

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung Dornburg/Saale der Friedrich-Schiller-Universität Jena

# Die Wirkung einer Röntgenbestrahlung auf Kreuzungspopulationen in der $M_1$ - und $M_2$ -Generation bei Gerste\*

Von E. KEPPLER und W. SIEGERT

Mit 2 Abbildungen

## 1. Einleitung

Die Prozesse der strahleninduzierten Mutagenese werden nicht nur von der Art und Applikationsweise energiereicher Strahlen, sondern auch von einer Reihe genetischer und nicht-genetischer Faktoren beeinflusst. Die mutagene Wirksamkeit ionisierender Strahlen ist von Species zu Species und zwischen den Varietäten einer Art verschieden. Einzelne Gene eines bestimmten Genotypus zeigen eine unterschiedliche Reaktionsbereitschaft gegenüber dem gleichen Mutagen und selbst das genotypische Milieu nimmt Einfluß auf die Mutabilität (RIEGER und BÖHME, 1962).

Das Wirkungsspektrum nach mutagener Behandlung umfaßt neben genetischen auch physiologische Effekte, die sich vor allem in einer mehr oder weniger starken Strahlenempfindlichkeit äußern, welche ihrerseits ebenfalls von der genetischen Konstitution des betreffenden Objektes abhängt (GAUL, 1963).

Im Zusammenhang mit der genotypischen Konstitution als Modifikationsfaktor mutagener Prozesse verdienen vereinzelte Beobachtungen Interesse, wonach der Grad der Homo- oder Heterozygotie die Mutabilität und Sensibilität beeinflusst. So fand z. B. HAGBERG (1952) bei Heterosisuntersuchungen mit *Galeopsis*-Arten, daß die  $F_1$ -Pflanzen bestimmter Kreuzungen spontan in stärkerem Maße mutierten als die Eltern. BAUR erhielt in einigen  $F_2$ -Kulturen nach Specieskreuzungen in der Gattung *Antirrhinum* eine höhere Mutationsfrequenz als bei den Eltern, für deren Ursache STUBBE (1934) den stärkeren Heterozygotiegrad der  $F_1$ -Generation erwogen hat. Nach Untersuchungen von GUSTAFSSON und v. WETTSTEIN (1958) ist die spontane wie auch strahleninduzierte Mutabilität bei jungen Kreuzungssorten von Gerste, die offenbar noch nicht in allen Loci homozygot sind, größer als bei reinen Linien und alten

Hybridsorten. In die gleiche Richtung deutet die im Vergleich zu den reingezüchteten Elternsorten höhere Speltoidfrequenz in  $F_2$ -Familien bestimmter Kreuzungen von Winter- und Sommerweizen. GUSTAFSSON und v. WETTSTEIN schließen daraus, daß das Kreuzungsmaterial der Pflanzenzüchter eine „große Zahl spontaner Mutationen“ enthält, die nur fälschlicherweise als Genrekombinationen klassifiziert werden.

SARIC (1957) und NOTANI (1961) beobachteten in Untersuchungen über den Einfluß von Röntgenstrahlen auf Wachstum und Entwicklung des Maises bei  $F_1$ -Hybriden eine stärkere Strahlenresistenz als bei den Kreuzungseltern, die vor allem nach Applikation hoher Dosen stark in Erscheinung trat.

Auf Grund dieser Befunde erschien es uns von Interesse, einmal der Frage nachzugehen, ob Bastardpopulationen sich hinsichtlich Strahlenempfindlichkeit und Mutationsfrequenz anders verhalten als ihre  $\pm$  homozygoten Eltern. Über das Ergebnis dieser Untersuchungen an Sorten und ihren  $F_2$ -Populationen von Sommergerste soll nachstehend berichtet werden.

## 2. Material und Methode

Für die Versuche wurde Saatgut von  $F_1$ -Pflanzen und ihren Eltern bestrahlt.

Voll heterozygote Bastardsamen standen aus technischen Gründen nicht in dem notwendigen Umfang zur Verfügung. Da die  $F_1$ -Samen auf den Mutterpflanzen unter anderen Verhältnissen heranwachsen als normale Karyopsen, hätte ihr geringeres Gewicht und ihr ungleicher physiologischer Zustand die Einheitlichkeit der Versuchsanstellung wahrscheinlich stärker beeinträchtigt als das unter den Bedingungen der Eltern herangewachsene Erntegut der  $F_1$ -Generation. Um aber den Grad an Heterozygotie möglichst hoch zu halten, wurden für die Kreuzungen Sommergersten von genetisch sehr verschiedener Herkunft gewählt:

\* Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. G. BECKER zum 60. Geburtstag gewidmet.

Sorte/Stamm	Abstammung	Herkunft	Jahr der Zulassung	Ährentyp und sonstige Merkmale
Domen	Opal $\times$ Maskin	Staatl. Versuchsgut Norwegen	1950	zweizeilig, mitteldicht, schmal, nutans
Freya	Haisa $\times$ Weihestephaner Mehltau-resistente I	Forschungsstelle für Getreidezüchtung Kloster Hadmersleben	1949	zweizeilig, mitteldicht, mittellang
Abessinische Gerste	<i>H. dist.</i> var. <i>subnudum</i>	EP 79 (Sortiments-Nr. Halle 13/55)	—	zweizeilig, mittellang, grannenlos
Dornburger Futtergerste Stamm 460	(Cape $\times$ Coast) $\times$ Landgerste Saale	Saatzucht O. Friedg Dornburg/Saale	(1947) <sup>1</sup>	vierzeilig, locker lang (Halm lang, Reife spät)
Certina	Anatolische Landgerste $\times$ (Cape $\times$ Coast) $\times$ Isaria	Forschungsstelle für Getreidezüchtung Kloster Hadmersleben	1960 (1936) <sup>1</sup>	sechszellig, dicht, kurz (Halm kurz, Reife früh)

<sup>1</sup> Zuchtabschluß

Mit diesen fünf Elternsorten sind 1960 folgende Kreuzungen hergestellt worden:

Domen × Freya	84 Korn Bastardsamen
Abessinische Gerste × Freya	126 Korn Bastardsamen
DFG* Stamm 460 <sub>47</sub> × Certina	76 Korn Bastardsamen

Eltern und F<sub>1</sub>-Pflanzen wuchsen 1961 unter einheitlichen Entwicklungsbedingungen wie gleichzeitiger Aussaat, einheitlichem Standraum, Ernte zum physiologisch gleichen Reifezustand heran. Die mittlere Korngröße betrug bei den zweizeiligen Gersten 2,5 mm (TKM 41,8 g), bei den mehrzeiligen Formen 2,3 mm (TKM 36,7 g).

Die Karyopsen wurden auf einen Wassergehalt von 12,8% equilibriert und bis zur Bestrahlung und anschließenden Aussaat in Kunststoffbeuteln gelagert.

Für die Bestrahlung stand der Röntgenapparat des Instituts für Pflanzenzüchtung Halle in Hohenthurm zur Verfügung (170 KV, 9 mA, 12,5 mm Alu-Filter, 200 r/min).

Nach umfangreichen Triebkraftprüfungen (SIEGERT, 1965), in denen die Populationen eine höhere Strahlenresistenz gezeigt hatten als die Eltern, wurden 1962 die 8 Varianten (5 Sorten, 3 Populationen) unseres Versuchs mit 12, 15 und 18 kr bestrahlt und in folgenden Abständen ausgesät:

Versuchsglieder	Dosis kr	Kornabstand in der Reihe cm	Anzahl aus- gelegter Körner je Versuchsglied
Kontrollen	—	2,5	1000
F <sub>2</sub> -Populationen	12	2,5	1000
F <sub>2</sub> -Populationen	15	2,0	2000
F <sub>2</sub> -Populationen	18	1,5	2680
Elternvarietäten	12	2,0	2000
Elternvarietäten	15	1,5	2680
Elternvarietäten	18	1,0	4000

Die Beobachtungen erstreckten sich auf die unmittelbare Strahlenreaktion der Sorten und Populationen in der M<sub>1</sub>-Generation und auf die Mutationsfrequenz. Als Maß für Chromosomenmutationen diente der Sterilitätsgrad der M<sub>1</sub>-Pflanzen, während die Häufigkeit von Faktormutationen über die Chlorophyllmutationsrate der M<sub>2</sub>-Generation bestimmt wurde. Von je 500 M<sub>1</sub>-Pflanzen sind zwei ungedroschene Ähren im Gewächshaus in Erde ausgelegt und die Chlorophyllmutationen erfaßt worden. Alle Versuche konnten gemäß ihrer Anlage statistisch ausgewertet werden (Einzelheiten bei SIEGERT, 1965).

\* DFG = Dornburger Futter-Gerste.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1 M<sub>1</sub>-Generation

3.1.1 Das Verhalten der M<sub>1</sub>-Generation in Triebkraftprüfungen. Wie aus der Tabelle 1 hervorgeht, zeigte die Population Domen × Freya eine geringere Strahlensensibilität als die beiden Elternsorten. Gegenüber der Population war bei den Sorten mit zunehmender Strahlendosis eine Verzögerung des Aufgangs von mehreren Tagen zu beobachten. Die Population überlebte die Bestrahlung doppelt so gut wie die Eltern, auch die Wuchshöhe ihrer Keimpflanzen war weniger stark verkürzt (Abb. 1).

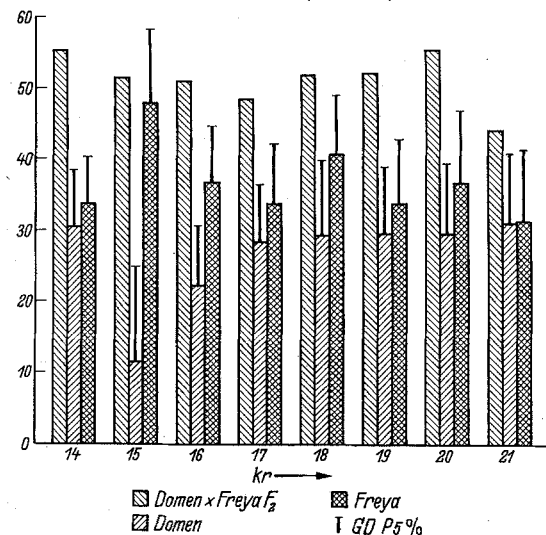


Abb. 1. Wuchsdepression (in % zur Kontrolle) der Gerstensorten Domen und Freya sowie ihrer F<sub>2</sub>-Population nach Röntgenbestrahlung mit 14 bis 21 kr am 20. Tag nach der Aussaat (Triebkraftprüfung).

Diese unterschiedliche Empfindlichkeit hat uns veranlaßt, für die weiteren Versuche neben der Röntgendosis noch die DL 20 als Bezugsgröße zu wählen, um die Mutationshäufigkeit auch bei gleicher Überlebensrate bestimmen bzw. vergleichen zu können. Die drei Populationen und ihre fünf Eltern wurden daher für die eigentlichen Versuche mit den Dosen 12, 15 und 18 kr bestrahlt und die DL 20 an Hand der tatsächlichen Verluste bis zur Reife durch Interpolation bestimmt.

3.1.2 Das Verhalten der M<sub>1</sub>-Generation im Feldanbau. Die bestrahlten Populationen liefen etwa 2 Tage vor ihren Eltern auf. Sie waren gleich gut aufgegangen, während die Sorten lückiger standen und größere Unterschiede gezeigt haben. Vor allem hatte sich die Sorte Certina als sehr strahlenempfindlich erwiesen, aber auch die Abessinische Gerste keimte weniger gut (Tab. 2).

Tabelle 1. Aufgang, Triebkraft und Überlebensrate der F<sub>2</sub>-Generation Domen × Freya und ihrer Eltern. (Triebkraftprüfung 20 Tage nach der Aussaat)

Variante	Domen			Freya			Domen × Freya		
Röntgen- dosis in kr	Aufgang Zeitspanne in Tagen	Triebkraft in % zur Kontrolle	Überlebensrate in % zur Kontrolle	Aufgang Zeitspanne in Tagen	Triebkraft in % zur Kontrolle	Überlebensrate in % zur Kontrolle	Aufgang Zeitspanne in Tagen	Triebkraft in % zur Kontrolle	Überlebensrate in % zur Kontrolle
KO	2	100,0	100,0	2	100,0	100,0	2	100,0	100,0
14	4	63,5	56,1	4	60,2	53,6	2	70,2	65,1
15	5	59,2	53,4	5	56,4	44,6	2	68,3	63,1
16	4	57,8	48,6	4	51,8	41,2	3	67,4	63,1
17	5	57,4	50,9	4	46,3	38,5	3	62,5	57,7
18	5	52,1	43,9	5	47,2	33,8	3	60,2	55,0
19	4	46,3	37,1	5	44,4	32,4	3	58,3	53,7
20	5	40,2	33,1	5	37,2	25,0	3	56,9	51,7
21	5	37,1	25,7	6	30,8	20,3	3	56,4	51,0

Tabelle 2. *Aufgang, Zeitspanne des Ährenschiebens, Reife und Überlebensrate von 3 F<sub>2</sub>-Generationen und ihren Eltern nach Röntgenbestrahlung.*

Population bzw. Sorte	Dosis in kr	Aufgang in % zur Kontrolle	Ährenschieben		Datum der Reife	Überlebensrate
			Beginn	Ende		
Domen × Freya	KO	100,0	20. 6.	24. 6.	19. 8.	61,0
	12	85,1	21. 6.	26. 6.	24. 8.	39,2
	15	74,5	22. 6.	27. 6.	25. 8.	29,6
	18	53,0	23. 6.	30. 6.	26. 8.	21,8
Domen	KO	100,0	21. 6.	25. 6.	18. 8.	56,8
	12	86,6	23. 6.	28. 6.	25. 8.	28,5
	15	51,7	25. 6.	1. 7.	28. 8.	17,0
	18	39,5	26. 6.	3. 7.	31. 8.	15,8
Freya	KO	100,0	23. 6.	27. 6.	18. 8.	64,0
	12	78,2	25. 6.	30. 6.	25. 8.	29,8
	15	51,9	27. 6.	2. 7.	26. 8.	16,7
	18	37,5	30. 6.	5. 7.	27. 8.	12,8
Abessinische × Freya	KO	100,0	18. 6.	22. 6.	19. 8.	60,3
	12	88,5	20. 6.	24. 6.	20. 8.	40,1
	15	69,4	21. 6.	25. 6.	23. 8.	28,7
	18	51,7	22. 6.	26. 6.	25. 8.	20,6
Abessinische	KO	100,0	19. 6.	21. 6.	23. 8.	52,4
	12	56,5	20. 6.	25. 6.	22. 8.	21,7
	15	45,3	21. 6.	27. 6.	23. 8.	16,9
	18	39,8	23. 6.	28. 6.	30. 8.	14,1
DFG Stamm 460 <sub>47</sub> × Certina	KO	100,0	21. 6.	25. 6.	25. 8.	58,1
	12	95,3	23. 6.	28. 6.	27. 8.	39,1
	15	74,4	23. 6.	1. 7.	30. 8.	28,9
	18	52,3	24. 6.	25. 6.	31. 8.	18,5
DFG Stamm 460 <sub>47</sub>	KO	100,0	27. 6.	2. 7.	28. 8.	46,9
	12	83,0	28. 6.	4. 7.	2. 9.	22,8
	15	46,6	30. 6.	6. 7.	4. 9.	13,4
	18	20,1	2. 7.	9. 7.	6. 9.	6,1
Certina	KO	100,0	16. 6.	20. 6.	16. 8.	55,8
	12	62,3	18. 6.	24. 6.	20. 8.	12,7
	15	23,1	20. 6.	27. 6.	22. 8.	2,9
	18	5,2	22. 6.	30. 6.	25. 8.	1,1

Nach dem Aufgang folgte eine längere kühle Witterungsperiode, so daß trotz der späten Aussaat die Bestockung stark angeregt wurde, wozu außerdem der lückige Bestand beigetragen hat. Die ersten Triebe sind deshalb frühzeitig und mehrere Male mit roter Farbe markiert worden, damit wir die Chlorophyllmutationsrate der M<sub>2</sub>-Generation möglichst an Ähren gleicher Ordnung bestimmen konnten.

Im weiteren Verlauf der Vegetation blieben die Eltern hinter ihren Populationen zurück. Auf der Abb. 2 ist z. B. die höhere Strahlenresistenz der F<sub>2</sub>-Generation Abessinische Gerste × Freya und die stärkere Empfindlichkeit der Eltern vor allem der Sorte Freya gut zu erkennen.

Die Entwicklungsunterschiede blieben bis zur Reife erhalten. Während die Kontrollparzellen gleichmäßig abreiften, gab es innerhalb der bestrahlten Bestände größere individuelle Unterschiede. In der 18 kr-Serie differierten z. B. die Reifetermine der Einzelpflanzen bei den Populationen um 6–7 Tage, bei den Eltern um 7–18 Tage.

Mit zunehmender Dosis verringerte sich die Zahl der geernteten Pflanzen bei den Sorten stärker als bei den Populationen. Am empfindlichsten waren die mehrzeiligen Sorten betroffen worden. Der DFG-Stamm 460<sub>47</sub> hat z. B. die 18 kr-Dosis mit 6,1% reifen Pflanzen überlebt, die Sorte Certina nur noch mit 1,1%. Ihre F<sub>2</sub>-Population lag dagegen mit einem Ernteergebnis von 18,3% nur wenig unter den anderen Populationen. Die durchschnittliche

Tabelle 3. *Mittlere Anzahl Halme je M<sub>1</sub>-Pflanze, Prozent abgestorbene Primärtriebe, Halmlänge sowie Länge der Primär- und Sekundärtriebe von 2 Sommergerstenpopulationen und ihren Eltern nach Röntgenbestrahlung und Freilandanbau.*

Elternsorte bzw. Population	Röntgendosis in kr	Halmszahl/ M <sub>1</sub> -Pflz. $\bar{x}$	$\pm s_{\bar{x}}$	% Pflanzen ohne Primärtrieb	Halmlänge $\bar{x}$ (cm)	$\pm s_{\bar{x}}$	Halmlänge Primärtrieb $\bar{x}$ (cm)	$\pm s_{\bar{x}}$	Halmlänge Sekundärtrieb $\bar{x}$ (cm)	$\pm s_{\bar{x}}$
Abessinische Gerste	KO	7,3	0,46	—*	80,9	0,93	—	—	—	—
	12	11,7	0,63	24,3	82,2	1,64	75,9	1,98	81,5	1,87
	15	13,2	0,85	31,9	77,0	1,81	67,3	2,05	76,9	1,99
	18	12,1	0,75	35,4	71,9	1,94	66,0	2,13	71,6	2,03
Domen	KO	6,6	0,53	—*	78,7	0,99	—	—	—	—
	12	16,0	0,87	22,9	79,9	1,56	72,6	2,01	79,7	1,71
	15	15,1	0,89	20,8	79,5	1,83	72,5	2,13	79,3	1,94
	18	12,4	0,95	23,9	66,9	1,97	65,6	2,18	66,2	2,05
Freya	KO	8,1	0,50	—*	80,0	1,04	—	—	—	—
	12	12,0	0,71	31,3	83,9	1,71	76,6	1,98	83,8	1,81
	15	12,0	0,86	32,7	79,0	1,90	70,5	2,12	77,9	2,04
	18	10,6	0,95	36,9	71,8	2,03	61,4	2,24	71,6	2,18
Domen × Freya	KO	6,3	0,48	—*	78,8	1,15	—	—	—	—
	12	15,3	0,92	12,5	78,5	1,83	72,1	2,05	77,1	1,98
	15	15,2	0,97	14,6	79,2	1,72	77,0	2,18	78,0	2,01
	18	14,6	0,96	15,6	75,6	2,09	70,6	2,12	75,1	2,15
Abessinische Gerste × Freya	KO	6,8	0,51	—*	85,5	1,30	—	—	—	—
	12	14,0	0,76	9,6	83,9	1,81	77,1	2,01	83,5	1,87
	15	13,3	0,85	18,7	84,0	1,72	75,7	2,17	83,3	1,99
	18	14,2	1,01	28,2	79,7	1,84	73,7	2,24	79,0	2,05

\* bei Kontrolle nicht ermittelt.

Halmzahl je Pflanze war hoch (Tab. 3); in den Kontrollparzellen schwankte sie zwischen 6 und 8, in den Bestrahlungsserien zwischen 10 und 16. Hier übertrafen die heterozygoten Populationen ihre Eltern durchschnittlich um 2,7 Triebe je Pflanze, wodurch wiederum, wenn auch nicht signifikant, ihre größere Strahlenresistenz zum Ausdruck kommt. Bei ihnen sind auch weniger Primärtriebe abgestorben als bei den Eltern. Übrigens waren die Primärtriebe immer etwas kürzer als die nachfolgenden. Im allgemeinen hatten sich die anfänglichen Entwicklungsunterschiede bis zur Reife fast aufgehoben. Die mittlere Halmlänge der Einzelpflanzen differierte zwischen den Bestrahlungs- und Kontrollserien nur wenig, entsprechend gering blieben auch die Unterschiede zwischen den Eltern und ihren Populationen.

**3.1.3 Fertilitätsverhältnisse in der  $M_1$ -Generation.** Infolge von Chromosomenmutationen ist die Fertilität der  $M_1$ -Pflanzen mehr oder weniger gestört. In unseren Versuchen ist sie um etwa 20% vermindert worden, wobei mit zunehmender Dosis nur ein geringer Abfall verbunden war. Eine Abhängigkeit zum Heterozygotiegrad scheint aber nicht vorzuliegen. Auszählungen an je 100 Primär- und Sekundärähren haben, wie Tab. 4 zeigt, keine signifikanten Unterschiede zwischen den Sorten und ihren Populationen ergeben. Die Fertilitätswerte liegen bei der Abessinische Gerste zwar unter den entsprechenden Populationszahlen, das gleiche trifft aber auch für die Kontrolle zu.

Die Primärähren der bestrahlten Gersten waren fast immer um einige Prozente steriler als die Sekundärähren. Da ihre Halme meist kürzer blieben und die Primärtriebe häufig vorzeitig zugrunde gingen, scheinen die Initialen des Haupthalmes auf eine Bestrahlung empfindlicher zu reagieren als die Embryo-

Tabelle 4. Die Fertilität von Primär- und Sekundärähren zweier Gerstenpopulationen und ihrer Eltern in der  $M_1$ -Generation nach Röntgenbestrahlung.

Versuchsglied	Röntgendosis in kr	Fertilität			
		im Verhältnis zur Blütenzahl		im Verhältnis zur Kontrolle	
		Primärähre	Sekundärähre	Primärähre	Sekundärähre
$F_2$ -Population Domen $\times$ Freya	KO	96,6*	—	100,0	—
	12	77,0	79,3	79,9	82,1
	15	71,9	78,2	74,4	81,0
	18	71,0	79,1	73,5	81,9
Domen	KO	93,1*	—	100,0	—
	12	79,8	80,3	85,7	86,3
	15	74,4	75,8	79,9	80,9
	18	68,5	74,4	73,6	79,9
Freya	KO	95,0*	—	100,0	—
	12	76,5	72,7	80,5	76,5
	15	74,0	79,4	77,9	83,6
	18	69,0	71,3	72,6	75,1
$F_2$ -Population Abessinische Gerste $\times$ Freya	KO	96,7*	—	100,0	—
	12	86,9	86,6	89,9	89,6
	15	77,6	78,8	80,2	81,5
	18	75,0	71,2	77,6	73,6
Abessinische Gerste	KO	89,7*	—	100,0	—
	12	64,5	66,1	71,9	73,7
	15	63,6	62,6	70,9	69,8
	18	61,6	64,7	68,7	72,1

\* ohne Trennung zwischen Primär- und Sekundärähren.

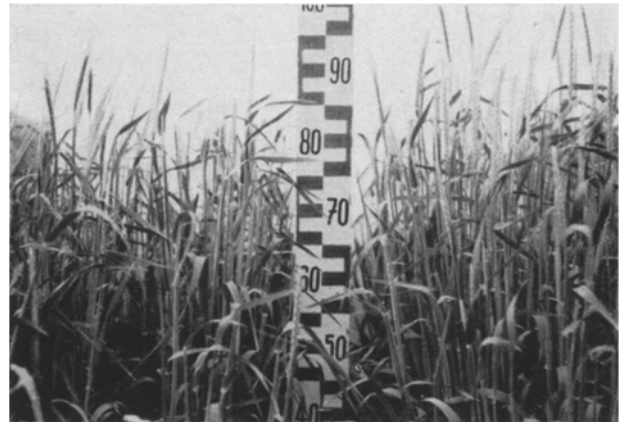


Abb. 2a.  $F_2$ -Population Abessinische Gerste  $\times$  Freya.

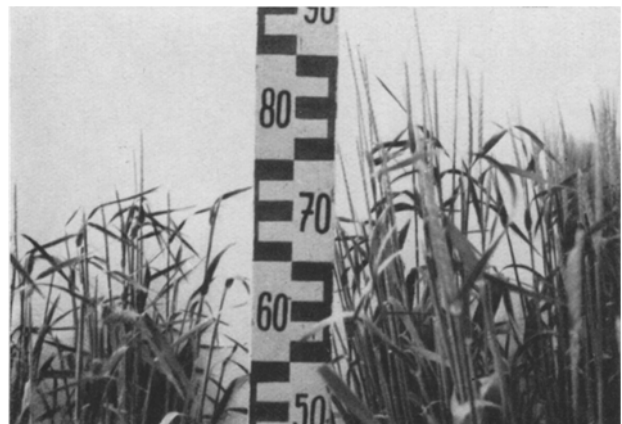


Abb. 2b. Abessinische Gerste.

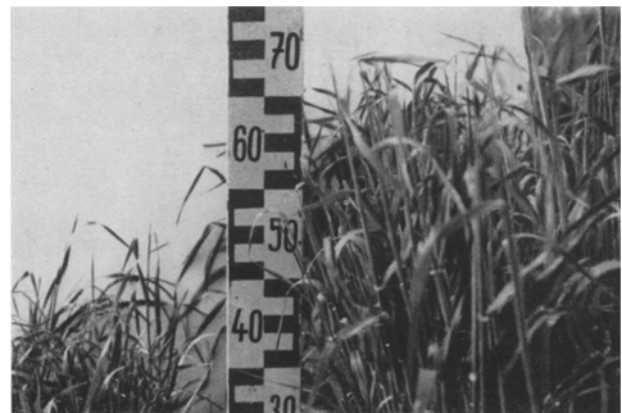


Abb. 2c. Freya.

Abb. 2. Wachstum und Entwicklung der  $M_1$ -Generation homo- und heterozygoter Gersten nach Röntgenbestrahlung am 23. 6. 1962 (Freilandaufwuchs). Links: 18 kr; rechts: Kontrolle.

Initialzellen der Bestockungstriebe (RÖBBELEN, 1962). Die Haupthalme der Populationen waren, gemessen an ihrer Tötungsrate, zwar weniger betroffen worden, hinsichtlich der Sterilität ihrer Ähren bestanden aber keine Unterschiede zu den Eltern. Anscheinend verfügen die Populationspflanzen über ein stabileres Plasma, während die Zahl der Chromosomenmutationen bei den heterozygoten und homozygoten Genotypen etwa gleich geblieben ist.

### 3.2 Die Mutationsrate der $M_2$ -Generation

Die Chlorophyllmutationsrate der 24 Versuchsglieder (5 Eltern und 3 Populationen  $\times$  3 Röntgendosen) ist anhand von je 1000 Ährennachkommen-

Tabelle 5. *Prozentsatz mutierte M<sub>1</sub>-Ähren bei 5 Sommergerstensorten und ihren 3 F<sub>3</sub>-Kreuzungspopulationen nach Röntgenbestrahlung mit 12, 15 und 18 kr.*

Dosis in kr	% mutierte M <sub>1</sub> -Ähren			Differenz und Signifikanz zwischen Population und Eltern			
	Population Domen × Freya	Muttersorte Domen	Vatersorte Freya	Muttersorte Domen	Signifikanz	Vatersorte Freya	Signifikanz
12	3,55	3,20	3,49	0,35	—	0,06	—
15	4,33	3,62	3,84	0,71	++	0,49	—
18	5,49	4,10	4,23	1,39	++	1,26	++
M	4,45	3,64	3,85	0,81	++	0,60	+
	Abessinische Gerste × Freya	Abessinische Gerste	Freya	Abessinische Gerste		Freya	
12	3,72	3,40	3,49	0,32	—	0,23	—
15	5,00	3,72	3,84	1,28	++	1,16	++
18	6,28	3,88	4,23	2,40	++	2,05	++
M	5,00	3,67	3,85	1,33	++	1,15	++
	DFG St. 460 <sub>47</sub> × Certina	DFG St. 460 <sub>47</sub>	Certina	DFG St. 460 <sub>47</sub>		Certina	
12	5,42	5,00	4,38	0,42	—	1,04	++
15	5,83	5,63	5,21	0,20	—	0,62	+
18	6,25	5,83	5,83	0,42	—	0,42	—
M	5,83	5,49	5,14	0,34	—	0,69	+

GD 5% = 0,52      GD 1% = 0,70  
 ++ Signifikanz P = 99,0%  
 + Signifikanz P = 95,0%  
 — ohne Signifikanz

schaften ermittelt worden. Eine Ausnahme bilden die mehrzeiligen Gersten; sie konnten wegen ihrer höheren Tötungsrate nur mit je 500 Ähren geprüft werden. Ursprünglich waren die Ähren des Primärtriebes und eines Folgetriebes wegen der voneinander abweichenden Strahlensterilität getrennt geprüft worden. Die Mutationsraten unterschieden sich aber nicht voneinander, so daß in Tab. 5 nur das Gesamtergebnis wiedergegeben wird. Die von GAUL (1958) betonte Unabhängigkeit der Genmutationsfrequenz von der Rate der Chromosomenmutationen konnte auch von uns bestätigt werden.

Betrachtet man zunächst die Reaktion der verschiedenen Genotypen bei gleichen Röntgendosen, findet man bei der schwächsten Dosis (12 kr) nur in einem Fall einen signifikanten Unterschied zwischen einem Elter (Certina) und der entsprechenden Population. Mit zunehmender Bestrahlung steigen sowohl die Prozentzahlen mutierter M<sub>1</sub>-Ähren wie auch die Unterschiede zwischen den homozygoten und heterozygoten Varianten. Trotz ihrer geringeren physiologischen Schädigung in der M<sub>1</sub>-Generation ist die Mutationsrate der Populationen generell höher als bei den homozygoten Linien.

Die Unterschiede vergrößern sich erheblich, wenn man die Mutationsraten nach dem gleichen physiologischen Schädigungsgrad der M<sub>1</sub>-Generation bestimmt. Da die Versuchsglieder mit gestaffelten Dosen bestrahlt worden waren, konnte die DL 20 statistisch ermittelt werden. Die Mutationsrate stieg dosisproportional an, so daß sich auf grafischem Wege (WEBER, 1956) für jede Überlebensrate die entsprechende Mutationsfrequenz bestimmen ließ. In der

Tab. 6 sind die durch Interpolation gewonnenen Werte für die DL 20 zusammengestellt worden. Alle drei Populationen zeigen einen gut gesicherten Anstieg, der bei der Population DFG Stamm 460<sub>47</sub> × Certina gegenüber der Elternsorte Certina fast 100% beträgt. Ein Vergleich zwischen den beiden Eltern dieser Population zeigt aber auch deutlich, daß neben dem Heterozygotiegrad des Versuchsobjektes die Strahlensensibilität in der M<sub>1</sub>-Generation das Mutationsergebnis beeinflußt hat. Verwendet man wie in Tab. 5 die Röntgendosis als Maßstab, bewegen sich die Mutationsraten der beiden Eltern Certina und DFG Stamm 460<sub>47</sub> in gleicher Größenordnung. Ein Vergleich über die DL 20 zeigt aber eine Differenz von 1,95, die mit  $p < 0,01$  gesichert ist. Zwischen der Mutationsrate und der Strahlensensibilität besteht offensichtlich ein Zusammenhang.

### 3.3 Das Mutations-spektrum

In Vorversuchen (SIEGERT, 1965) ist für die Population DFG

Stamm 460<sub>47</sub> × Certina und ihre Eltern das Spektrum der Chlorophyllmutationen bestimmt worden. Wie die Tab. 7 zeigt, haben sich keine wesentlichen Unterschiede ergeben, so daß auf weitere Analysen verzichtet werden konnte.

Tabelle 6. *Die Chlorophyllmutationsrate in der M<sub>2</sub>-Generation für 3 Sommergerstenpopulationen (F<sub>3</sub>) und ihre Eltern bei errechneter DL 20.*

Population bzw. Elternsorte	% mutierte M <sub>1</sub> -Ähren	Differenz zur Population	Signifikanz
Domen × Freya	5,70		
Domen	3,75	1,95	++*
Freya	3,90	1,80	++
Abessinische Gerste × Freya	6,35		
Abessinische Gerste	3,50	2,85	++
Freya	3,90	2,45	++
DFG St. 460 <sub>47</sub> × Certina	6,20		
DFG Stamm 460 <sub>47</sub>	5,10	1,10	++
Certina	3,15	3,05	++

GD 1% = 0,70

\* ++ P = 99,0%

## 4. Diskussion

In der genetischen Literatur finden sich vereinzelt Hinweise, wonach heterozygote Genotypen stärker mutieren sollen als homozygote (BAUR nach STUBBE, 1934; HAGBERG, 1952; GUSTAFSSON et al. 1958). In anderen Untersuchungen sind die züchterisch unerwünschten, physiologischen Strahlenschäden der M<sub>1</sub>-Generation mit steigendem Heterozygotiegrad gemin-

dert worden (SARIC, 1957; NOTANI, 1961). Trotzdem wird in der Mutationszüchtung vorzugsweise homozygotes Ausgangsmaterial verwendet, um in den Spaltungsgenerationen die induzierten Mutationen unbeeinflusst von Rekombinationen zu erfassen.

In der vorliegenden Untersuchung war zunächst zu prüfen, ob heterozygote Populationen sich gegenüber einer Röntgenbestrahlung anders verhalten als ihre homozygoten Eltern und ob die Heterozygotie einen Einfluß auf die leicht faßbaren Strahlenwirkungen besitzt. Dies war in der Tat der Fall. Bereits in den Triebkraftprüfungen, die als Test für die zu verwendende Dosis gedient hatten, reagierten die heterozygoten Kreuzungspopulationen auf eine Bestrahlung mit einer geringeren Empfindlichkeit als ihre homozygoten Eltern. Um Fehlerquellen zu vermeiden, sind sekundäre Faktoren ( $H_2O$ -Gehalt, Korngröße, Alter der Samen), welche die Strahlenwirkung beeinflussen, möglichst einheitlich gehalten worden. Sowohl die geringere Anzahl aufgelaufener Pflanzen, die Unausgeglichenheit des Aufgangs wie auch die erheblich geminderte Wuchshöhe lassen deutlich eine größere Strahlenschädigung der homozygoten Eltern erkennen. In den Feldversuchen waren die fünf Elternsorten ebenfalls stärker von der Strahlenwirkung betroffen worden als ihre drei  $F_2$ -Populationen, was vor allem bei der höchsten Dosis (18 kr) deutlich zu erkennen war. Diese Befunde bestätigen die Ergebnisse von SARIC (1957) und NOTANI (1961), die an heterozygoten Maispopulationen mit steigendem Heterozygotiegrad eine geringere physiologische Schädigung in der  $M_1$ -Generation erhielten.

Für die Strahlenempfindlichkeit kommen sowohl Mutationen wie physiologische Schädigungen in Frage, ohne zunächst entscheiden zu können, welcher der beiden Faktorenkomplexe die größere Rolle gespielt hat. In diesem Zusammenhang ist es von Interesse, daß die Fertilität unseres Materials durch die Bestrahlung einheitlich gesenkt worden ist. Die Unterschiede im Sterilitätsgrad der  $M_1$ -Ähren zwischen Sorten und Populationen liegen im normalen Fehlerbereich. Wir möchten aus diesen Ergebnissen schließen, daß die Zahl der Chromosomenmutationen, welche auch die Strahlensterilität im wesentlichen bedingen, für beide Gruppen etwa gleich gewesen ist und deshalb die geringere physiologische Schädigung der heterozygoten  $M_1$ -Pflanzen mehr auf eine plasmatisch bedingte Resistenz zurückzuführen ist. Für einen weiteren indirekten Schluß dürfen wir die Tötungs- und Mutationsraten der beiden genotypischen Gruppen heranziehen. Nach GAUL (1963) läßt sich in grober Annäherung des wirklichen Geschehens sagen, daß bei hoher Tötungsrate ( $M_1$ ) und geringer Mutationsfrequenz ( $M_2$ ) die extrachromosomalen Schäden überwiegen. Im umgekehrten Fall soll das Plasma der  $M_1$ -Pflanzen nicht so stark in Mitleidenschaft gezogen sein. Unsere Populationen waren in der  $M_1$ -Generation weniger empfindlich und zeigten in der  $M_2$  eine höhere Mutationsrate als ihre Eltern, weshalb die geringeren physiologischen Effekte auf ein stabileres Plasma schließen lassen.

Tabelle 7. *Spektrum der Chlorophyllmutationen\* nach Röntgenbestrahlung einer Gerstenpopulation und ihrer Eltern in der  $M_2$ -Generation.*

Versuchsglied	Anteil Mutationen in % zur Gesamtheit					
	Albina	Viridis	Xantha	Alboviridis + Viridisalbina	Alboxantha + Xanthalba	Sonstige
DFG Stamm 460 <sub>47</sub>						
× Certina	43,7	38,7	5,3	3,5	5,3	3,5
DFG Stamm 460 <sub>47</sub>	46,2	36,0	2,9	7,7	5,1	2,5
Certina	46,4	39,0	7,3	4,9	2,4	0

\* System GUSTAFSSON nach HOLM (1954)

Möglicherweise sind hierfür latente Heterosiserscheinungen von Einfluß gewesen. Vielleicht sind im Zellkern heterosisbedingte Enzymaktivierungen erfolgt (STUBBE, 1964, briefliche Mitteilung), welche die physiologischen Strahlenschäden gemindert haben. Die Bedeutung der Heterozygotie wäre in diesem Falle mit der stabilisierenden Wirkung von Schutzstoffen zu vergleichen, wie sie in der Strahlenbiologie beispielsweise für Cystein bekannt sind. Zu einem der Heterozygotiewirkung analogen Ergebnis gelangte GAUL (1963) durch eine Zusatzbehandlung mit  $H_2S$ . Unter Verwendung von Schwefelwasserstoff konnte die physiologische Schädigung der Bestrahlungsgeneration stark gemindert werden, wodurch es möglich wurde, bei ähnlicher Überlebensrate der einfachen Bestrahlungsserie zu höheren Mutationsraten zu gelangen.

In unseren Versuchen war die Frequenz der Chlorophyllmutationen in den Kreuzungspopulationen bei den höheren Dosen stärker angestiegen als bei den Eltern. Bei der Annahme einer geringeren Strahlenempfindlichkeit wäre das Ergebnis wohl so zu interpretieren, daß infolge einer schwächeren Tötungsrate Mutationen, die einmal induziert worden sind, manifest werden, während sie bei den Homozygoten wegen des vorzeitigen Strahlentodes ihrer Träger nicht mehr in Erscheinung treten. Auf diese Weise wäre mit steigender Dosis auch eine höhere Mutationsrate als bei den homozygoten Genotypen zu erwarten.

Der Eindruck, daß die Heterozygotie der Loci auf das Plasma eine stabilisierende Wirkung ausübt haben kann, verstärkt sich, wenn wir die Ergebnisse unter Berücksichtigung gleicher Überlebensraten betrachten. Infolge ihrer geringeren Strahlensensibilität vertrugen die Populationen bis zur DL 20 höhere Dosen als ihre homozygoten Eltern, wodurch zugleich eine größere Frequenz an Chlorophyllmutationen ausgelöst wurde.

Die plasmatische Stabilität unserer Populationen ist sicher nicht der alleinige Grund für ihre höhere Chlorophyllmutationsrate. Die Tab. 8 zeigt nämlich, daß die beiden Eltern Freya und DFG Stamm 460<sub>47</sub> auf 14 kr mit der gleichen Überlebensrate von 20% reagiert haben, ihre Mutationsfrequenzen aber stark voneinander abweichen. Andererseits stimmen die Eltern Abessinische Gerste und Certina in ihrer Mutationsrate überein, obwohl die berechneten Röntgeneinheiten für die DL 20 sehr verschieden sind. Wenn also das eine Mal bei gleicher Strahlenempfindlichkeit verschiedene Mutationsraten erhalten werden, und in dem anderen Fall trotz unterschiedlicher Sensibilität die Mutationsfrequenzen gleich geblieben sind, scheint zwischen den nach einer Bestrahlung auftretenden physiologischen Effekten und der Mutabilität kein engerer Zusammenhang zu bestehen,

Tabelle 8. Röntgendosis in kr für „DL 20“ sowie Chlorophyllmutationsrate für 5 Sommergerstensorten und ihre Kreuzungspopulationen.

Versuchsglied	kr für DL 20	% mutierte M <sub>1</sub> -Ähren
Domen	13,9	3,75
Freya	14,0	3,90
Abessinische Gerste	14,2	3,50
DFG Stamm 460 <sub>47</sub>	14,0	5,10
Certina	9,0	3,15
Domen × Freya	18,2	5,70
Abessinische Gerste × Freya	18,3	6,35
DFG Stamm 460 <sub>47</sub> × Certina	17,7	6,20

Offenbar geht die größere Wirkung vom Genotypus aus, wobei sich sein Wirkungsspektrum sowohl auf die Strahlenempfindlichkeit als auch auf die Mutabilität selbst bezieht.

Betrachten wir unter diesem Gesichtspunkt das Verhalten der Kreuzungspopulationen, so finden wir sowohl hohe Strahlenresistenz als auch gesteigerte Genmutabilität. Da bei den homozygoten Linien der Genotyp den größeren Ausschlag für die Mutabilität ergeben hatte, neigen wir dazu, ein Gleiches für die Populationen anzunehmen. Wenn aber trotzdem die Kreuzungsnachkommen im Vergleich zu ihren Eltern eine höhere Mutationsrate ergeben haben, liegt es nahe, der Heterozygotie der Populationen eine mutationsfördernde Wirkung zuzuschreiben. K. und H. SAX (1963) haben ebenfalls von heterosisbedingter Strahlenresistenz gesprochen. In diesem Zusammenhang empfehlen sie sogar, Populationen zu bestrahlen und aus der M<sub>1</sub>-Generation die vitalsten Pflanzen auszuwählen, weil damit zugleich eine Selektion auf Heterosis verbunden sei.

Vielleicht unterscheiden sich die beiden Thesen, stabilisierende Wirkung der Heterozygotie auf das Plasma und sensibilisierender Effekt auf die Gene, nicht einmal so sehr voneinander, wie es auf den ersten Blick scheinen mag. Sollte mit der Heterozygotie tatsächlich eine Enzymaktivierung verbunden sein, wäre der Gedanke gar nicht so abwegig, daß damit eine gewisse Stabilisierung des Plasmas verbunden ist, während gleichzeitig die Genloci labiler werden und mit einer gesteigerten Mutationsrate reagieren.

Ungeachtet dessen unterstützen unsere Ergebnisse eine seit langem erhobene Forderung BECKERS (1959), zur Mutationszüchtung mehr als bisher heterozygotes Ausgangsmaterial zu benutzen. Die Bedeutung heterozygoter Genotypen für Mutationsversuche beruht nicht allein in der Erhöhung der Mutationsrate. Dies kann mit Chemikalien ebenfalls erreicht werden. Bei der Verwendung heterozygoter Genotypen ist möglicherweise die Selektionsbasis für wirtschaftlich wertvolle Mutanten erweitert. Es wäre jedenfalls denkbar, daß im Verlauf der Rekombination einzelne mutierte Gene in ein für sie passenderes Genmilieu gelangen. Man darf daher mit der Möglichkeit rechnen, daß aus bestrahlten Populationen mit großer Wahrscheinlichkeit Neukombinationen entstehen können, in denen unerwünschte pleiotrope Nebenwirkungen mutierter Gene abgeschwächt oder gar auf-

gehoben sind. KRULL und FREY (1961) haben 2 Haferarten und ihr F<sub>2</sub>-Saatgut mit Neutronen bestrahlt. In der M<sub>2</sub>-Generation war für einzelne quantitative Merkmale eine zusätzliche Erhöhung der genetischen Varianz von 50% eingetreten.

### 5. Zusammenfassung

An 5 ± reinen Gerstensorten und 3 ihrer F<sub>2</sub>-Populationen wurde die Frage geprüft, ob homozygote und heterozygote Genotypen auf eine Röntgenbestrahlung gleich oder verschieden reagieren.

In der M<sub>1</sub>-Generation waren die Populationen in bezug auf Keimschädigung, Wuchsdepression und Tötungsrate weniger strahlensensibel als ihre Eltern. Dagegen ist die Zahl der Chromosomenmutationen — gemessen an der Sterilität der M<sub>1</sub>-Ähren — gleich geblieben.

In der M<sub>2</sub>-Generation haben die Heterozygoten vor allem bei gleicher Überlebensrate (DL 20) eine höhere Frequenz an Chlorophyllmutationen ergeben. Das Mutationsspektrum ist nicht verändert worden.

Die geringere physiologische Schädigung der Populationen in der M<sub>1</sub>-Generation wird durch ihre vermutlich höhere Stabilität des Plasmas erklärt, die starke Mutabilität als Folge einer größeren Labilität der Genloci gedeutet. Beide Ergebnisse stehen in ursächlichem Zusammenhang mit der stärkeren Heterozygotie der F<sub>2</sub>-Populationen.

### Literatur

1. BECKER, G.: Darwin und die Pflanzenzüchtung. Ber. u. Vortr. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin, 4. Festschr., 99–113 (1959).
2. GAUL, H.: Über die gegenseitige Unabhängigkeit der Chromosomen- und Punktmutationen. Z. Pflanzenzücht. 40, 151–188 (1958).
3. GAUL, H.: Mutationen in der Pflanzenzüchtung. Z. Pflanzenzücht. 50, 194–307 (1963).
4. GUSTAFSSON, Å., und D. v. WETTSTEIN: Mutationen und Mutationszüchtung. Handb. Pflanzenzücht. Grundlagen Pflanzenzücht. 1, 612–731. Berlin-Hamburg: Paul Parey 1958.
5. HAGBERG, A.: Heterosis in F<sub>2</sub>-combinations in *Galeopsis* II. Hereditas (Lund) 38, 221–245 (1952).
6. HOLM, G.: Chlorophyll mutations in barley. Acta Agric. Scand. 4, 457–470 (1954).
7. KRULL, C. F., and K. FREY: Genetic variability in oats following hybridization and irradiation. Crop Sci. 1, 141–146 (1961).
8. NOTANI, N. K.: A study of differences in the radiosensitivity of some inbreds and hybrids of maize. Effects of ionizing radiations on seeds, 475–484. Wien: Internat. Atomic Energy Agency 1961.
9. RIEGER, R., und H. BÖHME: Strahleninduzierte Mutagenese — Gesichtspunkte des Genetikers. Abh. Dtsch. Akad. Wiss. Berlin, Kl. Med. Nr. 1, 38–62 (1962).
10. RÖBBELEN, G.: Über Unterschiede in den genetischen Folgen einer Röntgenbestrahlung verschiedenartiger Pflanzenzellen. Untersuchungen an *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Z. Vererbungslehre 93, 127 bis 153 (1962).
11. SARIC, M. R.: Einfluß von Röntgenbestrahlung auf Maissamen mit unterschiedlichem Heterozygotiegrad. Ber. Akad. Wiss. UdSSR 116, 1026–1028 (1957).
12. SAX, K., and H. J. SAX: The effect of chronological and physiological aging of onion seeds on the frequency of spontaneous and X-ray induced chromosome aberrations. Radiation Botany 4, 37–41 (1963).
13. SIEGERT, W.: Untersuchungen über die Wirkung einfacher und wiederholter Röntgenbestrahlung auf homozygote Elternvarietäten und ihre Kreuzungspopulationen an Sommergerste (*Hordeum vulgare* L.). Diss. Jena 1965.
14. STUBBE, H.: Entwicklung und Stand der Mutationsforschung in der Gattung *Antirrhinum*. Naturwiss. 22, 260–264 (1934).
15. WEBER, E.: Grundriß der biologischen Statistik. Jena: Gustav Fischer 1956.