieses Problem experimentell angegangen werden.

Die entwicklungsgestörte Sommerweizenmutante 14949/56 verwirklicht einen Entwicklungstypus, der für Getreideformen ganz ungewöhnlich ist. Wahrscheinlich wird man diesen Entwicklungsrhythmus nicht schlechthin pathologisch nennen dürfen. Unter mitteleuropäischen Klimaverhältnissen könnte sich diese Mutante zwar nicht behaupten, damit ist aber nicht gesagt, daß nicht gerade dieser Entwicklungstypus unter ganz anderen Klimaverhältnissen, etwa denen der Tropen, einen positiven Selektionswert hätte. Der Wegfall der photoperiodischen Empfindlichkeit z. B. läßt etwas Derartiges durchaus denkbar erscheinen. Wir wollen versuchen, die Mutante 14949/56 unter solchen oder vergleichbaren Phytotron-Bedingungen zum Anbau bringen zu lassen.

Viele Kulturpflanzen (oder ihre Ausgangsformen) mußten, um unter veränderten Bedingungen bestehen oder neue Räume besiedeln zu können, erbliche Veränderungen ihres Entwicklungsverhaltens erfahren. Die nordeuropäischen Winterweizenformen z. B. besitzen einen wesentlich stärkeren Langtagpflanzen-Charakter als die urtümlichen und aus südlicheren Breiten stammenden Varietäten von *Triticum aestivum* ssp. *vulgare*. Diese Verstärkung des Langtagpflanzen-Charakters war die Voraussetzung für eine auch unter den rauheren nördlichen Bedingungen ausreichende Winterfestigkeit (SCHMALZ 1957).

Die Mutante 14949/56 macht solche und noch weitergehende genetische Änderungen des Entwicklungsverhaltens verständlich und stellt einen Modellfall für diesbezügliche große Mutationsschritte dar. Zunächst wurden von uns Versuche eingeleitet, den Mutanten-Entwicklungsrhythmus mit dem Jarowisationsbedürfnis des Winterweizens zu kombinieren. Möglicherweise erhält das mutierte Allel in dieser Verbindung und in einem anderen Gen-Milieu eine andere Wirkung. Vermutet werden muß wohl, daß der Wuchsstoff- bzw. der Blühormon-Haushalt der Mutante 14949/56 mutativ verändert ist. Versuche zur Verifizierung dieser Hypothese sind vorgesehen.

Eine mutative Änderung des Entwicklungsrhythmus hat jüngst auch STUBBE (1959c) beschrieben. Er erhielt aus der Sommer-Wildform *Hordeum ischnatherum* einen Winter-Wildtyp. In eigenen Versuchen traten nach Röntgenbestrahlung der Winterweizensorte „Hadmerslebener IV“ (Trumpf) Sommerform-Mutanten auf (SCHMALZ 1953, 1958). In beiden Fällen handelt es sich jedoch nicht um Makromutationen, da die veränderten Merkmalsausprägungen zum normalen Merkmalsbestand der jeweiligen Spezies gehören.

Damit kommen wir zur Frage der Abgrenzung von Groß- oder Makromutationen gegenüber Mutationen, denen dieses Prädikat nicht zugesprochen werden kann, die folglich konsequenterweise als Mikro-Mutationen zu bezeichnen sind. Selbstverständlich wird es innerhalb jeder Gruppe große Unterschiede geben und die Grenzen zwischen diesen Mutanten-Kategorien können nicht scharf sein. Zweckmäßigerweise wird man, wie wir es vorstehend getan haben, alle die Mutationen zu den Groß- oder Makromutationen zählen, die den Artrahmen oder den einer noch höheren systematischen Kategorie in mindestens einem Merkmal sprengen. In Übereinstimmung mit BURGEFF (1941 a) nehmen wir deshalb an, daß es art-, gattungs-, familien- oder stammtypische Makromutationen gibt. Daß so abgegrenzte Makromutationen für den betroffenen Organismus unter Umständen ganz verschiedenwertig sind, ergibt sich schon aus den für die systematische Klassifizierung der Organismen herangezogenen Merkmalen. Diese sind für die Erhaltung einer Art von unterschiedlicher Wichtigkeit. So wird man z. B., vom physiologischen Standpunkt aus gesehen, einem so stark veränderten Halmaufbau, wie er bei der Mutante 7795/60 auftritt, eine größere Bedeutung beimessen müssen als einer Veränderung der Blütenform oder der Spelzen-Nervatur, auch wenn dem Systematiker diese Merkmale für eine Klassifizierung der Organismen bedeutsam erscheinen. Bei manchen Tiergruppen sind nahestehende Gattungen oder Unterfamilien lediglich durch kleine Unterschiede, etwa bei Insekten durch den Verlauf einer Flügelader, unterschieden oder die Trennung besteht in rein adaptiven Merkmalen (Baum- oder Erd-Eichhörnchen). Was an Merkmalsunterschieden für die Klassifizierung verschiedener Organismen-Gruppen herangezogen wird, sind nur z. T. wirklich entscheidende Organisationsunterschiede, teils aber auch nur diagnostische Merkmale, die für die Erkennung bequem, für eine wirkliche systematische Einteilung aber verhältnismäßig bedeutungslos sind (REMANE 1939). Aber auch die weniger entscheidenden Großmutationen geben dem Evolutionsforscher wertvolle Hinweise über die Wege der Phylogenie der Organismen.

Bei allen Großmutationen besteht das Problem der Erhaltung mutierter Individuen, da solche weitgehenden Merkmalsänderungen leicht, wie schon ausgeführt, sich nicht mehr harmonisch in den unveränderten Genbestand einfügen und deshalb monströse Züge tragen. Die Gefahr ihrer sofortigen Wiederausmerzung ist deshalb außerordentlich groß. An dieser Stelle setzt auch die Kritik der Forscher ein, die eine evolutionistische Bedeutung großer Mutationsschritte leugnen.

Welche Mechanismen sind nun denkbar, daß sich derartige monströse Auswüchse verlieren oder sich die Mutante trotzdem erhält? STUBBE und v. WETTSTEIN (1941) haben die meisten der hierfür in Frage kommenden Möglichkeiten bereits diskutiert.

Zunächst kann ein erster großer, einen neuen Typus begründender, aber vitalitätsschwächender Mutationsschritt durch Folgemutationen günstig ergänzt werden, so daß er den Charakter eines „Sondergens“, wie STUBBE und v. WETTSTEIN (1941) es formulieren, verliert. Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß eine

schon selten vorkommende Großmutation durch das rechtzeitige Auftreten günstiger Folgemutationen „gerettet“ wird, ist allerdings sehr gering. Beim Versuch der Abschätzung der Wahrscheinlichkeit für ein solches Ereignis darf jedoch nicht übersehen werden, daß sich eine rezessive Großmutation eine Zeit lang heterozygot erhalten kann und damit bis zum Auftreten einer günstigen Folgemutation der natürlichen Selektion entzogen ist. Auf diese Aufstaufähigkeit rezessiver Mutationen machen STUBBE und v. WETTSTEIN (1941) schon aufmerksam. Schließlich ist es nach diesen Autoren auch denkbar, daß durch einen weiteren Mutationsschritt in der gleichen Allelenreihe eine Makromutante monströser Eigenheiten entkleidet wird. Auch eine teilweise Rückmutation kann negative Nebenwirkungen mildern.

Nicht übersehen werden darf weiterhin, daß auch bei großen Abweichungen vom Normaltypus, selbst dann, wenn diese mit einer gewissen Verschlechterung des Selektionswertes unter Normalbedingungen verbunden sind, immer die grundsätzliche Möglichkeit besteht, daß eine Großmutante einen Nischenvorteil (Annidation, LUDWIG 1959) mitbringt und eine solche Nische auch findet, deren Ausnutzung der Normalform nicht möglich ist. In einem solchen Falle kann sich eine Großmutante in einer Nische multiplizieren, wodurch die Wahrscheinlichkeit des Auftretens einer positiven Folgemutation, die ihr dann das Ausbrechen aus der Nische ermöglicht, stark vergrößert wird.

Am bedeutungsvollsten und sichersten für die Erhaltung von Großmutationen ist jedoch zweifellos deren Einbau in ein anderes Gen-Milieu. Dafür, daß in einem solchen Falle Disharmonien gemildert oder beseitigt werden können, gibt es bereits experimentelle Hinweise. So konnte STUBBE (1952, 1959c) durch Selektion innerhalb seiner *Antirrhinum*-Großmutanten, die in ihrer Merkmalsänderung [Vermehrung (Mut. *neohemiradialis*) oder Verminderung (Mut. *transcendens*) der Antherenzahl] nicht konstant sind, keine Stabilisierung erzielen. Eine solche wurde jedoch erreicht, wenn nach Kreuzung der Mutanten mit *Antirrhinum*-Wildformen auf eine volle Ausprägung der Mutantenmerkmale selektiert wurde. Noch eindrucksvoller ist jedoch die Normalisierung der blütenpathologischen Störungen der Mutante „*eramosa*“ aus *Antirrhinum majus* Sippe 50 unter Beibehaltung des positiven Merkmals „Eintrieblichkeit“ nach Einkreuzung in andere *Antirrhinum*-Sorten durch den Züchter VOGEL am Institut für Pflanzenzüchtung Quedlinburg der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin. Durch diese Kreuzungen gelang es, den pleiotropen Komplex aufzulösen. Der mutierte Faktor erhielt in dem veränderten Gen-Milieu gewissermaßen eine „mildere“ Wirkung (STUBBE 1959a).

Abschließend noch ein Wort zur Bedeutung der Makromutationen für die Pflanzenzüchtung. Die Mutante „*eramosa*“ von *Antirrhinum majus* zeigt zwar, daß eine züchterische Verwendung auch relativ großer Mutationsschritte erfolgreich sein kann. Allgemein kann das jedoch nicht gelten. Der Mutationszüchter wird, da ihm für seine Arbeiten nicht annähernd so lange Zeiträume wie der Natur bei der Entwicklung der Organismenwelt zur Verfügung stehen (die Erhöhung der Mutationsrate durch mu-

tagene Agenzien kann diesen Nachteil nur teilweise kompensieren), zweckmäßigerweise den Mutationen mit einer mäßigen oder besser noch geringfügigen Merkmalsänderung besonderes Augenmerk schenken. Diese treten häufiger auf, fügen sich noch relativ gut in den unverändert gebliebenen Genbestand ein und werden auch nach Kreuzung mit einem anderen Genotyp verhältnismäßig gut harmonisieren.

### E. Zusammenfassung

Es werden zwei röntgeninduzierte Sommergersten-Mutanten sowie eine spontan aufgetretene Sommerweizen-Mutante mit Merkmalen beschrieben, die nicht mehr im Variationsbereich der Gerste bzw. des Weizens liegen. Auf Grund dieser weitreichenden Merkmalsänderungen werden sie als Makromutationen angesehen.

Die Sommergersten-Mutante 7795/60 weicht u. a. in folgenden Eigenschaften von der Ausgangssorte „Freya“ ab: Knoten- und Blattzahl bis über 40, starke monopodiale Verzweigungen bis in die obere Pflanzenregion hinein, mangelhafte Ährenentwicklung, Verminderung der Pollenfertilität, starke Entwicklungsverzögerung. Verzweigte und vielblättrige Gräserarten kommen in den Unterfamilien der *Panicoideae* und der *Andropogonoideae* der Familie der *Gramineae* besonders häufig vor. Die Mutante vererbt gegenüber der Ausgangssorte monogen rezessiv.

Die Sommergersten-Mutante MS 1196 ist „knotenlos“, d. h. bei ihr sind die Halmknoten dicht über dem Wurzelhals zusammengedrängt, so wie es für die *Juncaceae* und die *Cyperaceae* typisch ist. Der Halm wird nur von dem stark verlängerten obersten Internodium gebildet. Auch für diese Mutante konnte ein monogen rezessiver Erbgang nachgewiesen werden.

Die entwicklungsgestörte Sommerweizen-Mutante 14949/56 stellt einen für den Weizen völlig neuartigen Entwicklungstypus dar. Sie entwickelt sich generativ sehr langsam und reift nicht normal ab. Unter Freilandbedingungen ist sie steril, ohne daß die Ursachen dafür sicher erkennbar wären. Im Gewächshaus gelang es, einen mäßigen bis mittleren Kornbesatz zu erhalten. Die Mutantepflanzen sind verlängert, haben breitere Blätter, bestocken sich stärker und bringen verlängerte Ähren mit im oberen Ährenanteil vielblütigen Ährchen hervor. Sie reagieren weder auf eine Herbstsaat oder eine künstliche Jarowisation noch auf eine photoperiodische Behandlung mit einer Modifikation ihres abnormen Entwicklungsverhaltens. Gibberellin induziert starke Ährendeformationen. Die Mutante 14949/56 vererbt ebenfalls monogen rezessiv.

Die eventuelle Bedeutung von Makromutationen für die Evolution der Organismen wird eingehend diskutiert. Ihr heuristischer Wert kann sicher gar nicht hoch genug veranschlagt werden, eine pflanzenzüchterische Bedeutung wird ihnen jedoch nur in Ausnahmefällen zukommen können. Ob das bei den beschriebenen Makromutationen der Fall sein kann, muß noch offen bleiben.

Frau!ein MARGRET-ROSE VOLKMER danke ich für ihre Mitarbeit bei der Anfertigung der photographischen Abbildungen.

### Literatur

1. BURGEFF, H.: Konstruktive Mutationen bei *Marchantia*. Vererbungsversuche zur Frage der Evolution der Lebermoose. Die Naturwissenschaften 29, 289—299 (1941a). — 2. BURGEFF, H.: Progressive Mutationen bei der Lebermoos-Gattung *Marchantia*. Biol. Zentralblatt 61, 337—360 (1941b). — 2a. COOK, A. A.: Inheritance of mutant-1 phenotype in the pepper. Journal of Heredity 52, 154—158 (1961). — 2b. EDWARDS, I. R., and M. K. CORBETT: A macromutation in yellow lupine (*Lupinus luteus* L.). Journal of Heredity 50, 167—170 (1959). — 3. GOLDSCHMIDT, R.: Some aspects of evolution. Science 78, 539—547 (1933). — 4. GOLDSCHMIDT, R.: The material basis of evolution. New Haven, Yale University Press, 1940, 436 Pp. — 5. GOLDSCHMIDT, R. B.: Ecotype, Ecospecies, and Macroevolution. Experientia 4, 465—472 (1948). — 6. HEBERER, G.: Theorie der additiven Typogenese. In: HEBERER (Herausg.), Die Evolution der Organismen, 2. Aufl., S. 857—914, Stuttgart 1959. — 7. HOFFMANN, W.: Ergebnisse der Mutationszüchtung. In: Vorträge über Pflanzenzüchtung. Land- und Forstwirtschaftlicher Forschungsrat e. V. Bonn, S. 36—53, 1951. — 8. KWEN, S. H.: A new variety of barley with striking characteristics. University of California. Ref.: Zemědělský Archiv, Praha, 13, 386—387 (1922). — 9. LUDWIG, W.: Die Selektionstheorie. In: HEBERER (Herausg.), Die Evolution der Organismen, 2. Aufl., S. 662—712, Stuttgart 1959. — 10. NILSSON-LEISSNER, G.: Über eine aberrante Form von Wintererbsen (*Pisum sativum*). Hereditas 5, 87—92 (1924). — 11. PETERSEN, A.: Die Gräser als Kulturpflanzen und Unkräuter auf Wiese, Weide und Acker. Berlin 1949, 225 S. — 12. PHILIPTSCHENKO, J.: Variabilität und Variation. Berlin 1927, 101 S. — 13. PILGER, R.: *Gramineae* III (Unterfamilie *Panicoideae*). In: ENGLER-PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien 14e, 2. Aufl., Leipzig 1940. — 14. PILGER, R.: Das System der *Gramineae* unter Ausschuß der *Bambusoideae*. Bot. Jahrb. 76, 281—384 (1955). — 15. RAUH, W.: Morphologie der Nutzpflanzen. Heidelberg 1950, 290 S. — 16. REMANE, A.: Der Geltungsbereich der Mutationstheorie. Zool. Anz., Suppl. 12, 206—220 (1939). — 17. RENSCH, B.: Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. 2. Aufl., Stuttgart 1954, XI und 436 S. — 18. SCHELENBERG, G.: Die systematische Gliederung der Gramineen. Botanisches Archiv 1, 257—260 (1922). — 19. SCHINDEWOLF, O. H.: Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Berlin 1936, 108 S. — 20. SCHINDEWOLF, O. H.: Grundfragen der Paläontologie. Stuttgart 1950, 505 S. und 32 Tafeln. — 21. SCHINDEWOLF, O. H.: Evolution vom Standpunkt eines Paläontologen. Ecologiae Geologicae Helveticae 45, 374—386 (1953). — 22. SCHMALZ, H.: Entwicklungsphysiologische Untersuchungen am Saatweizen *Triticum aestivum* L., insbesondere über die Bedeutung der photoperiodischen Veranlagung für die Ausbildung der Sortencharaktere. Z. f. Pflanzenzüchtung 32, 27—78 (1953). — 23. SCHMALZ, H.: Untersuchungen über den Einfluß von photoperiodischer Induktion und Vernalisation auf die Winterfestigkeit von Winterweizen. Z. f. Pflanzenzüchtung 38, 147—180 (1957). — 24. SCHMALZ, H.: Untersuchungen zur Vererbung des Sommer-Winter-Typus und der Winterfestigkeit, sowie morphologischer und ertragsphysiologischer Merkmale des Weizens. Habil. Schrift, Landw. Fak. Halle 1958, 158 S. — 25. SCHMALZ, H.: Der Einfluß von Gibberellin auf eine „knotenlose“ Sommergersten-Mutante. Der Züchter 30, 81—83 (1960). — 26. SCHMALZ, H.: Der Einfluß von Gibberellinsäure auf Wachstum, Entwicklung, Morphologie und Fertilität bei Winter- und Sommerweizen und Sommergerste. Ber. ü. d. Gibb.-Symp., 1./3. 12. 1960 in Gießen S. 180 bis 191. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1962. — 27. SCHOLZ, F., und CH. O. LEHMANN: Die Gaterslebener Mutanten der Saatgerste in Beziehung zur Formenmannigfaltigkeit der Art *Hordeum vulgare* L. s. l. III. Die Kulturpflanze 9, 230—272 (1961). — 28. SCHWANITZ, F., und H. SCHWANITZ: Eine Großmutation bei *Linaria maroccana* L.: mut. *gratioloides*. Beiträge Biol. d. Pflanzen 31, 473—497 (1955). — 29. SCHWANITZ, F.: Genetik und Evolutionsforschung bei Pflanzen. In: HEBERER (Herausg.), Die Evolution der Organismen, 2. Aufl., S. 425 bis 551. Stuttgart 1959. — 30. SIMPSON, G. G.: Zeitmaße und Ablaufformen der Evolution (Tempo and Mode in Evolution). Göttingen 1951, 331 S. — 30a. SINGLETON, W. R.: Inheritance of corn grass, a macromutation in maize, and its possible significance as an ancestral type.



American Naturalist 85, 81—96 (1951). — 30b. STEBBINS, G. L.: Cytogenetics and evolution of the grass family. Amer. Journ. Botany 43, 890—905 (1956). — 31. STUBBE, H., und F. v. WETTSTEIN: Über die Bedeutung von Klein- und Großmutationen in der Evolution. Biol. Zbl. 61, 265—297 (1941). — 32. STUBBE, H.: Über einige theoretische und praktische Fragen der Mutationsforschung. Abh. d. Sächs. Akad. d. Wiss. zu Leipzig, Math.-Naturw. Klasse 47, H. 1, XI und 23 S., Berlin 1952. — 33. STUBBE, H.: Einige Ergebnisse der Mutationsforschung an Kulturpflanzen. Sitz. Ber. d. Dt. Akad. d. Wiss. zu Berlin, Klasse f. Med., Jahrg. 1959, Nr. 1, Berlin 1959a. — 34. STUBBE, H.: Mutanten der Kulturtomate *Lycopersicon esculentum* Miller III. Die Kulturpflanze 7, 82—112 (1959b). — 35. STUBBE, H.: Considerations on the gene-

tical and evolutionary aspects of some mutants of *Hordeum*, *Glycine*, *Lycopersicon* and *Antirrhinum*. Cold Spring Harbor Symposia on quantitative Biology 24, 31—40 (1959c). — 36. STUTZ, H. C.: A new macromutation in rye. Proc. Utah Acad. Sci. 34, 59—60 (1957). Ref.: Plant Breeding Abstracts 29, 2562 (1959). — 37. VAVILOV, N. I.: The law of homologous series in variation. Journal of Genetics 12, 47—89 (1922). — 38. VETTEL, F.: Forschungsstelle für Getreidezüchtung der DAL zu Berlin in Kloster Hadmersleben (Persönliche Mitteilung). — 39. ZIMMERMANN, W.: Die Auseinandersetzung mit den Ideen Darwins. Der „Darwinismus“ als ideengeschichtliches Phänomen. In: HEBERER, G., und F. SCHWANITZ (Herausg.), Hundert Jahre Evolutionsforschung, S. 290—354. Stuttgart 1960.

Aus dem Institut für Kulturpflanzenforschung Gatersleben der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin und dem Institut für Pflanzenzüchtung der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg in Hohenthurm/Halle

## Bastardierungsversuche in der Gattung *Vicia*

### I. Über das zytogenetische Verhalten der Bastarde von *V. sativa* L. ssp. *amphicarpa* x ssp. *obovata*\*

Von DIETER METTIN

Mit 21 Abbildungen

#### A. Einleitung

Auch für Artbastardierungen innerhalb der Gattung *Vicia* trifft die häufig festgestellte Tatsache zu, daß bei den Papilionaceen Kreuzungen zwischen Vertretern verschiedener Arten oder Gattungen schwieriger gelingen als in anderen Familien. Obwohl bisher in der Gattung *Vicia* eine große Anzahl von Bastardierungsversuchen unternommen worden sind, wurden nur in wenigen Fällen lebensfähige Bastarde erhalten. Wir haben die Ergebnisse von allen uns bekannten Artkreuzungen in Tab. 1 zusammengestellt. Aus dieser Übersicht geht hervor, daß mit Ausnahme der von HIRAYOSHI u. MATSUMURA (1952) bzw. von YAMAMOTO (1955) beschriebenen Bastarde aus den Kreuzungen von *V. sativa* L. x *Karasunoendo* (mögliche japanische Wildart von *V. sativa* mit  $2n = 14$  Chromosomen) und *V. sativa* L. x *V. tetrasperma* Moench bisher ausschließlich Kreuzungen zwischen den Unterarten von *V. sativa* L.<sup>1</sup> gelangen. Während aus diesen Kombinationen Bastarde mit  $\pm$  hoher Fertilität hervorgingen, waren alle übrigen weiteren Untersuchungen nicht zugänglich, da sie entweder vorzeitig eingingen oder steril waren.

Spontan entstandene Artbastarde sind in der Gattung *Vicia* ebenfalls sehr selten. Lediglich ASCHERSON u. GRAEBNER (1906—1910) sowie PROGENT (1949) haben einige Formen als vermutliche Kreuzungsprodukte von *V. angustifolia* x *lutea*, *silvatica* x *cracca* und *villosa* x *cracca* beschrieben. Die Echtheit dieser

<sup>1</sup> Über die systematische Stellung der Formen *sativa* (bzw. *obovata*), *angustifolia*, *amphicarpa* und *macrocarpa* bestehen unterschiedliche Auffassungen. Sie werden teils als selbständige Arten und teils als Unterarten von *V. sativa* L. angesehen. Weiteres hierzu in den Arbeiten von ASCHERSON u. GRAEBNER (1906—1910), HEGI (1924), SVESHNIKOVA (1927) und MANSFELD (1959). Wir betrachten vorläufig die einzelnen Formen als Unterarten und verwenden für sie folgende Synonyme:

*Vicia sativa* L. ssp. *obovata* (Ser.) Gaudin  
ssp. *angustifolia* (L.) Gaudin em. Briquet  
ssp. *amphicarpa* (L.) Aschers. et Graeb.

\* Herrn Professor Dr. Dr. H. STUBBE in Dankbarkeit zum 60. Geburtstag gewidmet.

Bastarde muß jedoch als fraglich angesehen werden, da es bisher nicht gelungen ist, diese Formen auf experimentellem Wege herzustellen (SVESHNIKOVA 1927, SCHELHORN 1940).

Es erschien daher angebracht, die Möglichkeiten der experimentellen Erzeugung von Artbastarden in der Gattung *Vicia* erneut zu prüfen. Analog zu den Arbeiten von SVESHNIKOVA u. BELEKHOVA (1935), SVESHNIKOVA (1940), HIRAYOSHI u. MATSUMURA (1952) und YAMAMOTO (1954, 1955, 1959) stand dabei die Untersuchung zytologischer und genetischer Probleme im Vordergrund. In dieser vorliegenden ersten Arbeit wird speziell das zytogenetische Verhalten der Bastarde aus der Kreuzung *V. sativa* ssp. *amphicarpa* x ssp. *obovata* dargestellt.

#### B. Material und Methodik

Als Ausgangsmaterial für die allgemeinen Bastardierungsexperimente verwendeten wir neben einer Anzahl von *Vicia*-Arten (sie sind aus Tab. 2 ersichtlich) von *V. sativa* ssp. *obovata* folgende Sorten:

„Steinacher Hellsamige“  
(Arbeitsbezeichn. Vic. 1),  
„Engelens Weihensteph.“  
(Arbeitsbezeichn. Vic. 4),  
„Blanchefleur“  
(Arbeitsbezeichn. Vic. 7),  
„var. *platysperma*“  
(Arbeitsbezeichn. Leg. 2).

Die letztgenannte Form geht auf eine spontane Mutation hinsichtlich der Samenform zurück und gehört systematisch zu ssp. *obovata* (METTIN 1960). Mit Ausnahme der Sorte „Blanchefleur“ stammt das ge-

Abb. 1. Präpariermikroskop „Citoplast“ mit verstellbarem Stativ für Kreuzungszwecke

