

Eine tiefgreifende Bauplanänderung der Gerstenblüte bei der Mutante *tricompositiflora*

G. W. KRAUSSE

Institut für Pflanzenzüchtung der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg in Hohenthurm bei Halle (Saale)

A Fundamental Change in Construction of the Barley Flower in the Mutant *tricompositiflora*

Summary. Following X-ray treatment of caryopses of the winter barley 'Dominator' a mutant was selected which is characterized by an extreme morphological alteration in flower structure. The plants do not form any reproductive organs but replace them by secondary flower triplets between glume and lemma. This type of ramification can continue to make spikelets of the fifth order. Consequently the mutant was given the name "*tricompositiflora*" and the genetical symbol "*tric*" proposed. The type of ramification resembles a manifold composed umbel. The mutant is absolutely sterile and can only be propagated by heterozygous individuals. Further morphological alterations of the mutant compared with the original form are described.

The genetic behaviour of the mutant was checked on heterozygous progenies. In the F_2 -generation the mutant types occurred according to the 9:7 (normal:mutants) segregation ratio. The genetical analysis of the following generations (F_3 , F_4) fitted very well the assumption of a dihybrid segregation pattern with two homomeric genes $tric_1$ and $tric_2$.

The discussion is mainly concerned with different types of ramification in barley induced by mutation, the importance of such alterations in forming new characters and their evolutionary significance.

A. Einleitung

Die Gerste (*Hordeum vulgare* L.s.l.) ist eine Kulturpflanzenart, die mutationsgenetisch bereits relativ eingehend bearbeitet worden ist. In umfangreichen, meist auf Behandlung mit ionisierenden Strahlen zurückgehenden Mutationssortimenten konnten Mutanten mit nahezu allen im Weltsortiment vorkommenden Merkmalen zusammengefaßt und analysiert werden (FREISLEBEN und LEIN 1944, GUSTAFSSON 1947, STUBBE und BANDLOW 1947, NÖTZEL 1952, NYBOM 1954, SCHOLZ und LEHMANN 1958, 1959, 1961, 1962 und 1965, GAUL 1961, SCHMALZ 1962).

Besonders eingehende Beachtung fanden dabei neben Ertrags- und Resistenzmerkmalen Halm-, Blatt- und Ährenveränderungen, während Mutationen der Ährchen- bzw. Blütenmerkmale der Gerste weit weniger häufig beschrieben worden sind.

Mutativ bedingte Veränderungen innerhalb der Gerstenblüte treten einerseits relativ selten auf, andererseits werden solche Formen, wenn sie nicht ein spezielles Selektionsziel darstellen, leicht übersehen. Mutationen, bei denen pleiotrop äußerlich sichtbare Merkmale mit Veränderungen innerhalb der Blüte verbunden sind, wie z. B. die schwache Narbenbefiederung glattgranniger Gersten, sind deshalb leichter aufzufinden.

Veränderungen im Bau der generativen Organe innerhalb der Blüte (*Pistillloid*-Mutanten, Veränderungen der Lodiculae, weiblich sterile Formen) beschrieb u. a. KAMRA (1963 und 1966). Männlich sterile Mutanten (HOCKETT und ESLICK 1966) rücken wegen ihrer Bedeutung für die Heterosiszüchtung ebenfalls mehr in den Vordergrund.

Die Mutante *tricompositiflora*, die bei Mutationsversuchen mit Wintergerste von uns 1964 in Hohenthurm aufgefunden wurde, zeigt neben geringfügigen anderen morphologischen Änderungen eine besonders drastische Abänderung des Blütenbaues. Obwohl

das Merkmal *tricompositiflora** zu den Monstrositäten zu zählen ist und die Mutantenpflanzen völlig steril sind, scheint es uns doch gerechtfertigt, dieses näher zu beschreiben, zumal es sich hier um einen unseres Wissens im Bereich der Gramineen bisher noch nicht beobachteten Blütenbau handelt. Auch in der teratologischen Literatur (MOQUIN-TANDON 1842, PENZIG 1922) konnte keine Erwähnung einer derartigen Form gefunden werden.

Neben der morphologischen Untersuchung und Beschreibung schien es uns auch interessant, die Genetik der Mutante *tricompositiflora* zu untersuchen.

B. Material und Methoden

I. Induzierung und Selektion der Mutante

Die hier zu besprechende Mutante *tricompositiflora* geht auf einen Mutationsversuch mit der Sorte 'Dominator' (mehrzeilige Wintergerste) zurück, bei welchem jeweils 3330 lufttrockene Karyopsen mit 15, 18 bzw. 21 kr Röntgenstrahlen behandelt worden sind. Die X_1 -Generation wurde einzelpflanzenweise geerntet. In der X_2 -Generation wurden 20 Korn von jeder X_1 -Pflanzennachkommenschaft ausgelegt. Unter insgesamt 2100 Pflanzennachkommenschaften trat die Mutante in der Nachkommenschaft Nr. 11894 der 21kr-Variante auf. Bei dieser Dosis wurde andererseits eine Chlorophyllmutationsrate von 8,6% (Mutationen pro 100 X_1 -Pflanzennachkommenschaften) beobachtet.

Es muß erwähnt werden, daß der gleiche Mutationstyp außerdem noch zweimal induziert worden ist. Bei der Mutante 18952₆₂ fehlten jedoch infolge starker Auswinterung 1961/62 die Heterozygoten, ohne die die völlig sterile Mutante nicht erhalten werden kann, und die Mutante 114/1—5₆₆ trat in einem Mutationsrammsch auf, so daß über diese bei-

* Die Beschreibung dieses Merkmals erfolgt in Abschnitt C.I.

Tabelle 1. Das Auftreten von *tricomposiflora*-Mutanten in Mutationsversuchen mit Wintergerste.
Versuchsumfang und mutagene Behandlung

Mutanten-Nr.	Jahr der Behandlung	Ausgangssorte	Gesamtumfang des Versuches		Umfang der betreffenden Variante		
			Dosis (kr)	Kornzahl	Dosis (kr)	Zusatzbehandlung	Kornzahl
18952 ₆₂	1961	St. 3737 ₅₂ (Undine)	4	2400	4	30 Std. Vorquellen + Jarowisieren	200
11894 ₆₄	1962	Dominator	15—18—21	10000	21	—	3330
114/1—5 ₆₆	1964	Undine	0,4—0,8—1,2 und 1—2—3	18000	0,4	62 Std. Vorquellen	1200

den Mutanten hinsichtlich ihres genetischen Verhaltens keine Angaben gemacht werden können.

Die Tab. 1 enthält nähere Angaben über die mutagene Behandlung und den Umfang des Materials aller drei Mutanten.

II. Methodik der morphologischen Untersuchungen

Für die an Halm und Ähre vorgenommenen Messungen wurden 20 im September 1966 geerntete Pflanzen herangezogen. Die Untersuchung der Blütenmorphologie wurde im Sommer 1965 an völlig ausgebildeten, jedoch noch frischen grünen Ähren vorgenommen, zu einem Zeitpunkt, zu dem die Ausgangsform und die Heterozygoten bereits Körner gebildet hatten.

III. Methodik der genetischen Untersuchungen

Der Anbau aller Generationen (1961—1966) erfolgte im Freiland. Da es sich um Wintergerste handelt, wurde das Saatgut jeweils zu normaler Zeit im September ausgesät. Auswinterungsschäden traten nicht auf. Infolge völliger Sterilität der Mutante mußten die genetische Analyse über die Heterozygoten vorgenommen und die Spaltungszahlen zum Teil rückschließend über Nachkommenschaftsprüfungen ermittelt werden.

Die weiteren Ausführungen beziehen sich sämtlich auf die Mutante 11894₆₄.

C. Ergebnisse

I. Morphologische Untersuchungen

1. Allgemeiner Habitus

Die Mutanten-Pflanzen entwickeln sich von der Keimung bis zur Blüte, was die vegetativen Organe

betrifft, völlig normal. Weder bei den Keimpflanzen noch im Laufe der Entwicklung bis zum Ährenschieben ergeben sich irgendwelche äußerlich sichtbaren Unterschiede zur Ausgangsform. Nach der Ernte (die Pflanzen wurden einzelpflanzenweise aufgezogen) ergaben jedoch Zählungen und Messungen, daß die Halm- und die durchschnittliche Internodienlänge bei der Mutante signifikant geringer ist als bei der Ausgangsform.

Läßt man die Pflanzen so lange auf dem Halm stehen, bis die Ausgangsform totreif ist, dann bildet die Mutante 3—6 Nachschosser pro Pflanze. Das ist vielleicht dadurch zu erklären, daß infolge Sterilität der Mutanten-Pflanzen diese ihre überschüssigen Stoffwechselprodukte in das vegetative Wachstum lenken. Die Nachschosserbildung hält noch längere Zeit nach der eigentlichen Reife (Gelb- und Trockenwerden der Ähren und des Halmes) an. Diese „Reife“ ist gegenüber der Ausgangsform stark verzögert. Bestockung und Knotenzahl sind unverändert (Tab. 2).

2. Ähren- und Ährchenmerkmale

Bis auf die noch zu besprechenden Veränderungen innerhalb der Einzelblüten ist die Ähre im Vergleich zur Ausgangssorte 'Dominator' nicht verändert. Ährenlänge, Spindelstufenzahl und -länge sowie die Behaarung der Spindel der Mutante sind mit der Ausgangsform identisch (Tab. 3).

Abb. 1 zeigt diesen Befund im Bild (die Grannen sind rechts im Bild bei beiden Ähren der Übersichtlichkeit halber entfernt worden).

Die Triplets sind völlig normal ausgebildet, die Ähren gleichen bis auf die Begrannung äußerlich denen der Ausgangsform. Die Basalborste ist in

Tabelle 2. Morphologie der Mutante im Vergleich zur Ausgangsform.

1. Bestockung und Halmmerkmale

Ausgangssorte bzw. Mutante	Anzahl ährentragender Hälme	Nachschosser z. T. mit Ähre	Halmlänge (cm)	Knotenzahl	durchschnitl. Internodienlänge (cm)
Dominator	7,2	1,2	106,4	4,8	22,2
Mut. <i>tricomposiflora</i>	7,5	5,4***	95,4***	4,8	19,9**

Erläuterung der Signifikanzzeichen (Tab. 2 und 3)

* Die Differenz zur Ausgangsform ist signifikant bei $P = 5\%$

** Die Differenz zur Ausgangsform ist signifikant bei $P = 1\%$

*** Die Differenz zur Ausgangsform ist signifikant bei $P = 0,1\%$

Tabelle 3. Morphologie der Mutante im Vergleich zur Ausgangsform.

2. Ähren- und Ährchenmerkmale

Ausgangssorte bzw. Mutante	Ährenlänge (mm)	Spindel- stufenzahl	Spindelstufenlänge (mm)	Grannenlänge (mm)	
				Deckspelze	Vorspelze
Dominator	7,9	22,3	3,5	148,8	0
Mut. <i>tricompositiflora</i>	7,5	21,2	3,5	144,1*	100,4

ihrem Typ (lang, mit langer Behaarung) ebenfalls nicht verändert. Die Mutante weist nicht nur die an jeder Deckspelze normalerweise vorhandene Granne in etwa gleicher Länge wie die Ausgangsform auf, sondern eine weitere, meist bis zur Basis gespaltene Granne an der Vorspelze. Die Grannenbildung der Vorspelze ist etwa um $1/3$ kürzer als die der Deckspelze. Außerdem sind kurze, feine Grannenansätze (1–2 cm) der in den Ährchen enthaltenen weiteren Blütenbildung sichtbar. Häufig findet man auch anstelle einer Vorspelze mit gespaltener Granne zwei bis zum Grunde getrennte eingrannige Vorspelzen (Abb. 2). Die Bezahlung der Grannen ist nicht verändert.

3. Die Einzelblüte

Die wesentlichste morphologische Veränderung zeigt die Mutante innerhalb der Einzelblüte. Die Gerstenähre besteht bekanntlich aus einblütigen Ährchen (ein Triplet je Spindelstufe). Da hier Umbzw. Neubildungen innerhalb der Blüte dieser einblütigen Ährchen besprochen werden sollen, wird im weiteren dafür der Ausdruck „Blüte“ gebraucht. Anstelle der normalerweise ausgebildeten zwittrigen Blütenanlage (3 Antheren und 1 Pistill, eingeschlossen

sen zwischen Deck- und Vorspelze, Abb. 3) findet man bei der Mutante an dieser Stelle ein meist vollständiges Triplet, bestehend aus 3 Ährchen mit Deck- und Vorspelze sowie Hüllspelzen und Basalborste ausgebildet. Diese Ährchen zweiter Ordnung enthalten aber keine generativen Organe. Vielmehr finden wir innerhalb eines jeden Ährchens dieses sekundären Triplets erneut ein Triplet. In diesem Sinne geht die Differenzierung innerhalb der Blüte weiter. Bei gut ausgebildeten Ährchen der Mittelreihe kann man sogar die Ausbildung von Ährchen 5. Ordnung beobachten, die dann jedoch lediglich andeutungsweise als feine nur noch mikroskopisch sichtbare Häutchen (Spelzen) vorhanden sind.

Diese blütenmorphologischen Verhältnisse sind in Abbildung 4 im Schema dargestellt. Die Abb. 5a–f zeigen ein Triplet und Ährchen 1. bis 5. Ordnung der Mutante *tricompositiflora*.

Offensichtlich ist bei dieser Mutante ein Bauplan verwirklicht worden, der innerhalb der Gerstenblüte eine mehrfach zusammengesetzte Dolde entstehen läßt. Es muß hinzugefügt werden, daß grundsätzlich jede Blüte von diesem Mutationsschritt betroffen ist. Es liegt also eine vollständige Penetranz vor. Unterschiede bestehen lediglich im Grad der Diffe-



Abb. 1

Abb. 1. Ähren der Ausgangsform und der Mutante *tricompositiflora*. V. l. n. r.: Ausgangsform und Mutante mit Grannen, Ausgangsform und Mutante (Grannen der Übersichtlichkeit halber entfernt)



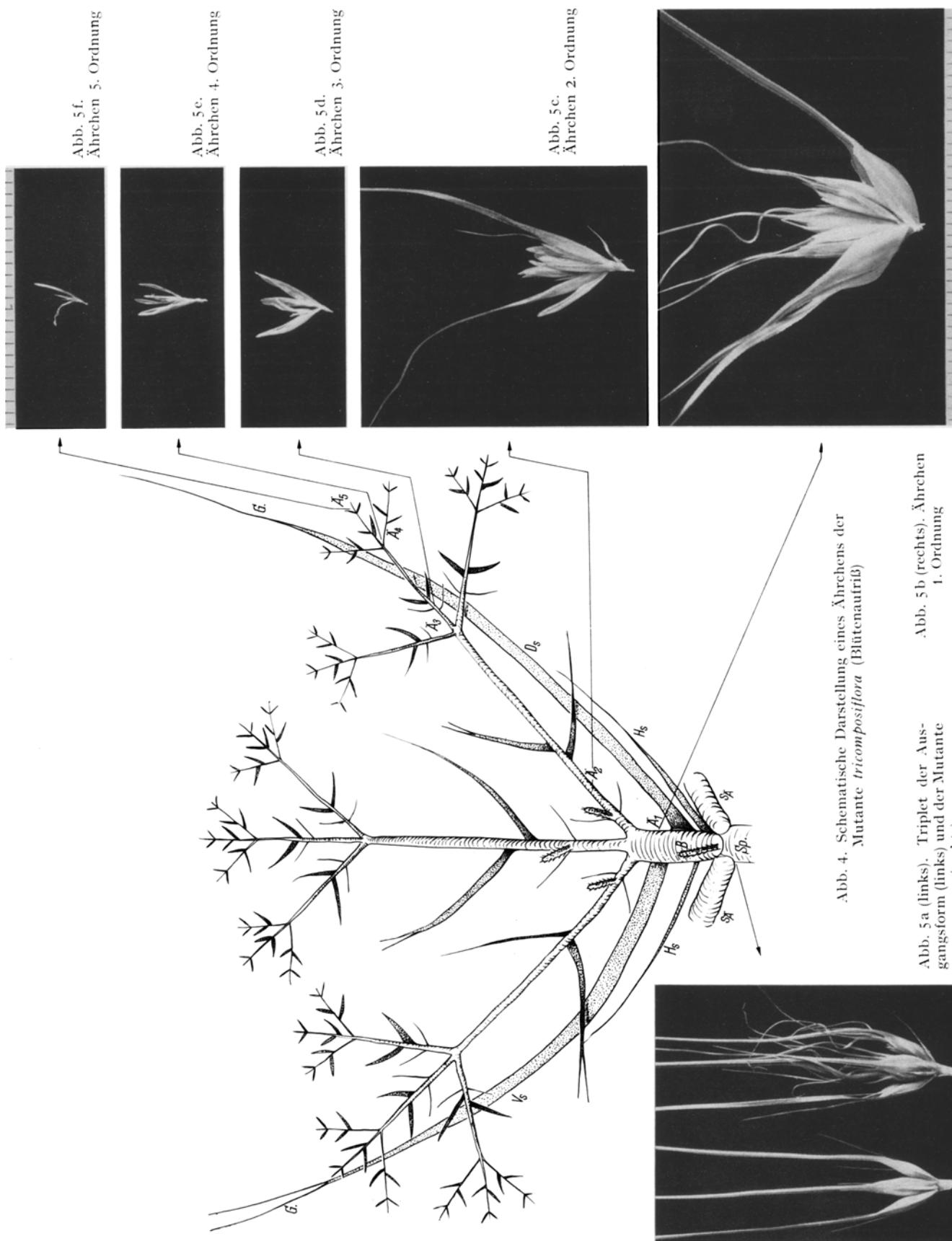
Abb. 2. Ährchen der Ausgangsform und der Mutante *tricompositiflora*. V. l. n. r.: Ährchen der Ausgangsform, Ährchen



Abb. 3

der Mutante mit einer Vorspelze (Granne gespalten). Ährchen der Mutante mit zwei begrannten Vorspelzen. In den Abb. 2, 3 und 5 entspricht ein Teilstrich des Maßstabes einem Millimeter

Abb. 3. Normales einblütiges Gerstenährenchen mit Blütenanlage



Erläuterungen zu Abb. 4:

Um die Verzweigungen zu verdeutlichen, wurden die einzelnen Teile der Blüte stark gestreckt gezeichnet. Am Objekt erfolgt die Verzweigung nahezu in einem Punkt. Die Ährchen höherer Ordnung sind jedoch erkennbar, da sie jeweils von Deck- und Vorspelze entsprechender Ordnung und z. T. von Hüllspelzen umgeben sind.

Es bedeuten: Sp = Ährenspindel; $S\ddot{A}$ = Andeutung der beiden Seitenähren; A_1 – A_5 = Ährchen 1. bis 5. Ordnung; H_s = Hüllspelzen; V_s = Vorspelze; D_s = Deckspelze; B = Basalborsten; G = Grannen. Spelzen, Grannen und Basalborsten höherer Ordnung sind aus dem Schema zu ersehen und nicht besonders gekennzeichnet.

Tabelle 4. Die Spaltungsverhältnisse in den Generationen X_1 – X_4

Generation	Jahr	Anzahl der Nachkommenschaften	Spaltungszahlen ³		Spaltungsverhältnis		χ^2 -Test: Übereinstimmung mit Idealzahlen (P %)
			normal	mutiert	empirisch	theoretisch	
X_1	1963	—	1	—	keine Spaltung	—	—
X_2	1964	1	9	8	9:8,00	9:7	83
X_3	1965	4	168	60	3:1,07	3:1	61
		5	256	184	9:6,47	9:7	40
X_4	1966	11 ¹	672	208	3:0,93	3:1	36
		29 ²	1168	409	3:1,05	3:1	41
		46	1475	1244	9:7,59	9:7	3,9

¹ 3:1-Spalter aus 3:1-Spaltern.² 3:1-Spalter aus 9:7-Spaltern.³ Vor der Zusammenfassung der Spaltungszahlen der in Spalte 3 aufgeführten Nachkommenschaften erfolgte ein Homogenitätstest, der Einheitlichkeit des Materials ergab.

renzierung (Expressivität). Meist geht diese bei den Ährchen der Mittelreihe weiter als bei den Seitenährchen. Es sind auch nicht immer, wie in Abb. 4 schematisiert worden ist, sämtliche Blütenteile der sekundären Ährchen in jedem Falle realisiert. Günstige Wachstumsbedingungen der Pflanze haben eine stärkere, ungünstige einen schwächeren Grad der Differenzierung zur Folge.

Doch immer sind die innerhalb der Blüte gebildeten Organe in Form einer solchen mehrfach zusammengesetzten Dolde angeordnet.

Eine Bildung von generativen Organen (Antheren und Pistill) unterbleibt bis auf geringe Ausnahmen. Lodiculae fehlen ebenfalls. In besonders gut entwickelten Blüten findet sich gelegentlich (sehr selten) einmal eine Anthere. Die Bildung von Pistillen wurde in keinem Falle beobachtet. Infolgedessen ist die Mutante völlig steril und kann nur über die Heterozygoten erhalten werden, die phänotypisch von der Ausgangsform nicht zu unterscheiden sind. Somit liegt vollständige Dominanz des Normalallels vor.

4. Benennung der Mutante und Einordnung in das System der Gerste

Die in jedem Falle regelmäßige Dreizähligkeit im Aufbau der mehrfach zusammengesetzten „Blüte“ bewog uns, der Mutante die Bezeichnung „*tricompositiflora*“ und davon abgeleitet das genetische Symbol „*tric*“ zuzuordnen.

Systematisch gesehen ist die Mutante ebenso wie die Ausgangssorte ‘Dominator’ zu *Hordeum vulgare* L.s.l. convar. *hexastichon* (L.) Alef. s.l. var. *hybernum* Vib. zu stellen, obwohl das beschriebene neue Merkmal, isoliert betrachtet, in verwandtschaftlich von der Gerste weit entfernt stehende systematische Kategorien einzuordnen wäre. Auf die Ursachen des Mutantenmerkmals und mögliche daraus abzuleitende entwicklungsphysiologische und phylogenetische Hinweise wird in der Diskussion der Ergebnisse noch näher eingegangen.

II. Genetische Untersuchungen

Die Mutante *tricompositiflora* ist, wie bereits angeführt, völlig steril. Die Analyse des genetischen

Verhaltens mußte sich deshalb auf Untersuchungen an Heterozygoten und deren Nachkommenschaften beschränken. Kreuzungen waren ebenfalls nicht möglich.

In einer Einzelpflanzen-Nachkommenschaft von 17 Pflanzen spalteten 1963 in der X_2 -Generation 8 Mutanten mit dem beschriebenen Merkmal heraus. Die restlichen 9 Pflanzen, die phänotypisch einheitlich waren, wurden geerntet und dienten als Ausgangsmaterial für die genetischen Untersuchungen.

Die in der X_2 -Generation 1964 aufgetretenen Spaltungszahlen von 9:8 deuteten auf ein Spaltungsverhältnis von 9:7 (P% > 70) hin und legten die Ablehnung einer beim Auftreten von induzierten Mutanten sehr häufigen 3:1-Spaltung nahe.

Zur Untersuchung des genetischen Verhaltens der Mutante *tricompositiflora* wurde das in den X_3 - und X_4 -Generationen in relativ breitem Umfang weitergeführte Material herangezogen. Von 9 vollständig angebauten X_3 -Familien spalteten fünf etwa 9:7 und vier 3:1. Nähere Angaben sind in Tab. 4 enthalten. Insgesamt wurden 86 Nachkommenschaften in der X_4 -Generation angebaut, um im Rückschluß Einblick in die Genetik der phänotypisch von der Ausgangsform nicht zu unterscheidenden Heterozygoten zu gewinnen.

1. Die Analyse der Spaltungszahlen

a) Die 3:1-Spalter. Innerhalb der Nachkommenschaften der Heterozygoten aus 9:7-Spaltungen traten neben 9:7-Spaltungen 1965 und 1966 die Spaltungen 168:60 (3:1,07) bzw. 1168:409 (3:1,05) auf. Dagegen kamen in den Nachkommenschaften von 3:1-Spaltern allein 3:1-Spaltungen vor (672:208, 3:0,93).

Von 15 3:1-Spaltern zeigten 11 wiederum eine 3:1-Spaltung, 4 blieben konstant und glichen völlig der Ausgangsform. Die phänotypisch normalen Pflanzen aus 3:1-Spaltungen ergaben damit im Rückschluß ein Verhältnis von zwei 3:1-spaltenden Nachkommenschaften zu einer konstanten Nachkommenschaft (Tab. 5).

b) Die 9:7-Spalter. Die X_2 -Generation spaltete 9:7, und in der X_3 -Generation spalteten ebenfalls 5 von 9 Nachkommenschaften 9:7 (256:184, 9:6,47). Nach Zusammenfassung aller 9:7-Spalter der Ernte

Tabelle 5. Das Gesamtspaltungsverhältnis, ermittelt durch Nachkommenschaftsanalysen phänotypisch normaler X_3 - bzw. X_4 -Pflanzen aus 3:1-Spaltungen (1.) und 9:7-Spaltungen (2. u. 3.)

Generation	Anzahl der Nachkommenschaften	Spaltungszahlen			Spaltungsverhältnis (theoretisch)			χ^2 -Test: Übereinstimmung mit Idealzahlen (P %)	
		homozygot normal	3:1-Spalter	9:7-Spalter	Mutanten	homozygot normal	3:1-Spalter	9:7-Spalter	
1. X_3	15	4	11	—	—	1	2	—	—
2. X_2	9	0	4	5	8	4	4	4	60
3. X_3	84	9	29	46	48 ¹	1	4	4	74

¹ Dieser Wert wurde folgendermaßen errechnet: Auf 424 phänotypisch normale Pflanzen entfielen in der X_3 Generation 244 Mutanten. Damit entfallen 48 Mutanten „Nachkommenschaften“ auf 84 geprüfte Nachkommenschaften phänotypisch normaler Pflanzen.

1966 ergab sich ein Spaltungsverhältnis von 1475 Normalen:1244 Mutanten (9:7,59, Tab. 4). Dieses umfangreiche Material erwies sich im χ^2 -Test als homogen. Doch könnte es sein, daß der relativ etwas zu hohe Mutanten-Anteil durch einige falsch angeordnete 3:1-Spalter hervorgerufen wurde, da die Einzelspaltungen ziemlich stark streuten und damit die Trennung von 9:7- und 3:1-Spaltern erschwert wurde.

c) Die Gesamtspaltung. Aufschluß über die genetische Konstitution aller Heterozygoten ergeben die im Rückschluß über Spaltungszahlen der Nachkommenschaften durchgeführten Analysen der X_3 -Generation 1965 und der X_4 -Generation 1966 (Tab. 5).

Die X_3 -Generation zeigte hiernach ein Verhältnis von 0 Konstanten: fünf 9:7-Spaltern:vier 3:1-Spaltern:sieben Mutanten. Dies stimmt gut mit einem theoretischen Spaltungsverhältnis von 1:4:4:7 überein.

In der X_4 -Generation ergab sich eine Spaltung von 9:29:46:48 und damit eine annähernde Übereinstimmung mit dem obengenannten theoretischen Spaltungsverhältnis.

2. Interpretation der Spaltungszahlen

Einem Spaltungsverhältnis von 1:4:4:7 kann in der oben beschriebenen phänotypischen Ausprägung höchstwahrscheinlich nur ein digener Erbgang zugrunde liegen, bei welchem zwei gleichsinnig und selbständige wirkende Gene unabhängig voneinander verteilt werden. Entsprechend der Benennung der Mutante sollen diese beiden homomeren Gene mit $tric_1$ und $tric_2$ bezeichnet werden. Die phänotypische Ausprägung des Mutantentyps wird durch folgende Genotypen erreicht:

$$\begin{array}{lll} tric_1 & tric_1 & Tric_2 \\ Tric_1 & \cdot & tric_2 \\ tric_1 & tric_1 & tric_2 \end{array}$$

Aus allen drei genotypischen Konstitutionen resultiert der gleiche Mutantenphänotyp, der im Verhältnis 9:7 herausspaltet.

Ob der doppelt homozygote Mutantentyp eventuell gar nicht lebensfähig ist und bereits kurz nach der Befruchtung abstirbt oder als Karyopse nicht keimfähig ist, konnte nicht eindeutig entschieden werden. Fertilitätsuntersuchungen an 3:1- und 9:7-Spaltern brachten keine derartigen Hinweise. Andererseits stimmen die gefundenen Spaltungszahlen besser mit einem theoretischen Verhältnis von 9:7 als mit 9:6(1) überein.

$$Tric_1 \quad Tric_1 \quad Tric_2 \quad Tric_2$$

ist die im Verhältnis 1:15 herausspaltende homozygote Ausgangsform.

Die doppelt heterozygoten Typen

$$Tric_1 \quad tric_1 \quad Tric_2 \quad tric_2$$

treten viermal unter 16 Pflanzen auf und spalten selbst 9:7.

Die 3:1-Spalter schließlich haben die Konstitution

$$\begin{array}{llll} Tric_1 & tric_1 & Tric_2 & Tric_2 \\ Tric_1 & Tric_1 & Tric_2 & tric_2 \end{array}$$

Diese beiden Typen, die sich voneinander nicht unterscheiden, treten ebenfalls insgesamt viermal unter 16 Pflanzen auf (Abb. 6).

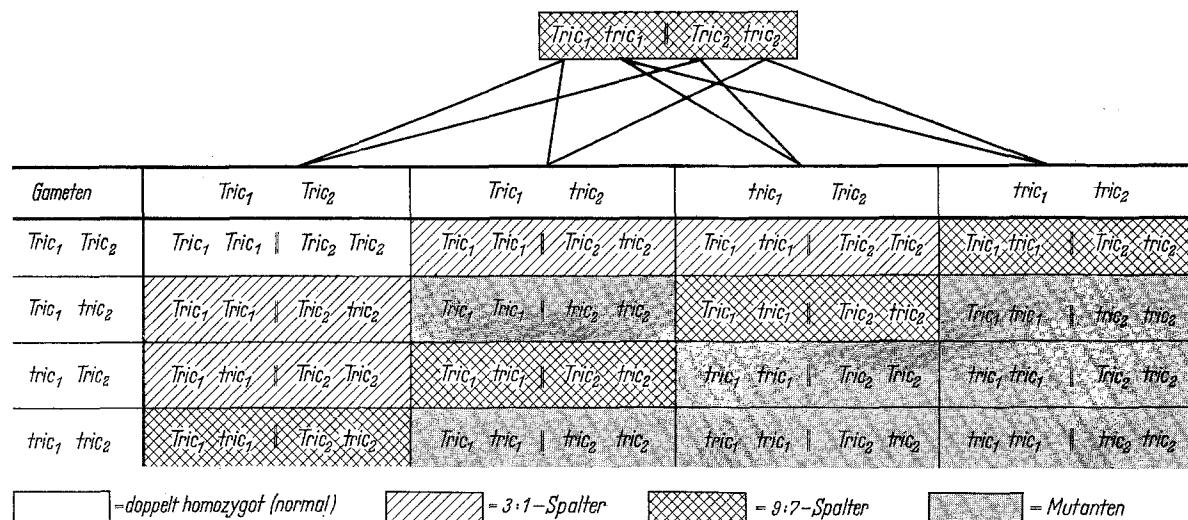


Abb. 6. Spaltungstafel der Mutante *tricompositiflora*. Die doppelt heterozygote, phänotypisch normale Form *Tric₁ tric₁ Tric₂ tric₂* spaltet in der Nachkommenschaft 1 (doppelt homozygot):4 (3:1-Spalter):4 (9:7-Spalter):7 (Mutanten)

Tabelle 6. In der Literatur beschriebene Verzweigungen bei Gerstenmutanten

Mutanten-Nr. bzw. Name	Organ mit Verzweigungen	Art der Verzweigung	Autor	Jahr
Mut. 7795/60	Bestockungsknoten	starke Bestockung	SCHMALZ	1962
Mut. 4556b			SCHOLZ u. LEHMANN	1961
Mut. 50054/64			KRAUSSE	unveröffentlicht
Mut. 7795/60 Spontane Mutante (MACK)	Halm	mehrfache Verzweigung schwache Verzweigung	SCHMALZ KWEN	1962 1922
Mut. 7795/60 Mut. 3167		mehrfache Verzweigung lange Seitenzweige	SCHMALZ STUBBE u. BANDLOW	1962 1947
Mut. 2633	Ähre	desgl.	SCHOLZ u. LEHMANN	1958
Mut. 4227	Triplet	steriles Triplet vor dem Mittelährchen	SCHOLZ u. LEHMANN	1961
Mut. 825		zusätzliche Mittel- und Seitenährchen	SCHOLZ u. LEHMANN	1959
Mut. 39		Triplets anstelle steriler Seitenährchen	FREISLEBEN u. LEIN	1944
Mut. 1326	Ährchen	Ährchen zweiblütig	SCHOLZ u. LEHMANN	1965
unbenannt			NYBOM	1954
Mut. 11478/64			KRAUSSE	unveröffentlicht
two-flower-mutation	Blüte	zwei selbständige Blütchen in einer primären Blüte	GUSTAFSSON and ÅBERG	1940
multi-ovary		z. T. mehr als vier Pistille	KAMRA and NILAN	1959
Mut. <i>tricompositiflora</i>		(hier beschrieben)		

D. Diskussion der Ergebnisse

I. Zur Morphologie

Über Verzweigungen an der Gerstenpflanze liegen vielerlei Beobachtungen vor, in die sich auch unsere Untersuchungen einordnen lassen. Als Verzweigungen sollen in diesem Zusammenhang alle aus einem Punkt hervorgehenden Mehrfachbildungen von Organen an der Gerstenpflanze bezeichnet werden. Diese Verzweigungen konnten oft durch einfache Mutationsschritte verändert werden.

Eine Art der Verzweigung wäre die für Gramineen, so auch für die Gattung *Hordeum* typische Verzweigung im Bereich des ersten Halmknotens (Bestockung). Mutative Veränderungen treten sowohl in Richtung auf eine starke Bestockung (s. Tabelle 6) als auch in der Art des „uniculmis“-Merkmals (STUBBE und BANDLOW 1947) auf. Weit weniger häufig finden sich Halmverzweigungen (SCHMALZ 1962). Im Bereich der Ähre dagegen gibt es eine Vielzahl von Mutanten, die Verzweigungen der Ährenachse aufweisen. So wurde z. B. eine Mu-

tante mit langen zweizeiligen Seitenzweigen beschrieben, deren Ährchen normal ausgebildet und fertil waren (SCHOLZ und LEHMANN 1958). Die gleichen Autoren beschrieben Mutanten, bei denen Verzweigungen im Bereich der Triplets aufgetreten waren. Es wurden zusätzliche sterile Triplets gebildet oder Triplets durch zusätzliche Mittel- oder Seitenährchen vergrößert.

Von besonderem Interesse, vor allem für evolutionstheoretische Fragen, ist die Verzweigung der normalerweise einblütigen Ährchen der Gerste, die zu Zwei- bzw. Mehrblütigkeit führen kann. Es sei auf die vor kurzem von SCHOLZ und LEHMANN (1965) veröffentlichte ausführliche Darstellung dieses Problems verwiesen.

Bei allen bisher genannten Verzweigungen in den Bereichen Bestockungsknoten, Halm, Ähre, Triplet und Ährchen sind die Blüten gewöhnlich völlig normal ausgebildet.

Das Merkmal *tricomposiflora* unserer Mutante 11 894₆₄ zeigt jedoch, daß die Gerste in der Lage ist, auch im Bereich der Blüte eine Verzweigung zu realisieren. Allerdings geht diese Verzweigung nun wieder so weit, daß die Bildung der generativen Organe und damit die Karyopsenentwicklung völlig unterbleibt. Die in dieser Form aufgetretene Mutation ist in ihrer Konsequenz so weitgehend, daß sie innerhalb der Gramineenblüte die Bildung einer Mehrfachdolde (s. Abb. 4) bewirkt. Dieses in der Familie *Gramineae* (*Poaceae*) bisher nicht beobachtete Merkmal, das nicht nur den Art-, Gattungs- und Familien-Variationsbereich sprengt, sondern erst als Merkmal viel weiter entfernter systematischer Kategorien (*Umfelliferae*) auftritt, kann deshalb in seiner Ausprägung als sog. Groß- oder Makromutation bezeichnet werden. Es ist nicht verwunderlich, daß bei einem so weitgehenden Mutationsschritt, der jedoch im einfachen Falle (s. Abschnitt C.II) monogen bedingt ist, keine Fertilität vorliegt. Man könnte sich jedoch vorstellen, daß bei Unterbrechung des vegetativen Entwicklungsablaufes der Blüte der Mutante an einer bestimmten Stelle, z. B. nach Vollendung der Bildung von Ährchen 2. oder 3. Ordnung, infolge eines oder mehrerer weiterer Mutationsschritte die Fertilität zu einem gewissen Grade wieder herzustellen wäre. Hiermit soll angedeutet sein, daß ein einzelner Mutationsschritt mit letaler Wirkung möglicherweise durch weitere derartige Schritte zu lebensfähigen Individuen mit größeren Selektionschancen führen kann. In diesem Falle wäre die in der Natur stark verbreitete Vielkörnigkeit bei allerdings geringerer Korngröße als Selektionsvorteil anzusprechen.

Verzweigungen im Blütenbereich liegen auch bei der von GUSTAFSSON und ÅBERG 1940 beschriebenen „two-flower-mutation“ vor, bei der der Mutationsschritt nur bis zur Bildung zweier steriler Blütchen innerhalb von Deck- und Vorspelzen äußerlich normal angelegter Gerstenblüten führte. Weitere Veränderungen mit Verzweigungscharakter innerhalb der Blüte wurden von KAMRA und NILAN (1959) und KAMRA (1966) beschrieben. In Tabelle 6 wurden einige Beispiele von mutativ bedingten Verzweigungen in verschiedenen morphologischen Bereichen der Gerstenpflanze zusammengestellt.

Über die Art der Entstehung der Verzweigung innerhalb der Blüte bei der Mutante *tricomposiflora*

sowie über den Angriffspunkt des Mutationsschrittes können nur Vermutungen geäußert werden. Man könnte einmal an eine Verdrängung der Blütenanlage durch die Bildung der mehrfachen Dolde denken. Jedoch deutet das sporadische Vorhandensein einzelner Antheren, verbunden mit dem völligen Fehlen weiblicher Blütenanlagen, darauf hin, daß es sich hier evtl. um eine Umbildung des Pistills handeln kann, während nur die Antheren einer Verdrängung und Rückbildung zum Opfer fielen.

Eine Parallele hat das Merkmal *tricomposiflora* mit seiner starken vegetativen Entwicklung im Blütenbereich in der bei *Poa bulbosa* var. *vivipara* vorkommenden, an Viviparie erinnernden vegetativen Vermehrung über Brutzwiebeln, die innerhalb der Deckspelzen der *Poa*-Blüte erfolgt (MÜHLBERG 1965). Allerdings wäre auch für dieses Organisationsmerkmal die Differenzierung der Mutante zu weit getrieben. Doch scheint die Ausbildung eines solchen Merkmals ebenfalls bei Hinzukommen weiterer Mutationsschritte auch bei der Gerste denkbar.

Das Merkmal „gespaltene Granne“, das bei der Mutante *tricomposiflora* an der zusätzlich vorhandenen Granne der Vorspelze beobachtet wurde, beschrieb DICLUS 1936 bei der Mutante „*triaristatum*“, bei der jedes Ährchen 3 Grannen trug. SCHOLZ und LEHMANN (1965) fanden dieses Merkmal, allerdings an der Granne der Deckspelzen, bei den sekundären Blütchen der zweiblütigen Mutante 1326.

Interessant ist, daß die gespaltenen Vorspelzengrannen auch an den Ährchen zweiter und höherer Ordnung zu finden sind und z. T. in eine völlig gespaltene, zweiteilige Vorspelze übergehen können.

II. Zu den Ergebnissen der genetischen Analyse

Die Klärung des Vererbungsmodus für das Merkmal *tricomposiflora* bedarf noch einiger Erläuterungen. Die 9:7-Spaltung der doppelt heterozygoten und die 3:1-Spaltung der einfach heterozygoten Typen läßt unseres Erachtens kaum eine andere Interpretation als die im Abschnitt C.II. gegebene zu.

Damit mußten in einer Zygote zwei Mutationen mit der gleichen phänotypischen Wirkung in zwei verschiedenen Chromosomen erfolgt sein. Der Annahme dieser Hypothese, mit deren Hilfe sich die vorliegenden Spaltungszahlen gut interpretieren lassen, kann allerdings entgegengehalten werden, daß zwei Mutationen in der genannten Form nur mit sehr geringer Wahrscheinlichkeit in einer Zygote auftreten können. Jedoch haben weitere Überlegungen zur Klärung des genetischen Verhaltens der Mutante *tricomposiflora*, wie z. B. die Annahme der Mutation eines zwei Gene blockierenden Hemmfaktors, des Mitwirkens einer Chromosomenmutation oder selektiver Befruchtung, zu keiner anderen alle Fakten hinreichend deutenden Lösung geführt. Auch ließ sich die 9:7-Spaltung nicht durch eine Deutung durch das Spaltungsverhältnis 1:1 ersetzen, da hierdurch das stetige Neuauftreten von 3:1-Spaltern nicht erklärt werden kann. Damit muß bei der zuerst aufgestellten Hypothese verblieben werden.

Allerdings ist in letzter Zeit die Beobachtung gemacht worden, daß besonders bei starker mutagener Behandlung mehrere (hier jedoch unterschiedliche) Mutationen in einem Individuum relativ häufig

vorkommen. HÄNSEL (1965) erhielt nach ÄMS-Behandlung bei Gerste neben 88,9% M_1 -Pflanzen mit einer Chlorophyllmutation 10,5% mit zwei und 0,6% mit drei derartigen Mutationen. In diesen Zahlen sind allerdings Doppel- und Dreifachmutationen verschiedener und gleicher Keimbahnzellen zusammengefaßt. In unserem Falle handelt es sich um eine Doppelmutation innerhalb einer Keimbahnzelle auf verschiedenen Chromosomen. Deshalb ist es auch möglich, die beiden Mutationen, die sich phänotypisch allerdings gleich ausprägen, in Form von 3:1-Spaltern zu trennen.

ENNS (1961) fand bei Kreuzungen von sog. *multiovary*-Mutanten — ebenfalls Formen mit mutativen Veränderungen im Bereich der Blüte — 9:7-Spaltungen. Möglicherweise ergibt sich hier eine Parallele zur Genetik unserer Mutante.

Kopplungsuntersuchungen, die evtl. Aufschluß über die Lokalisierung der beiden für das Mutantenmerkmal angenommenen Faktoren *tric*₁ und *tric*₂ geben könnten, sind jedoch infolge der völligen Sterilität der Mutante mit Schwierigkeiten verbunden.

Interessant und noch völlig offen ist die Frage nach den entwicklungsphysiologischen Verhältnissen sowie nach der Gewebedifferenzierung im Blütenbereich dieser Mutante. Eine 17malige Gibberellin-Sprühbehandlung vom Zweiblattstadium bis zum Ährenschieben, die eine Streckung der „Dolde“, deren Einzelteile nahezu in einem Punkt ansetzen, bewirken sollte, zeigte keinen derartigen Effekt.

E. Zusammenfassung

Durch Röntgenbestrahlung von Karyopsen der Wintergerstensorte 'Dominator' wurde eine Mutation induziert, die eine weitgehende morphologische Änderung des Blütenbaues bedingte. Anstelle von Antheren und Pistill bildet die Mutante innerhalb von Deck- und Vorspelze ein sekundäres Triplet aus, in dessen drei Ährchen wiederum je ein Triplet enthalten ist. Infolge dieser Verzweigung innerhalb der Blüte, die bis zu Ährchen 5. Ordnung gehen kann, erhielt die Mutante den Namen „*tricomposiflora*“ und das genetische Symbol „*tric*“. Der Verzweigungstyp ist der einer mehrfach zusammengesetzten Dolde. Die Mutante ist steril und kann nur über die Heterozygoten erhalten werden. Weitere morphologische Abänderungen der Mutante gegenüber der Ausgangsform werden beschrieben.

An Nachkommenschaften der Heterozygoten konnte die Genetik der Mutante geklärt werden. In der X_2 -Generation trat annähernd eine Aufspaltung von 9:7 (normal:Mutanten) auf. Die Analyse der X_3 - und X_4 -Generation ergab, daß 4 der 9 phänotypisch Normalen wiederum 9:7 und 4 dagegen 3:1 spalteten, während 1 konstant blieb. An dem sich daraus ergebenden Gesamtspaltungsverhältnis von 1 (homozygot):4 (9:7-Spalter):4 (3:1-Spalter):7 (Mutanten) wurde für die Mutante *tricomposiflora* ein digener Erbgang mit zwei homomeren Genen (*tric*₁ und *tric*₂) abgeleitet.

In der Diskussion wurde besonders auf mutativ induzierte Verzweigungstypen der Gerste eingegangen

und auf die Möglichkeiten zur Bildung neuer Organisationsmerkmale auf mutativem Wege hingewiesen. Dabei wurden evolutionstheoretische Gesichtspunkte berücksichtigt.

Literatur

1. DICLUS, D. J.: Beiträge zum Studium der spontanen Variabilität „reiner“ Linien von *Hordeum*. I. Eine neue Varietät zweireihiger Kulturgerste *Hordeum distichum* var. *triaristatum mihi*. Bot. Z. 21, 189 (1936) (Zit. n. Der Züchter 9, 102, 1937). — 2. ENNS, H.: Inheritance and linkage studies in barley using chromosomal interchange and marker stocks. Ph. D. Thesis, Univ. Saskatchewan 1961, (Zit. n. R. A. NILAN: The cytology and genetics of barley. Monogr. Suppl. 3, Washington State Univ. Press 1964.). — 3. FREISLEBEN, R., und A. LEIN: Röntgeninduzierte Mutationen bei Gerste. Der Züchter 16, 49–64 (1944). — 4. GAUL, H.: Use of induced mutants in seed-propagated species. Mutation and Plant Breeding. NAS-NRC 891, 206–251, Washington, D. C., 1961. — 5. GUSTAFSSON, Å.: Mutations in agricultural plants. Hereditas 33, 1–100 (1947). — 6. GUSTAFSSON, Å., und E. ÅBERG: Two extreme X-ray mutations of morphological interest. Hereditas 26, 257–261 (1940). — 7. HÄNSEL, H.: Untersuchungen über die Häufigkeit induzierter Chlorophyllmutationen nach ÄMS-Behandlung, Neutronen- und Röntgenbestrahlung von Gerstensamen. Bodenkultur 16, 325–339 (1965). — 8. HOCKETT, E. A., und R. F. ESLICK: Male sterile genes in barley. Barley Newsletter 9, 13 (1966). — 9. KAMRA, O. P.: Induced mutations in barley causing transformation of lodicules. Genetics Today, Proc. XI. Intern. Congr. Genetics, Den Haag, 1, 178 (1963). — 10. KAMRA, O. P.: Genetic control of the development of floral organs in *Hordeum vulgare*. Mechanism of mutation and inducing factors. Proc. Sympos. Mutational Process, Prague 1965, Pp. 213–215. Prague: Publ. House Cz. Acad. Sci. 1966. — 11. KAMRA, O. P., und R. A. NILAN: Multi-ovary in barley. Floral anatomy and embryo-sac development. J. Heredity 50, 159–165 (1959). — 12. KWEN, S. H.: A new variety of barley with striking characteristics. Univ. of California. Ref.: Zemědělský Archiv, Praha 13, 386–387 (1922). — 13. MOQUINTANDON, A.: Pflanzen-Teratologie (a. d. Französischen übersetzt von J. C. Schauer). Berlin 1842. — 14. MÜHLBERG, H.: Wuchsformstudien in der Familie *Poaceae*. Die Wuchsformen der mitteldeutschen *Poa*-Arten. Feddes Repertorium 71, 188–217 (1965). — 15. NÖTZEL, H.: Genetische Untersuchungen an röntgeninduzierten Gerstenmutanten. Kühn-Archiv 66, 72–132 (1952). — 16. NYBOM, N.: Mutation types in barley. Acta Agr. Scand. 4, 430–456 (1954). — 17. PENZIG, O.: Pflanzen-Teratologie, Bd. 3, 2. Aufl., Berlin: Verl. v. Gebr. Borntraeger 1922. — 18. SCHMALZ, H.: Makromutationen bei Sommergerste und Sommerweizen. Der Züchter 32, 133–146 (1962). — 19. SCHOLZ, F., und CHR. O. LEHMANN: Die Gaterslebener Mutanten der Saatgerste in Beziehung zur Formenmannigfaltigkeit der Art *Hordeum vulgare* L. s. l. I. Kulturpflanze 6, 123–166 (1958). — 20. SCHOLZ, F., und CHR. O. LEHMANN: Die Gaterslebener Mutanten der Saatgerste in Beziehung zur Formenmannigfaltigkeit der Art *Hordeum vulgare* L. s. l. II. Kulturpflanze 7, 218–255 (1959). — 21. SCHOLZ, F., und CHR. O. LEHMANN: Die Gaterslebener Mutanten der Saatgerste in Beziehung zur Formenmannigfaltigkeit der Art *Hordeum vulgare* L. s. l. III. Kulturpflanze 9, 230–272 (1961). — 22. SCHOLZ, F., und CHR. O. LEHMANN: Die Gaterslebener Mutanten der Saatgerste in Beziehung zur Formenmannigfaltigkeit der Art *Hordeum vulgare* L. s. l. IV. Kulturpflanze 10, 312–334 (1962). — 23. SCHOLZ, F., und CHR. O. LEHMANN: Zweiblättrige Ährchen und andere Veränderungen der Infloreszenz bei induzierten Gerstenmutanten. Der Züchter 35, 79–85 (1965). — 24. STUBBE, H., und G. BANDLOW: Mutationsversuche an Kulturpflanzen. I. Röntgenbestrahlungen von Winter- und Sommergersten. Der Züchter 17/18, 365–374 (1947).