©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Die *maximo-reductus*-Mutante von *Pisum*

Zur genetisch bedingten Variation von Größe und Form der Stipel und Blättchen

Von

Herbert LAMPRECHT (Landskrona)

Mit 8 Abbildungen

Eingelangt am 9. Juli 1967

Die Möglichkeit zur Untersuchung der hier in Frage stehenden *Pisum*-Mutante mit außerordentlich stark reduzierten Stipeln und Blättchen verdanke ich dem großen Entgegenkommen der California Packing Corporation, San Leandro, die u. a. auch Erbsenzüchtung betreibt [1]).

Eine diese Mutante ausspaltende Linie wurde hier als Nr. 1676 weitergebaut. Sie wird im folgenden als **mare**-Linie bezeichnet, wobei **mare** dem Symbol des Gens entspricht, das als rezessives Allel die Ausbildung der Mutante bedingt. Stehen **mare**-Pflanzen neben unseren wüchsigen Kulturformen, so bekommt man den Eindruck, daß sie „blattlos" sind.

Die Assimilationsfläche der **mare**-Mutante ist so gering, daß in der Regel keine oder wenigstens nur kümmerlich entwickelte Samen erhalten werden. Wenn ein oder zwei Samen auf einer Pflanze erhalten worden sind, so waren sie meistens nicht voll entwickelt und gaben dann keine Pflänzchen. Nur in einem Fall konnten im Treibhaus von einer Pflanze, die sich aus dem einzigen von Dr. G. CRUGER in Kalifornien auf einer **mare**-Pflanze geernteten Samen entwickelt hatte, fünf Samen geerntet werden. In ähnlicher Weise verhielten sich auch die Nachkommen von im Gen **Mare** heterozygoten Pflanzen (s. u.).

Die **mare**-Pflanzen waren indessen in keiner Weise mißbildet, sie waren nur zart, erreichten aber eine Höhe von 35 bis 55 cm. Die Rhachis der Blätter hat, verglichen mit der Größe der ganzen Pflanze, wenigstens normale Länge, etwa 14 bis 17 cm, aber geringeren Durchmesser, ungefähr 2 mm. Blättchen gibt es meistens nur ein einziges Paar, ab und zu auch zwei Paare, die nahe der halben Länge der Rhachis zwischen Stipelansatz und erstem Rankenpaar sitzen. Die

[1]) Für die Überlassung von diese Mutante ausspaltendem Material sage ich Herrn Dr. Lloyd G. CRUGER verbindlichen Dank.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Blättchen sind fast linealisch, nur in der Mitte etwas erweitert und stark zugespitzt. Ihre Länge variiert von etwa 9 bis 14 mm, ihre Breite von 1 bis etwa 1½, selten bis 2 mm (vgl. Abb. 1 und 2).

Auch die Stipel sind in ihrer Größe sehr stark reduziert und haben von der üblichen deutlich abweichende Form. Die Länge der Stipel variiert von etwa 8 bis 10 mm, ihre Breite erreicht ungefähr 2,5 mm. Sie sind stark zugespitzt, nicht stengelumfassend und auch an der Basis nicht herablaufend. An der Außenseite haben sie gewöhnlich einen auffallend starken Zahn. Man vgl. die Abb. 2.

Am Grund der Pflanze, gleich bei der ersten bzw. zweiten Stengelverzweigung sind die Blätter fast halb so kurz und haben hier Stipel und Blättchen mit fast doppelter Breite als für die im oberen Teil der **mare**-Individuen charakteristisch ist. Die Primärblätter sind von einem äußerst schmalen, unansehnlichen Typ.

Wie bereits oben erwähnt, war im Zusammenhang mit der außerordentlich starken Verminderung der assimilierenden Fläche bei den **mare**-Pflanzen damit zu rechnen, daß diese kaum imstande sein sollen, eine für das Fruktifizieren erforderliche Stoffmenge zu produzieren. Dies konnte auch fast durchweg beobachtet werden. Der Anbau von auf in **Mare** heterozygoten Pflanzen erhaltenen Samen gab 7 Familien, die insgesamt nach 181 **Mare** (normal) : 17 **mare** gespalten haben. Dies ist eine sehr schlechte monogene Spaltung mit D/m für 3 : 1 = — 5,34.

Hier war demnach ein beträchtliches Defizit an Rezessiven vorhanden. Aber zwei von den 7 Familien spalteten nach 49 **Mare** : 10 **mare** mit D/m = 1,43, was einer normal monogenen Spaltung entspricht. Daß gewisse Familien nur ein oder zwei **mare**-Individuen ausgespalten haben, beruht zweifellos darauf, daß noch weitere Gene spalteten, die einen Einfluß auf die Vitalität der **mare**-Individuen hatten. In Kreuzungen mit Spaltung in mehreren Genen, von denen etliche oft einen physiologischen Effekt haben, ist diese Erscheinung fast stets zu beobachten.

Auf den 17 ausgespaltenen **mare**-Individuen hatten sich z. T. wohl kleine Knospen entwickelt, aber zur Ausbildung von normal keimfähigen Samen reichte die Stoffproduktion in keinem dieser Fälle aus. Eine Ausnahme hiervon bildete eine im Treibhaus gebaute Pflanze, die sich aus dem einzigen von Dr. L. G. CRUGER (s. o.) erhaltenen Samen entwickelt hatte. Diese Pflanze trug zwei kleine Hülsen, die zusammen fünf Samen entwickelten, von denen drei normale Größe hatten. Die übrigen zwei waren relativ klein und wahrscheinlich nicht entwicklungsfähig. Die drei normalen Samen hatten ein Tausendkorngewicht von etwa 150 g.

Hier besteht ganz offenbar eine erhebliche genbedingte Diskrepanz zwischen der Samengröße und der Produktionskapazität der **mare**-Pflanzen. Dasselbe gilt auch für die Hülsengröße. Beide letztgenann-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

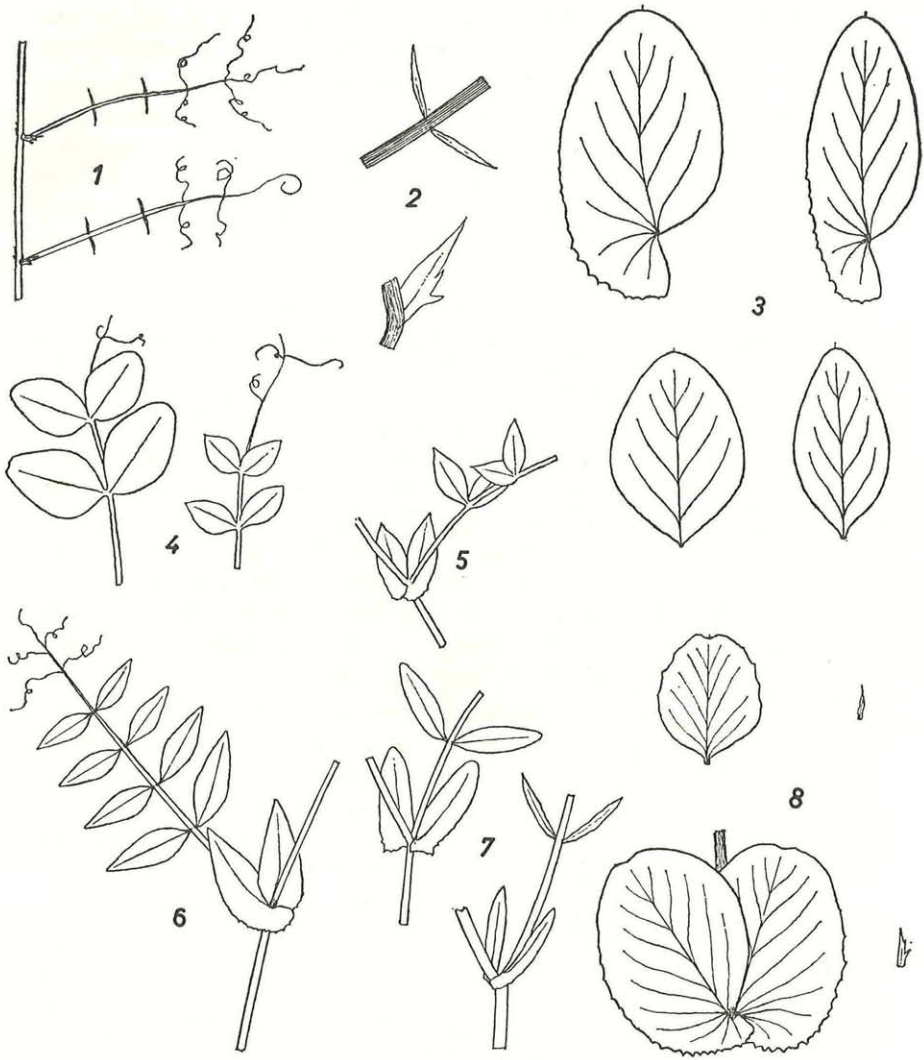


Abb. 1. Teil einer Pflanze der *maximo-reductus*-Mutante. Man beachte die große Diskrepanz zwischen Länge von Rhachis und Ranken einerseits sowie andererseits den außerordentlich kleinen Stipeln und Blättchen. — Abb. 2. Stipel und Blättchen der *maximo-reductus*-Mutante vergrößert. — Abb. 3. Links Stipel und Blättchen bei Dominanz in den Genen **Fo, Fob** und **Fol**, rechts bei Rezessivität in denselben 3 Genen (laut HÄRSTEDT 1950). — Abb. 4. Links Blatt aus Early Giant, rechts die in dieser Varietät auftretende dominant spitzblättrige Mutante *mucronatus* („rogue"); (laut BATESON & PELLEW 1915). — Abb. 5. Dominant spitzblättrige *mucronatus*-Mutante laut BROTHERTON 1923, sog. „rogue". — Abb. 6. Der rezessiv spitzblättrige *acutifolia*-Typ der Varietät *transcaucasicum*. — Abb. 7. Links Teil einer **red-**

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ten Merkmale hatten diese **mare**-Individuen von ihrer Ursprungspflanze, die durch die normale Blattgröße einer Kulturvarietät gekennzeichnet war, mitbekommen. Die Mutation in Gen **Mare** hat ausschließlich die Größe und natürlich auch Form von Blättchen und Stipeln verändert, wodurch die Assimilationsfläche in so hohem Maße vermindert worden ist. Die Wirkung der Erbanlagen für die Größe von Hülsen und Samen ist durch das Gen **mare** offenbar weniger beeinflußt worden.

In bezug auf die Wirkung des Gens **mare** muß hier ein Vergleich mit der Elternlinie angestellt werden, aus der sie monogen rezessiv ausspaltete. Diese Linie ist hochwüchsig, Gen **Le**, etwa 140 cm erreichend, mit Hülsen von ungefähr 6 cm und Samen mit einem Tausendkorngewicht von annähernd 200 g. Diese Pflanzen zeigen, wenigstens bei visueller Betrachtung, dieselben Merkmale und Eigenschaften, ob sie im Gen **Mare** nun homo- oder heterozygot sind. Bei einem Vergleich der in **Mare** spaltenden und nichtspaltenden Familien konnte dies leicht festgestellt werden.

Die oben für die **mare**-Pflanzen mitgeteilten Daten zeigen nun, daß das Gen **mare** folgende, ganz ungewöhnlich vielseitige Wirkung besitzt. Die Pflanzenhöhe ist, trotzdem im Gen **Le** für Internodienlänge keine Spaltung stattgefunden hat, auf etwa ein Drittel der **Mare**-Individuen reduziert worden. Am stärksten kam die Wirkung von **mare** in der oben angegebenen Verminderung der Größe von Stipel und Blättchen zum Ausdruck. Diese Reduktion wird durch die folgenden Zahlen für **Mare**- und **mare**-Individuen veranschaulicht:

Normale **Mare**-Pflanzen:	Stipelfläche	etwa 2500	mm²
	Blättchenfläche	etwa 1800	mm²
Mutante **mare**:	Stipelfläche	etwa 17	mm²
	Blättchenfläche	etwa 12	mm²

Wie aus diesen Zahlen hervorgeht, ist die Fläche von sowohl Stipel wie Blättchen durch Rezessivität in **mare** auf ungefähr 1/150 vermindert worden. Darüber hinaus hat **mare** auch die Größe der Blüten, Hülsen und Samen vermindert, aber gar nicht im Verhältnis zu der für die Stipel und Blättchenfläche nachgewiesenen Reduktion. Die Abnahme der Größe von Hülsen und Samen, die etwa 30 bis 50% beträgt, kann nur als eine indirekte Wirkung von **mare** über die stark reduzierte Assimilationsfläche aufgefaßt werden. Die Reduk-

---

Pflanze mit einem Längen/Breiten-Index von etwa 4,5, rechts eine solche mit einem L/Br-I. von fast 10. — Abb. 8. Links Stipel und Blättchen der rezessiven *latifolia*-Mutante mit einem Längen/Breiten-Index der Blättchen von etwa 1,2 und der Stipel von ungefähr 1,4. Rechts zum Vergleich die nur etwa $^1/_{150}$ der Größe der *latifolia*-Mutante erreichenden Blättchen und Stipel der *maximo-reductus*-Mutante.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

tion der Länge der Rhachis der Blätter entspricht nur ungefähr der der Pflanzenhöhe.

Die verschiedene Wirkungsweise von Genen für die Größe und Form von Stipel und Blättchen.

Pisum dürfte die einzige Pflanze sein, bei der die Beziehungen zwischen der Wirkung einer größeren Anzahl von Genen auf die Größe und Form von Stipel und Blättchen studiert worden ist. Insgesamt hat hierfür die Wirkung von zwölf verschiedenen Genen nachgewiesen werden können, wobei ganz von Genen abgesehen wird, die ausschließlich auf die Stipel oder auf eine Asymmetrie von Blättchen, Stipel bzw. Zähnung einen Einfluß haben.

Beim Versuch, diese Gene mit Hinblick auf ihre Manifestation zu gruppieren, kann teils von den Dominanzverhältnissen, teils von der Form ausgegangen werden, welch letztere meistens auch einen deutlichen Einfluß auf die Größe ausübt. Für den Nachweis der Selbständigkeit solcher Gene ist es angezeigt, soweit wie möglich drei Charakteristika zu berücksichtigen, nämlich 1) den Längen/Breiten-Index (L/Br-I.) der Stipel oder Blättchen (zwischen diesen beiden besteht vollkommene Pleiotropie), 2) die Dominanzverhältnisse und 3) womöglich die Lage des betreffenden Gens in den Chromosomen. Letzteres ist dann unbedingt erforderlich, wenn 1) und 2) zu einer sicheren Feststellung der Selbständigkeit des Gens nicht genügen.

Gestützt auf die bisher vorliegenden Kreuzungsergebnisse resultieren folgende, gut gegeneinander abgegrenzte Gruppen.

Gruppe 1. Varietäten mit stets abgerundeter Blättchenspitze. Dieser Typ ist anscheinend für alle in der temperierten Zone vorkommenden Cultivars kennzeichnend. Die L/Br-I. dieser Gruppe variieren für die Stipel von etwa 1,7 bis 3,1 und für die Blättchen von ungefähr 1,4 bis 2,4 (3,0?). Gemessen wird immer am Tragblatt der ersten Infloreszenz am Hauptstamm; an der Rhachis das erste Blättchenpaar. Bisher ist für die Variation der L/Br-I. dieser Gruppe die Wirkung von fünf sicher selbständigen Genen nachgewiesen, und zwar: **Fo, Fob, Fol, Fom** und **Ten.** Zu erwähnen ist hierzu, daß noch nicht alle Kombinationen mit den Genen **Fom** und **Ten** in Kreuzungen klargelegt sind, sodaß mit einer gewissen Transgression in bezug auf die angegebenen L/Br-I. gerechnet werden muß.

Am eingehendsten sind die Kombinationen der Gene **Fo, Fob** und **Fol** (von *folia oblonga*) studiert (HÄRSTEDT 1950). Es wurde eine Kreuzung (Nr. 91), der Kombination **Fo Fob Fol** × **fo fob fol** entsprechend, in großem Umfang in fünf Generationen untersucht. Die Abb. 3 zeigt die Form von Stipel und Blättchen der beiden Elternlinien. Gestützt auf die Ergebnisse der höheren Generationen F_4 und F_5, konnten die Stipel- bzw. Blättchentypen in ihrer genischen Bedingt-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

heit auf Grund der L/Br-I. familienweise wie folgt charakterisiert werden.

Gruppe	Formel	L/Br-I. der Stipel	D/m_{Diff} für Gruppe
I	**Fo Fob Fol**	1,743 ± 0,023	I × II : 9,39
II	**Fo Fob fol**		
und	**Fo fob Fol**	1,893 ± 0,026	II × III : 11,34
III	**Fo fob fol**	2,155 ± 0,078	III × IV : 7,42
IV	**fo Fob Fol**	2,240 ± 0,040	IV × V : 10,00
V	**fo Fob fol**	2,301 ± 0,036	V × VI : 7,18
VI	**fo fob Fol**	2,326 ± 0,032	VI × VII : 3,77
VII	**fo fob fol**	2,475 ± 0,015	

Zur Berechnung der D/m_{Diff}-Werte wurden die Ergebnisse der F_4 und F_5 herangezogen. Mit Hinblick auf diese Werte erscheint die Selbständigkeit der drei Gene **Fo, Fob** und **Fol** bewiesen. Für **Fo** konnte überdies die Zugehörigkeit zu Chromosom IV nachgewiesen werden (Näheres s. HÄRSTEDT 1950). Alle diese drei Gene haben im heterozygoten Zustand mehr weniger intermediäre Wirkung, d. h. die Heterozygoten können stets von den Homozygoten unterschieden werden. Jedes der drei Gene reduziert im rezessiven Zustand die Größe der Stipel und Blättchen, wobei dies in der Hauptsache die Breite betrifft. Die stärkste diesbezügliche Wirkung hat **fo**, indem **Fo Fob Fol** einem L/Br-I. von 1,743, **fo Fob Fol** aber einem solchen von 2,240 entspricht. Dies ergibt eine Differenz von 0,497. Und auch wenn man die Mittelwerte für alle vier Gruppen mit **Fo** bzw. **fo** berechnet, resultiert noch immer eine Differenz von 0,439.

Ein Vergleich der der Formel **Fo Fob Fol** entsprechenden Flächengröße von Stipel bzw. Blättchen mit der durch **fo fob fol** bedingten ergibt, daß letztere eine Reduktion um etwa 31,5% verursacht. Insgesamt kann in bezug auf die Wirkung dieser drei Gene gesagt werden, daß sie verhältnismäßig schwach ist, etwa der Variation entsprechend, wie sie bei verschiedenen Cultivars angetroffen wird.

Ein weiteres zu dieser Gruppe gehöriges Gen ist **ten** (von *tenuifolia*), das in der schwedischen Brechzuckererbse „Olympia" (Linie 206) als Mutante angetroffen worden ist (s. LAMPRECHT 1949). Die Wirkung von **ten** ist von der der drei oben besprochenen Gene wesentlich verschieden, indem Rezessivität in **ten** allein eine stärkere Reduktion der Flächengröße von Stipel und Blättchen bedingt, als Rezessivität in allen drei Genen **fo, fob** und **fol** zusammen. Es resultieren folgende Werte:

	Längen/Breiten-Index der Stipel	Blättchen
Mutterlinie, Nr. 206	2,10 ± 0,035	1,72 ± 0,072
Mutante *tenuifolia*	3,02 ± 0,071	2,49 ± 0,176

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Wie Messungen gezeigt haben, ist die Größe der Fläche von Stipel und Blättchen durch Rezessivität im Gen **ten** allein um etwa 35% vermindert worden. Im Vergleich hiermit hat Rezessivität in den drei Genen **fo, fob** und **fol** zusammen nur eine Reduktion der Fläche um ca. 31,5% zur Folge gehabt.

Die Heterozygoten, **Ten ten,** sind intermediär, stehen aber der Elternlinie 206 vom Normaltyp bedeutend näher. Sie sind daher nur durch eine Untersuchung ihrer Nachkommen mit Sicherheit von den Homozygoten zu trennen. Die Variation des L/Br-I. wird bei der schmalblättrigen Mutante durch die Umweltverhältnisse viel mehr vergrößert als beim Normaltyp. Diese Erscheinung dürfte allgemeine Gültigkeit besitzen.

Hier sei hervorgehoben, daß ein Vergleich von Linien in bezug auf die L/Br-I. einen Nebeneinanderanbau in denselben Jahren voraussetzt. In Kreuzungen ist die Variation der L/Br-I. selbstverständlich immer eine größere, da hierbei infolge Spaltung in anderen Genen der Entwicklungsrhythmus, die Zeitigkeit usw. auch der L/Br-I. mehr weniger beeinflußt werden kann. Für ein Studium von den L/Br-I. beeinflussenden Genen ist in Kreuzungen daher teils ein größeres Material erforderlich, teils ist die Sicherheit von Mittelwerten immer durch die mittleren Fehler zu kennzeichnen. Sonst kann es vorkommen, daß in verschiedenen Jahren zwischen Kreuzungsergebnissen und den Elternlinien kleinere, aber sicher erscheinende Abweichungen zwischen den L/Br-I. (von etwa 0,1 bis selten 0,25) gefunden werden. Im übrigen vergleiche man die oben zitierten Arbeiten.

Das fünfte zu dieser Gruppe gehörige Gen konnte in einer Kreuzung (Nr. 1163) zwischen einer aus Züchtungsmaterial ausgelesenen, abweichend breitblättrigen Linie (Nr. 1218)[2]) und meiner schmalblättrigen Linie Nr. 1228 nachgewiesen werden (LAMPRECHT 1960). Die L/Br-I. für die Blättchen der Elternlinien waren: Linie 1218: 1,70, Linie 1288: 2,25. Die Kreuzung zwischen diesen beiden Linien gab eine F_1 mit einem L/Br-I. von 2,00, d. h. typisch intermediär. Dies sei hier besonders hervorgehoben, da die Heterozygoten der vorstehend besprochenen vier Gene **Fo, Fob, Fol** und **Ten** sich alle den dominant Homozygoten mehr weniger näherten. Die 476 F_2-Individuen gestatten eine sehr gute Aufteilung der Pflanzen auf drei Gruppen von L/Br-I. wie folgt:

120 breitblättrig, L/Br-I. = 1,74 ± 0,0078
239 mittelbreit, L/Br-I. = 2,00 ± 0,0054
117 schmalblättrig, LB/r-I. = 2,28 ± 0,0089

Das hier monogen nach 1 : 2 : 1 spaltende Gen wurde (LAMPRECHT

[2]) Für die Überlassung dieser Linie danke ich Dr. habil. Fr. SCHREIBER, Braunschweig.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

1960) mit dem Symbol **Fom** belegt. Für dieses Gen konnte die Lage im Chromosom I in der Nähe des Gens **D** für anthocyanfarbiges Maculum an der Stipelbasis mit einem Crossoverwert von 27,3 ± 2,85% nachgewiesen werden. Rezessivität im Gen **fom** erhöhte also den L/Br-I. von etwa normal mit 1,74 auf 2,28, d. h. mit ungefähr 31%. Mit diesen Ergebnissen war die Selbständigkeit von **Fom** vollkommen sichergestellt.

Noch ein sechstes Gen, **elo,** das den *elongata*-Blattyp bedingt, gehört in diese Gruppe, ist mir aber selbst unbekannt geblieben. KELLENBARGER 1952 berichtet über diesen Typ, daß er den F_2-Generationen einer Kreuzung im Verhältnis 1511 normal : 227 *elongata* ausgespalten hat. Nach den Abildungen zu urteilen, hatten die Blättchen des Normaltyps einen L/Br-I. von etwa 1,5, die des schmalblättrigen ungefähr 3,00. Rezessivität im Gen **elo** sollte demnach sowohl Stipel wie Blättchen hinsichtlich Flächengröße auf die Hälfte reduzieren. Wie die Spaltungszahlen zeigen, bestand ein erhebliches Defizit an Rezessiven. Das Gen **elo** könnte eine ausgeprägte physiologische Schwäche bedingen, die vielleicht auch für den sonst in dieser Gruppe selten angetroffenen hohen L/Br-I. von 3,0 für Blättchen verantwortlich sein kann. Auch eine Elimination von Gameten kann nicht ausgeschlossen werden. Anhaltspunkte zur Beurteilung dieser Fragen liegen leider nicht vor.

Zusammenfassend kann für die Gene der Gruppe 1) gesagt werden, daß alle abgerundete Blättchenspitze haben, daß die größeren Stipel- und Blättchentypen über die kleineren dominieren, daß die Heterozygoten mehr weniger intermediär sind, sowie daß die umweltbedingte Variation der L/Br-I. bei den schmalblättrigen gewöhnlich größer ist als bei den normalblättrigen.

Die Stärke der Flächenverminderung von Stipel und Blättchen ist am größten beim Gen **ten,** worauf **fom, fo, fob** und **fol** in genannter Reihenfolge kommen. Die Gene **fob** und **fol** scheinen etwa gleiche Wirkung zu besitzen. Das mir unbekannte Gen **elo** wird in diese Gruppe mit einer gewissen Reservation aufgenommen.

Gruppe 2a und b. Die Gruppe 2 umfaßt alle Formen mit spitzem Ende der Blättchen. Erwähnt sei zunächst, daß in der Gruppe 1) mit abgerundetem Blättchenende keine dominant schmalblättrigen Formen angetroffen worden sind. Die Gruppe 2 läßt sich klar in zwei Untergruppen einteilen, nämlich a) mit dominant und b) mit rezessiv bedingter Spitzblättrigkeit.

Zur Gruppe 2 a mit dominanter Spitzblättrigkeit gehören die ersten Mutanten mit abweichendem Typ, die zum Gegenstand einer Untersuchung gemacht worden sind. Die genische Grundlage dieser Typen wurde von BATESON & PELLEW 1915, 1920, von BROTHERTON 1919, 1923 und 1925, sowie von PELLEW 1928 eingehend studiert. Dieser Typ mit

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

spitz endigenden Stipeln und Blättchen wurde von diesen Verff. als „rogues" (= Vagabunden, Abweicher), von mir als *mucronatus*-Typ bezeichnet. In gewissen Varietäten, namentlich in „Gradus", ist er spontan immer wieder in bis zu etwa 1 Prozent aufgetreten.

Der Unterschied zwischen der zu den Kreuzungen benutzten Sorte Early Giant und der *mucronatus*-Mutante ist der Abb. 4 zu entnehmen, die eine Wiedergabe der von BATESON & PELLEW 1915 mitgeteilten Figur 9 A und B darstellt. Wie ersichtlich, hat Early Giant ein ausgesprochen breit gerundetes Blättchenende (Abb. 4), die Mutante *mucronatus* dagegen ein spitzes. Außerdem wurde die Fläche der Blättchen auf weniger als ein Drittel reduziert. Die Mutante hat aber sehr gute Wüchsigkeit und gibt auch einen guten Samenertrag.

Kreuzungen zwischen normal und *mucronatus* gaben ein verschiedenes Resultat, je nachdem, welcher Typ als Mutter Verwendung fand. Mit normal als Mutter waren die jungen Hybridpflanzen intermediär, veränderten sich aber im Verlauf der Ontogenese, sodaß der oberste Teil der Pflanze rein *mucronatus* wurde. Hat man dagegen *mucronatus* als Mutter benutzt, so war auch der Bastard von Beginn an *mucronatus* und alle seine Nachkommen behielten diesen Typ. BROTHERTON stellte hierfür ein Gen X auf, das in rezessiver Form, x, den Normaltyp bedingen soll und in einem gewissen Plasmatyp im somatischen Gewebe zu X zurückmutieren sollte. Die spitzblättrige X-Form der Blättchen wurde als Wildtyp aufgefaßt (vgl. Abb. 5). Dies hat aber keine allgemeine Gültigkeit, denn so extreme Wildformen wie z. B. *fulvum* und *abyssinicum* haben breit gerundete Blättchenspitzen.

BROTHERTON studierte die Vererbung eines weiteren Typs mit relativ schmalen Blättchen, bei dem aber deren Spitzigkeit weniger klar zutage getreten scheint. Seine diesem Typ entsprechende Linie stammt aus „Mummy Pea" mit einem L/Br-I. von 2,1. Diese Linie kreuzte er mit dem Normaltyp von Gradus mit einem L/Br-I. von 1,7. F_2 spaltete normal nach 563 schmal- : 179 breitblättrig mit D/m für 3 : 1 = 0,55, also eine ungestörte monogene Spaltung anzeigend, bei der die schmalblättrigen vollkommen dominierten. Das hierfür verantwortliche Gen wurde mit Y symbolisiert.

Mutationen zum *mucronatus*-Typ sind in dieser Kreuzung nicht beobachtet worden. Mit Hinblick hierauf nimmt BROTHERTON an, daß das Gen x in der Mummy-Linie durch ein anderes Allel, x′, vertreten sei, das keine Tendenz zum Zurückmutieren zu X zeigen soll. Hierfür fehlen indessen noch eindeutige Beweise; es könnte ausschließlich auf einem plasmatischen Unterschied beruhen. Aber an der Selbständigkeit des Gens Y ist nicht zu zweifeln. Es ist bedingt wie X in dominanter Form Schmalblättrigkeit, indessen von ganz anderer Form als X. Außerdem ist Y mit dem Gen A im Chromosom I stark gekoppelt; CrO = 20,4 ± 1,73%.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

In bezug auf die Beurteilung des Merkmals spitzes Blättchenende sei erwähnt, daß diese bei stärker gezähnten Blättchen mitunter Schwierigkeiten bedingen kann. Auch eine Hemmung des Wachstums der Pflanze, wie sie bei Störungen im Wasserhaushalt eintreffen kann, vermag in z. B. den oberen Teilen der Pflanze ein anderes Bild vom Blättchenende zu geben.

Für die Gruppe 2b, Blättchen mit rezessiver Spitzigkeit, ist bisher nur ein genanalytisch sicher untersuchter Fall bekannt. Dieser betrifft die var. *transcaucasicum*, die von GOVOROV 1937 als subspec. beschrieben und von STANKOV 1949 zum Rang einer Spezies erhoben worden ist (s. LAMPRECHT 1964). Den Habitus eines Blattes von *transcaucasicum* zeigt die Abb. 6. Wie aus dieser ersichtlich, sind die Blättchen ganzrandig und scharf zugespitzt. Die Stipel sind an der Basis gezähnelt, nach obenzu ganzrandig und gleich wie die Blättchen zugespitzt. Der L/Br-I. für die Stipel beträgt 2,5 bis 2,6 und der für die Blättchen 2,7 bis 3,0.

Diese Zahlen geben ein ganz anderes, von den für die verschiedenen Formen der Gruppe 1) charakteristischen L/Br-I. stark abweichendes Bild. Bei den Varianten der Gruppe 1) war der L/Br-I. für die Stipel durchweg größer als der für die entsprechenden Blättchen. Bei den Blättchen der var. *transcaucasicum* ist das Umgekehrte der Fall. Die Blättchen haben einen höheren L/Br-I. als die Stipel, bedingt durch die geringere Breite der Blättchen.

Zwecks Klarlegung der Vererbung dieses Typs von Blättchen habe ich (LAMPRECHT 1964: 249) eine Kreuzung zwischen einer Linie (Nr. 1448) aus *transcaucasicum* und einer Linie (Nr. 741) mit typisch abgerundeter Blättchenspitze studiert. Die Blättchen von Linie 741 hatten einen L/Br-I. von 1,80. Die F_1 hatte abgerundete Blättchenspitze und einen L/Br-I. von etwa 1,85, also noch gut mit der Linie 741 übereinstimmend. Die F_2 spaltete ungestört monogen nach:

341 abgerundet : 100 spitz; D/m = 1,71.

Das dieser Spaltung zugrundeliegende Gen wurde, abgeleitet von *acutifolia*, mit dem Symbol **Acu** belegt. Die L/Br-I. zeigten in der F_2 eine große Variation, von 1,25 bis etwas über 3,10 reichend. Von besonderem Interesse war hier die Feststellung, daß alle Kombinationen der verschiedenen L/Br-I. mit den beiden Allelen des Gens **Acu** angetroffen worden sind (LAMPRECHT 1964: 251). Dies besagt, daß offenbar alle Kombinationen der Gene **Fo, Fob, Fol, Fom** und vielleicht auch **Ten** mit sowohl **Acu** wie auch **acu** vorkommen können. Zusammen mit **acu** resultieren dann Blättchen mit spitzem Apex kombiniert mit wechselnden L/Br-I.

Gruppe 3. Diese, eine erhebliche Anzahl von Formen umfassende Gruppe, ist auf die Wirkung eines einzigen rezessiven Gens, **red**, zurückzuführen. Dieses Gen wurde von WINGE 1936: 279 nachgewiesen

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

und von ihm mit dem Symbol **re** belegt. Da **re** aber bereits viel früher von NILSSON 1932 für einen reproduktionsletalen Typ vergeben war, wurde es von LAMPRECHT 1942: 145 zu **red** geändert. In rezessiver Form bedingt dieses Gen eine ganz allgemeine Reduktion der Größe von Stipel und Blättchen.

Welcher Blattyp mit Dominanz in **Red** auch gewählt wird, so hat ein Übergang zu **red** eine Reduktion der Größe von sowohl Stipel wie Blättchen mit etwa 65 bis über 90 Prozent zur Folge. Dies konnte in einer größeren Anzahl von Kreuzungen immer wieder festgestellt werden. Zu erwähnen ist, daß einzelne Kombinationen mit **red,** wie die mit **mare, ten** und das unten zu besprechende Gen **Lat,** bisher genanalytisch nicht untersucht worden sind. Die Reduktion durch **red** wirkt sich am stärksten in der Breite, in geringerem Maße in der Länge von Blättchen und Stipel aus. Hinsichtlich Form ist das Ergebnis eines Ersatzes von **Red** durch **red** daher von der übrigen genotypischen Konstitution für die Blättchenform abhängig.

Zwei Beispiele sollen dies veranschaulichen. Abb. 7 links zeigt einen Teil einer **red**-Pflanze mit einem L/Br-I. der Blättchen von etwa 4,5. Die entsprechende **Red**-Linie hatte einen L/Br-I. von ungefähr 1,6. Durch Ersatz in dieser Linie von **Red** durch **red** wurden Blättchen und Stipel um etwa ein Drittel kürzer, aber gleichzeitig um nicht weniger als drei Viertel schmäler. Hierdurch resultierte, wie schon erwähnt, ein L/Br-I. für die Blättchen von etwa 4,5 und die Fläche wurde auf ungefähr ein Fünftel vermindert. Bei Verwendung einer **Red**-Linie mit einem L/Br-I. von 2,6 ist die Wirkung von **red** eine entsprechend viel stärkere. Der L/Br-I. steigt auf etwa 10 bis 11 und die Blättchenfläche wird auf ungefähr $^1/_{10}$ oder noch mehr reduziert; man vgl. die Abb. 7 rechts. Soweit bisher untersucht, hat **red** diese reduzierende Wirkung auf alle durch die Kombinationen der Gene **Fo, Fob, Fol** und auch **Fom** bedingten Formen und Größen der Blättchen.

G r u p p e 4. Auch diese Gruppe umfaßt, gleich wie die vorige, nur ein einziges Gen, das eingangs hinsichtlich seiner Wirkung näher beschriebene Gen **mare.** Hier sei nur nochmals hervorgehoben, daß Rezessivität in **mare** die normale Größe von **Mare**-Stipel und -Blättchen mit den L/Br-I. von etwa 1,80 bzw. 1,55 auf weit mehr als $^1/_{100}$ reduziert. Darüber hinaus wird auch ihre Form wesentlich verändert; man vgl. die Abb. 8.

G r u p p e 5. Der diese Gruppe repräsentierende *latifolia*-Typ ist von LAMM 1957 beschrieben und in bezug auf seine Vererbung untersucht worden. Dieser Typ wurde als Mutante in der Sorte Witham Wonder angetroffen. Für diese Varietät gibt LAMM einen L/Br-I. für die Stipel von $1{,}89 \pm 0{,}019$ und für die Blättchen von $1{,}51 \pm 0{,}042$ an. Die entsprechenden Werte für die *latifolia*-Mutante sind $1{,}60 \pm 0{,}011$

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

und 1,26 ± 0,024. Bei hiesiger Kultur wurden hierfür die Werte 1,34 bzw. 1,18 erhalten.

Sehr groß ist der Unterschied in der Flächengröße der beiden Linien. Während bei der Ursprungslinie aus Witham Wonder die Stipelfläche von etwa 2000 bis 2400 mm² und die der Blättchen von ungefähr 1700 bis 1900 mm² variiert, erreichen diese Werte bei der *latifolia*-Mutante etwa 5100 bzw. 3600 mm². Die *latifolia*-Mutante ist demnach durch eine Zunahme der Fläche von Stipel und Blättchen auf wenigstens das Doppelte gekennzeichnet; man vgl. die Abb. 8, in der die Wirkung von **lat** mit der von **mare** verglichen ist.

Lamm 1957 führte drei Kreuzungen mit dem *latifolia*-Typ aus, wobei sich unerwartet vollkommene Dominanz des Normaltyps ergab. Es resultierte eine Spaltung nach

411 normal : 128 *latifolia* mit D/m = 0,67.

Für diese klar monogene Spaltung wurde ein Gen **lat** verantwortlich gemacht, das also im rezessiven Zustand die außerordentliche Flächenzunahme und auch Verminderung der L/Br-I bedingt. In diesem Zusammenhang sei besonders betont, daß bei den oben besprochenen Genen **Fo, Fob, Fol, Fom** und **Ten** immer die breitblättrige Form über die mit schmäleren Stipeln und Blättchen stark dominiert hat. Je mehr von diesen Genen rezessiv waren, umso schmälere Stipel und Blättchen resultierten. Beim Gen **Lat** ist das Gegenteil der Fall, indem Rezessivität in diesem eine wesentliche Erhöhung der Größe und entsprechende Abnahme der L/Br-I. zur Folge hat.

Zusammenfassung

1. Es wird eine neue *Pisum*-Mutante als *maximo-reductus* beschrieben, bei der durch die Wirkung eines rezessiven Gens **mare** die Größe von Stipel und Blättchen auf etwa $^1/_{150}$ reduziert wird. Es besteht vollkommene Dominanz des Normaltyps.

2. Die verschiedenen Kombinationen der Gene **Fo, Fob, Fol, Fom** und **Ten** decken die gesamte Variationsbreite von Stipel und Blättchen der in der temperierten Zone gebauten Cultivare.

3. Dominanz dieser Gene gibt kleinere Längen/Breiten-Indizes und damit flächengrößere Formen. Die Heterozygoten dieser Gene sind mehr weniger intermediär.

4. Zwei Gene, **X** und **Y**, bedingen bei Dominanz spitze und relativ schmale Blättchen.

5. Ein Gen, **Acu**, manifestiert sich in praktisch genommen gleicher Weise wie das Gen **X**, aber in rezessiver Form.

6. Das Gen **Red** vermindert in rezessiver Form bei sämtlichen Kombinationen der Gene **Fo, Fob, Fol** und **Fom** Breite und Länge von Stipel und Blättchen mit etwa 65%, bei gewissen Genkombinationen

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

mit 90% und noch mehr. Die Reduktion der Breite ist immer stärker als die der Länge.

7. Das Gen **Lat** schließlich bedingt im Gegensatz zu den unter 2 erwähnten Genen in rezessiver Form eine Flächenzunahme von Stipel und Blättchen auf ungefähr das Doppelte.

Summary

1. An new mutant of *Pisum, maximo-reductus,* is described. In its recessive state the gene **mare,** which is responsible for the development of this mutant, reduced the size of stipules and leaflets to about $^1/_{150}$. The normale type is quite dominant.

2. The different combinations of the genes **Fo, Fob, Fol, Fom** and **Ten** cover the whole bredth of variation of the varieties cultivated within the temperated zone.

3. Dominance of these genes gives lower lenght/bredth-indices and in connection herewith greater size. The heterozygotes are more or less intermediate.

4. Two genes, **X** and **X,** are in their dominant state responsible for the development of acute and relatively small leaflets.

5. A gene **Acu** has about the same effect as **X,** but in the recessive state.

6. The gene **Red** in its recessive state reduced bredth and length of stipules and leaflets corresponding to all combinations of the genes **Fo, Fob, Fol** and **Fom** with about 65 percent, in certain cases with 90 percent and more. The reduction is always greater with regard to bredth than to length.

7. Contrary to the effect of the genes mentioned under point 2 the gene **Lat** causes in its recessive state an increase of the size of stipules and leaflets to about the double.

Schrifttum

Bateson W. & Pellew C. 1915. On the Genetics of „Rogues" among Culinary Peas (*Pisum sativum*). — J. Genet. 5: 13—36, pl. VIII—XIII.

— — 1920. The Genetics of "Rogues" among Culinary Peas (*Pisum sativum*). — Proc. R. Soc. London. Ser. B. 91: 186—195.

Brotherton, W. 1919. The Heredity of "Rogue" Types in Garden Peas (*Pisum sativum*). — 21. Annual Rep. Michigan Acad. Sci.: 263—279, pl. VII—XIII.

— 1923: Further Studies of the Inheritance of Rogue type in Garden Peas (*Pisum sativum* L.). — J. agric. Res. 24 (10): 815—852, 8 pl.

— 1925. Gamete Production in Certain Crosses with „Rogues" in Peas. — J. agric. Res. 28: 1247—1252.

Govorov L. J. 1937. Grain *Leguminosae.* In: Vavilov N. I. & Wulff E. V. Flora of cultivated plants. 231—336. — Moscow.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

HÄRSTEDT E. 1950. Über die Vererbung der Form von Laub- und Kelchblättern von *Pisum sativum*. — Agri Hort. genet. 8: 7—32.

KELLENBARGER S. 1952. Inheritance and Linkage data of some characters in peas (*Pisum sativum*). — J. Genetics 51: 41—46, pl. II.

LAMM R. 1957. Three new genes in *Pisum*. — Hereditas, 43: 541—548.

LAMPRECHT H. 1942. Die Koppelungsgruppe **Gp-Cp-Fs-Ast** von *Pisum*. — Hereditas 28: 143—156.

— 1949. Über Entstehung und Vererbung von schmalblättrigen Typen bei *Pisum*. — Agri Hort. genet. 7: 134—153.

— 1960. Zur Wirkung und Koppelung des Gens **Fom** für die Blattform von *Pisum*. — Agri Hort. genet. 18: 62—73.

— 1964. Genanalytische Studien zur Artberechtigung von *Pisum transcaucasicum* (GOVOROV) STANKOV. — Agri Hort. genet. 22: 243—255.

NILSSON E. 1932. Erblichkeitsversuche mit *Pisum*, III. Ein reproduktionsletaler Biotypus und seine Spaltungsweise. — Hereditas 17: 71—87.

PELLEW C. 1928. Further data on the genetics of "Rogues" among culinary Peas (*Pisum sativum*). — Verh. V. intern. Kongr. Vererbswiss. Berlin 1927, II: 1157—1181.

STANKOV 1949. In: STANKOV & TALIEV, Systematic Classification of Vascular Plants in European Russia.

WINGE Ö. 1936. Linkage in *Pisum*. — C. R. Laborat. Carlsberg 21: 271—393.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1967

Band/Volume: 12_1_4

Autor(en)/Author(s): Lamprecht Herbert Anton Karl

Artikel/Article: Die maximo-reductus-Mutante von Pisum. 252-265