

DENKER: Zur Bestimmung der Oxalsäure im Spinat. *Ind. Obst- und Gemüseverwertung* 47, 250–251 (1962). — 7. LEHMANN, E., und W. GRÜTZ: Zur Methode der Oxalsäurebestimmung in Pflanzen. *Z. f. Pflanzenernährung und Düngung und Bodenkunde* 61, 77–86 (1953). — 8. LÜDECKE, H., und J. FEYERABEND: Beiträge zum Oxalsäuregehalt der Zuckerrübe. *Zucker* 9, 569–575 (1956). — 9. SCHARRER, K., und J. JUNG: Weitere Untersuchungen über Beziehungen zwischen Nährstoffversorgung und Oxalsäurebildung im Zuckerrüben- und Mangoldblatt. *Z. Pflanzenern., Düng., Bodenkunde* 66, 1–18 (1954). — 10. SCHUPHAN, W.: 10-Jahresbericht (1. Oktober 1951–31. Dezember 1961) Bundesanstalt für Qualitätsforschung pflanzl. Erzeugnisse (BAQ), Geisen-

heim-Rheingau (1961). — 11. SCHUPHAN, W., und I. WEINMANN: Der Oxalsäuregehalt des Spinates als Maßstab für seinen Wert als Nahrungsmittel. *Qualitas Plantarum et Materiae Vegetabiles*, Volumen V. Den Haag 1958. — 12. v. SENGBUSCH, R., und A. TIMMERMANN: Die Bildung von Calciumoxalatmikrosteinen im menschlichen Harn und ihre Veränderung durch diätetische und medikamentöse Maßnahmen. *Urol. Int.* 5, 218–231 (1957). — 13. v. SENGBUSCH, R., und A. TIMMERMANN: Kristalline Vorstadien der Calciumoxalatsteine im menschlichen Harn. *Deutsche Med. Wochenschr.* 13, 501–504 (1958). — 14. SÜCKER, I.: Harnsteinanalyse mit Hilfe physikalisch-chemischer Methoden, speziell Infrarotspektroskopie. *Ärztl. Lab.* 9, 260–269, 306–314 (1963).

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

Die Häufigkeit von Chlorophyllmutationen nach Röntgenbestrahlung eines heterozygoten M_2 -Saatgutramsches bei Gerste*

Von E. KEPPLER und W. SIEGERT

Mit 1 Abbildung

1. Einleitung

In einer vorhergehenden Arbeit hatten wir über Mutationsversuche an Kreuzungspopulationen von Sommergerste berichtet. Drei F_2 -Generationen waren gegenüber Röntgenstrahlen resistenter und hatten in der M_2 -Generation mehr Chlorophyllmutationen ergeben als ihre \pm homozygoten Eltern. Beide Ergebnisse sind als Heterozygotieeffekte gedeutet worden (KEPPLER u. SIEGERT, 1965).

Diese These läßt sich stützen, wenn der Nachweis gelingt, daß Individuen mit geringerem Heterozygotiegrad in ähnlicher Weise reagieren wie die polygenen Hybriden in den obigen Versuchen. Das genotypische Milieu kann in einem solchen Fall vernachlässigt werden, weil im Vergleich zu den polyhybriden Nachkommen extrem verschiedener Kreuzungspartner mono- oder digen Heterozygote sich von ihren Eltern nur wenig unterscheiden.

Für die gestellte Frage eignen sich F_1 -Generationen, die aus Kreuzungen zwischen reinen Linien und ihren zugehörigen Mutanten hervorgehen, wenn Bastardsamen technisch einfach zu gewinnen sind. Das ist bei Gerste nicht der Fall. Als geeigneter Ersatz haben sich aber die aus den Mutationsversuchen hervorgegangenen M_2 -Generationen angeboten, die von den „reinen“ Linien stammten, welche als Eltern für die früheren Kreuzungspopulationen gedient hatten. Unter der Annahme, daß eine strahleninduzierte Chlorophyllmutation monogen bedingt ist, wäre in der M_2 -Generation eines Selbstbefruchters bei einer gegebenen Zahl mutierter Pflanzen die doppelte Zahl heterozygoter Individuen zu erwarten.

Die Anzahl Heterozygoter läßt sich anreichern, wenn ein M_2 -Ramsch aus Restsaatgut von mutierten M_1 -Ähren gebildet wird. Der theoretisch zu fordernde Anteil von 50% wird aus mancherlei Gründen zwar nicht erreicht, er ist aber gegenüber einem Ramsch, der aus Saatgut zufällig gewählter M_1 -Ähren hervorgeht, erheblich gesteigert.

Die Heterozygotie von Mehr-Korn-Ramschen bezieht sich natürlich nicht nur auf Gene, die den Chlorophyllapparat beeinflussen. Schließt man Vital- und besonders Kleinmutationen ein, ist für die Gesamtheit sogar ein beträchtliches Maß an Heterozygotie gegeben, welche sich für das einzelne Glied aber vorzugsweise auf ein oder wenige Genpaare beschränkt. In solchen Ramschen ist die Strahlenreaktion über Chlorophyllmutationen gut zu bestimmen, weil „Aa“-Samen bereits in der Bestrahlungsgeneration ($M_{2/1}$) zu Rezessiven führen, falls das dominante Allel mutiert ist. Gemäß unserer These müßte bei heterozygoten Ramschen die Chlorophyllmutationsrate in der $M_{2/1}$ -Generation bereits ansteigen. Die Analyse wird durch Einschluß der nachfolgenden $M_{3/2}$ -Generation vervollständigt. Im Vergleich mit der M_3 -Generation, die aus der zugehörigen einfachen Bestrahlung hervorgegangen ist, und einer gleichzeitig mit der $M_{2/1}$ -Generation bestrahlten Kontrollvariante erlaubt sie auch Aussagen, ob die Wirkung der zweiten Bestrahlung der einfachen entspricht oder sie überschreitet.

FREISLEBEN und LEIN (1944) hatten sich bereits zu Beginn der Mutationszüchtung dafür ausgesprochen, die Bestrahlung ein oder mehrere Male zu wiederholen, um den „Mutationsdruck“ zu verstärken. In jüngster Zeit ist diese Methode mit Erfolg verwendet worden (HOFFMANN u. ZÖSCHKE, 1955; STEUCKARDT, 1960; HOFFMANN und WALTHER, 1961), wobei z. T. außergewöhnlich hohe Mutationsfrequenzen erhalten wurden. Im einzelnen ist nicht bekannt, ob lediglich additive Effekte oder auch andere Ursachen den starken Anstieg bedingt haben. Im Rahmen unserer Versuche sollte daher auch geprüft werden, ob die Heterozygotie, die in mehrmals bestrahlten Ramschen ebenfalls zunimmt, entsprechend unserer Vorstellung als ein die Mutabilität beeinflussender Faktor angesehen werden darf.

2. Material und Methode

Von gut fertilen M_1 -Ähren der beiden mit 14 kr bestrahlten, mehrzeiligen Sommergerstensorten 'Cer-

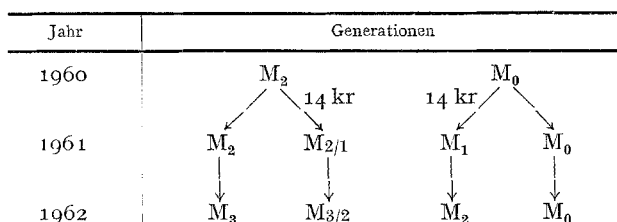
* Herrn Prof. Dr. R. SCHICK zum 60. Geburtstag gewidmet.

tina' und 'DFG*-Stamm 460₄₇' wurden 1960 7-Korn-Ramsche gebildet. Zum Vergleich und zur Erstbestrahlung sind entsprechende Ramsche von M₀-Pflanzen hergestellt worden (Versuch 1).

Eine zweite, auf die gleiche Weise gebildete Serie von Ramschen stammte lediglich von Restsaatgut mutierter M₁-Pflanzen beider Sorten ab, d. h. von Pflanzen, deren Nachkommen (n = 20) in einer vorhergehenden Prüfung Chlorophyllmutationen ergeben hatten (Versuch 2). Da jeweils 2 Ähren je Pflanze für diesen Versuch geerntet worden waren, ist er noch einmal unterteilt worden, indem von nachweislich mutierten und scheinbar nicht mutierten M₁-Ähren je ein 7-Korn-Ramsch zur Bestrahlung und ein 3-Korn-Ramsch als Kontrolle gebildet wurden. Aus der letzten Ährengruppe entstanden Ramsche, die weniger Heterozygote enthielten als die ersten, wenn man davon ausgeht, daß in der Vorprüfung 20 Nachkommen nicht immer genügt haben, um Spaltungen mit Sicherheit auszuschließen. Als Kontrolle wurde ein Ramsch gebildet, der von nicht mutierten Pflanzen abstammte (Abb. 1).

Kontroll- und Wiederholungsbestrahlung sind jeweils mit 14 kr (Koch + Sterzel, 170 KV, 12,5 mm Alu-Filter) vorgenommen worden. Die Kennzeichnung der Generationen erfolgt wie bei HOFFMANN und WALTHER (1961), indem die neue Generationszahl der alten als Index beigegeben wird.

In beiden Serien standen in den einzelnen Jahren folgende Generationen zur Verfügung:



Von den bestrahlten Varianten (M₁, M_{2/1}) des Versuches 1 wurden jeweils 1000 Korn ausgesät. Die 7-Korn-Ramsche des Versuches 2 bestanden durchschnittlich aus 950, die entsprechenden 3-Korn-Ramsche aus 400 Samen (Aussaat: 12. 4. 61, Beetbreite: 100 cm, Reihenentfernung: 20 cm, Kornabstand: 2,5 cm).

Die Chlorophyllmutationsrate wurde im Gewächshaus an mit Erde überdeckten ungedroschenen Ähren bestimmt. Für die 8 Varianten des Versuches 1 sind 600, für die 6 Varianten des zweiten Versuches 400 Ähren je Prüfglied herangezogen worden. Als Bezugsgröße dienten teils die Prozentzahl mutierte Ähren, teils die Anzahl Mutanten je 100 Pflanzen.

3. Ergebnisse

Über Auflaufgeschwindigkeit, Entwicklungsverlauf und Überlebensraten ist an anderer Stelle berichtet wor-

* DFG = Dornburger Futtergerste

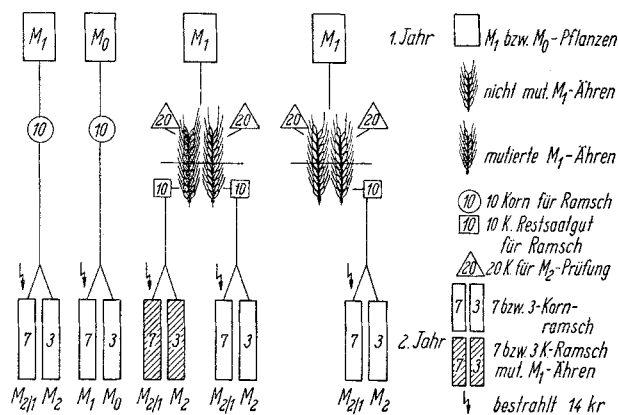


Abb. 1. Entstehungsweise von Mehr-Korn-Ramschen aus M₁- und M₀-Pflanzen (links), mutierten und „nicht“ mutierten M₁-Ähren gleicher Herkunft (Mitte) sowie aus nicht mutierten M₁-Pflanzen als Kontrolle (rechts).

den (SIEGERT, 1965). Relativ gesehen ist im Versuch 1 die M_{2/1}-Generation weniger strahlensensibel gewesen (M₂ = 100) als die M₁-Generation (Kontrolle = 100) (Tab. 1). Ob hier eine Parallele zu der geringeren Empfindlichkeit heterozygoter Kreuzungspopulationen erblickt werden darf, bleibt fraglich. Im Versuch 2 hätten nämlich die Relativzahlen mit abnehmendem Anteil Heterozygoter sinken müssen. Der Kontrollramsche war aber am wenigsten sensibel, obwohl er kaum Heterozygote besessen hat (Tab. 2). Möglicherweise war die verwendete Dosis für eine entsprechende Differenzierung zu gering.

3.1 Die Chlorophyllmutationsrate in der Behandlungsgeneration

In beiden Versuchsserien ist Erntegut von M₁-Pflanzen bestrahlt worden. Infolgedessen waren in der Anzuchtgeneration im wesentlichen nur Mutationen zu erwarten, die durch die erste Bestrahlung induziert worden waren. Trotzdem sind, wie die

Tabelle 1. Überlebensrate einer M₁- und M_{2/1}-Generation der Gerstensorte 'Certina' und des Zuchtstammes 460₄₇ nach Röntgenbestrahlung (14 kr).

Generation	Certina				DFG-Stamm 460 ₄₇			
	M ₀	M ₁	M ₂	M _{2/1}	M ₀	M ₁	M ₂	M _{2/1}
% Überlebende	95,0	70,6	64,4	54,3	95,0	68,1	76,0	66,2
relativ (unbestrahlte Kontrolle = 100)	100	74,3	100	84,3	100	71,7	100	87,1

Tabelle 2. Überlebensrate und Mutationsfrequenz (% mutierte Pflanzen von M_{2/1}-Mehr-Korn-Ramschen (MKR) mit unterschiedlichem Anteil heterozygoter Genotypen in der Behandlungsgeneration.

MKR aus M ₁ -Restsaatgut	Generation	Anzahl ausgelegte Samen	% geerntete Pflanzen		% mutierte Keimpflanzen
			absolut	relativ	
mutierter Ähren	M ₂	410	78,3	100,0	3,21
	M _{2/1}	984	57,7	73,7	5,96
„nicht“ mutierter Ähren	M ₂	410	83,4	100,0	0,71
	M _{2/1}	887	61,4	72,4	2,01
nicht mutierter Pflanzen (= Kontrolle)	M ₍₂₎	369	77,0	100,0	0,03
	M _(2/1)	1025	69,1	89,7	0,09

Tabelle 2 zeigt, in den Anzuchtbeeten der $M_{2/1}$ -Generationen bedeutend mehr Mutanten aufgetreten als in den entsprechenden M_2 -Kontrollparzellen.

Genaue Zahlen waren leider nicht zu erhalten, weil das Versuchsfeld in der fraglichen Zeit wegen starker Regenfälle nicht zu betreten war und bei der verspäteten Auszählung schon eine Reihe Mutanten eingegangen waren. Die Versuche wurden daher unter Gewächshausbedingungen wiederholt.

Hierzu stand aus überlagertem Saatgut der Versuchsserie 2 noch ein Rest Körner mutierter M_1 -Ähren zur Verfügung. 1250 Samen wurden neu bestrahlt, die übrigen 700 dienten als M_2 -Kontrolle. Außerdem war es möglich, aus dem M_1 -Erntegut 1961 des 'DFG-Stammes 460₄₇' einen 15-Korn-Ramsch zu bilden, der sich aus Restsaatgut von 126 Ähren zusammensetzte, die unter 3000 zuvor geprüften Ähren Chlorophyllmutationen ergeben hatten.

Hiervon sind 1000 Korn erneut bestrahlt worden, die restlichen 890 Samen bildeten die Kontroll- M_2 . Zur weiteren Ergänzung ist bestrahltes (M_1) und unbestrahltes (M_0) Normalsaatgut in den Versuch einbezogen worden. Beide Versuche wurden im Interesse einer varianzanalytischen Auswertung in achtfacher Wiederholung angelegt (Aussaat in Handkästen, Anordnung der Kästen in Blockanlage).

Über die Ergebnisse dieser beiden Zusatzversuche gibt die Tabelle 3 Auskunft. Während die M_0 - und M_1 -Kontrollen erwartungsgemäß übereinstimmen und praktisch frei von Mutanten sind, differieren die Mutantenprozent zwischen den M_2 - und $M_{2/1}$ -Generationen mit einer hohen Signifikanz von $p < 0,1\%$. Außerdem enthielt die $M_{2/1}$ -Generation im Gegensatz zur M_2 -Kontrolle eine Anzahl grün-weiße und grün-gelbe (xantha) Chlorophyllchimären. Das Ergebnis, welches die Feldbeobachtungen vollauf bestätigt, deutet darauf hin, daß Genotypen, die für eine Chlorophyllmutation heterozygot waren, unter dem Einfluß der zweiten Bestrahlung mit überdurchschnittlicher Häufigkeit erneut mutiert sind und einen Umschlag von beispielsweise „Aa“ zu „aa“ erfahren haben. Daß wirklich heterozygote Genotypen getroffen worden sind, läßt sich direkt aus dem Auftreten von Chimären ablesen, bei denen sich lediglich einzelne Initialen von Blattsektoren genotypisch geändert haben.

3.2 Die Chlorophyllmutationsrate der $M_{2/3}$ -Generation

In den vorliegenden Versuchen können die M_2 -, M_3 - und $M_{3/2}$ -Generationen direkt miteinander verglichen werden. Die M_1 - und $M_{2/1}$ -Ramsche sind 1961 aus qualitativ gleichwertigen Bestrahlungen hervorgegangen, ihre M_2 - und $M_{3/2}$ -Generationen wuchsen 1962 zusammen mit der M_3 der Erstbestrahlung unter einheitlichen Bedingungen heran. Die Mutationsrate der $M_{3/2}$ -Generation setzt sich theoretisch wie folgt zusammen:

- 1) aus Mutanten, die von heterozygoten M_2 -Pflanzen der Erstbestrahlung abstammen und
- 2) aus Mutanten, die in der $M_{2/1}$ durch die Zweitbestrahlung ausgelöst worden sind.

Die Rate der ersten Gruppe ergibt sich aus der Mutationsfrequenz der M_3 -Generation, die der zweiten aus der Differenz zwischen der $M_{3/2}$ und M_3 . Als

Tabelle 3. *Mutationshäufigkeit von $M_{2/1}$ -Mehr-Korn-Ramschen (MKR) in der Bestrahlungsgeneration.*

MKR	Gene- ration	% Mu- tanten	Differenz $M_{2/1}$ - M_2	p-Wert der Differenz
aus mutierten Ähren 1960 (Certina + Stamm 460 ₄₇)	M_2	12,7		
	$M_{2/1}$	18,0	5,3	$< 0,1$
aus mutierten Ähren 1961 (DFG-Stamm 460 ₄₇)	M_2	13,34		
	$M_{2/1}$	17,11	3,77	$< 0,1$
Kontrolle (DFG-Stamm 460 ₄₇)	M_0	0,11		
	M_1	0,10		

Tabelle 4. *Chlorophyll-Mutationsrate (in % mutierte Ähren) der Gerstensorte 'Certina' und des Zuchtstammes 'DFG-Stamm 460₄₇' in der $M_{2/3}$ -Generation nach Zweitbestrahlung eines M_1 -Ähren-Ramsches.*

Sorte	Gene- ration	Dosis kr	% mu- tierte Ähren	Differenz $M_{3/2}$ - M_3 = M_2 -Zweit- bestrahlung	Differenz zwischen M_2 - Erstbestrahlung und M_2 -Zweit- bestrahlung
DFG-Stamm 460 ₄₇	M_0 M_2	Ko 14	— 6,50		
	M_3 $M_{2/3}$	14 14/14	3,15 10,80	7,65	1,05 *
Certina	M_0 M_2	Ko 14	0,50 6,70	$(M_2 - M_0)$ = 6,20	
	M_3 $M_{2/3}$	14 14/14	2,65 9,85	7,20	0,50 (1,00)

* $GD_5\% = 1,04$.

Kontrolle dient eine M_2 -Generation, die unter den gleichen Bedingungen wie die $M_{3/2}$ entstanden ist.

In Wirklichkeit ist aber die Frequenz der M_3 , die in der $M_{3/2}$ enthalten ist, um einen allerdings unbekannten Betrag niedriger als in der als Vergleich herangezogenen M_3 der Erstbestrahlung. Das erklärt sich daraus, daß in der $M_{2/1}$ -Generation schon einige heterozygote „Aa“-Genotypen, die in der $M_{3/2}$ Mutanten ergeben hätten, ausgefallen sind, weil sie bereits in der Bestrahlungsgeneration zu letalen „aa“-Chlorophyllmutanten induziert wurden.

Die für die Versuchsgruppe 1 in Tabelle 4 mitgeteilten Daten ergeben keinen signifikanten Hinweis für eine höhere Mutabilität heterozygoter Genotypen. Die M_2 -Werte, die für die Neubestrahlung errechnet worden sind, weichen nicht bedeutend genug von den Frequenzen der Kontroll- M_2 ab. Erst- und Zweitbestrahlungen sind einander gleichwertig, ihre gemeinsame Wirkung ist additiv. Die wirklichen Verhältnisse wären leichter zu überschauen, wenn entsprechende Versuche mit vitalen Mutanten möglich wären, weil dann kein durch Letalität verursachtes Defizit zu berücksichtigen wäre.

Die Tabelle 5, in der die Ergebnisse niedergelegt sind, die sich auf die zweite Versuchsserie beziehen, ist ebenfalls im Sinne einer additiven Wirkung zu interpretieren. Im Hinblick auf die bereits in der $M_{2/1}$ -Generation eingetretenen Verluste sind die Differenzen zwischen den drei verschiedenen Ramschen verständlich.

Tabelle 5. *Mutationsfrequenz von Mehr-Korn-Ramschen (MKR) mit unterschiedlichem Anteil heterozygoter Genotypen in der Spaltungsgeneration.*

MKR aus M_1 -Restsaatgut:	Generation	% mutierte Ähren	$M_{3/2}$ - M_3 = Mutationsrate nach Zweitbestrahlung	Differenz zur Kontrolle
mutierter Ähren	$M_{3/2}$ M_3	14,0 10,3	3,7	-1,0
„nicht“ mutierter Ähren	$M_{3/2}$ M_3	6,7 2,3	4,4	-0,3
nicht mutierter Pflanzen (= Kontrolle)	$M_{(3/2)}$ $M_{(3)}$	5,0 0,3	4,7	

4. Diskussion

Der erste Bericht über die Wirkung von Röntgenstrahlen auf heterozygote Genotypen (KEPPLER u. SIEGERT, 1965) hatte sich auf Kreuzungspopulationen bezogen, deren Individuen alle mehr oder weniger stark heterozygot waren. Die vorliegenden Untersuchungen beschränken sich auf Mutationsramsche, in denen einzelne oder viele Populationsglieder nur für ein oder wenige Genpaare heterozygot sind. Die Versuche stellen gewissermaßen ein vereinfachtes Modell der früher beschriebenen dar. Die Frage lautete, ob Genotypen mit geringerem Heterozygotiegrad gegenüber reinen Linien eine ähnlich abgewandelte Strahlenreaktion zeigen wie stark heterozygote Individuen aus Kreuzungspopulationen.

Die an drei Kreuzungspopulationen nachgewiesene Zunahme der physiologischen Resistenz gegen Röntgenstrahlen läßt sich bei den Mutationsramschen nicht reproduzieren. Im Versuch 1 ist allerdings eine gewisse Tendenz vorhanden. Relativ sind die Überlebensraten der Mehr-Korn-Ramsche nach der Bestrahlung weniger stark gesunken als bei ihren reinen Linien, obwohl im M_2 -Ramsch ein Teil der heterozygoten Genotypen bereits in der Behandlungsgeneration letal wurde (Tab. 1). In der Versuchsserie 2 setzt sich diese Tendenz aber nicht fort. Die Überlebensrate hätte sonst bei den M_1 -Ramschen aus nicht mutierten Pflanzen am niedrigsten sein müssen, sie erreichte in Wirklichkeit aber die höchsten Prozentwerte. Offenbar wirkt die Heterozygotie vorzugsweise nur dann stabilisierend auf das Plasma, wenn wie bei den Kreuzungspopulationen Heterosiseffekte hinzutreten. Möglicherweise ist auch die verwendete Strahlendosis (14 kr) zu gering gewesen, bei den Kreuzungspopulationen trat die Plasmaresistenz erst bei höheren Dosen klar in Erscheinung.

Auf die Frage, ob manche heterozygote Genotypen nach einer Röntgenbestrahlung stärker zu Mutationen neigen als homozygote, kann in beschränktem Umfang positiv geantwortet werden. Mehr-Korn-Ramsche, welche zu gewissen Anteilen Genotypen enthalten, die für Merkmale des Chlorophyllapparates heterozygot sind, scheinen als Test für die Labilität ihrer Gene besonders geeignet zu sein. Die Folgen einer zweiten Induktion sind bereits in der Bestrahlungsgeneration zu erkennen, falls das dominante Allel eines für Chlorophyllmutationen heterozygoten Genotyps getroffen wird. Jedenfalls ist in mehreren voneinander unabhängigen Versuchen die Rate der

Chlorophyllmutanten in der $M_{2/1}$ -Generation erheblich angestiegen, obwohl normalerweise genetische Effekte in der M_1 noch nicht sichtbar werden. Eine weitere Stütze ergibt sich aus dem verstärkten Auftreten grün-weißer und grün-gelber Blattchimären. Aus der Tatsache, daß grün-weiß und grün-gelb gestreifte Mutanten aufgetreten sind, ist auch zu schließen, daß der Umschlag aus dem dominanten in den rezessiven Zustand für mehrere Gene des Chlorophyllapparates zutrifft.

Die Ergebnisse der Tabelle 3 lassen vermuten, daß durch die zweite Bestrahlung mehr heterozygote Genotypen getroffen worden sind, als aus Zufallsgründen zu erwarten war. Solange nicht bekannt ist, wieviel heterozygote Pflanzen ein Ramsch enthält, ist der Beweis für diese Vermutung nur über entsprechende Schätzwerte zu erbringen. Die Ergebnisse stützen sich u. a. auf M_1 -Pflanzen, die 1961 herangewachsen waren und in der Nachkommenschaft 5,49% mutierte Ähren ergeben hatten. Von den verbliebenen Ähren wurden weitere 3000 nach Abnahme von 15 Korn geprüft. Aus dem betreffenden Restsaatgut mutierter M_1 -Ähren entstand ein 15-Korn-Ramsch, der zur Hälfte bestrahlt und zur Hälfte als Kontrolle verwendet wurde. Die Kontrolle hatte auf 1000 Pflanzen 133 Mutanten, die $M_{2/1}$ 171 ergeben (Tab. 3). Die Häufigkeit, mit der die Heterozygotenklasse in diesem Ramsch vertreten war, läßt sich durch die folgenden Annahmen abgrenzen:

1. 601 AA : 266 Aa : 133 aa
2. 289 AA : 578 Aa : 133 aa
3. 133 AA : 734 Aa : 133 aa.

Bei der ersten Berechnung ist von einer gegebenen Zahl Mutanten auf die doppelte Zahl heterozygoter Individuen geschlossen worden, ohne das Rezessivdefizit zu berücksichtigen. Die zweite, vermutlich sinnvollste Rechnung bezieht sich auf die normalen Phänotypen, von denen zwei Drittel heterozygot sein sollen. Im dritten Fall sind die beiden Homozygotenklassen mit gleichen Anteilen vertreten.

Würde Saatgut dieser genotypischen Zusammensetzung bestrahlt und wiederum zu 5,49% * mutieren, müßten der $M_{2/1}$ -Generation im ersten Fall 7,3, im zweiten 15,9 und im letzten 20,2 Mutanten hinzugezählt werden, wenn die heterozygoten Genotypen nicht häufiger getroffen werden als die homozygoten. Dabei ist angenommen, daß die Trefferwahrscheinlichkeit für beide Allele gleich groß ist und Aa-Genotypen mit einer Häufigkeit von 2,75% aa-Mutanten ergeben. In unserem Versuch hat die Mutantenzahl aber um 38 zugenommen, was bedeutet, daß selbst in dem wenig wahrscheinlichen dritten Fall unserer Berechnung, in welchem die Heterozygotenklasse am stärksten vertreten ist, die dominanten Allele mit einer höheren Wahrscheinlichkeit (5,1%) getroffen worden sind als zu erwarten war (2,75%).

In diesem Zusammenhang ist es notwendig, an Hand der $M_{3/2}$ -Ergebnisse die Frage noch einmal zu berühren, ob die Wirkung der Zweitbestrahlung der ersten entspricht oder ob andere Verhältnisse vorliegen. STEUCKARDT (1960) hatte nach Wiederholungsbestrahlungen bei Hirse keine befriedigende Ant-

* Durch ein Versehen ging die Kontroll- M_2 verloren, so daß die durch die zweite Bestrahlung induzierte Mutationsrate (= % mutierte Ähren) nicht bekannt ist.

wort finden können, weil ihm die entsprechenden Kontrollvarianten fehlten. Leider eignen sich Chlorophyllmutationen nicht sehr gut, die gestellte Frage zu beantworten. Erstens scheiden M_2 -Mutanten für die nachfolgende Generation aus und zweitens können, wie oben gezeigt wurde, heterozygote Genotypen in der $M_{2/1}$ -Generation bereits rezessiv werden. Dadurch wird der M_2 -Anteil an Mutanten in zweimal bestrahlten $M_{3/2}$ -Generationen niedriger als in einfachen M_2 -Ramschen. Unter dieser Voraussetzung wird die Gleichung $M_{3/2} - M_2 = \text{Mutationsrate der Zweitbestrahlung}$ problematisch. Im Versuch 1 (Tab. 4) haben beide Sorten Werte ergeben, die über eine additive Wirkung hinausgehen. Obwohl nur in einem Fall die Grenzdifferenz von 5% schwach überschritten wird, zeigt sich doch wenigstens eine Tendenz, die in Richtung der $M_{2/1}$ -Befunde liegt. Aus diesem Grunde möchten wir die Möglichkeit nicht ganz ausschließen, daß in heterozygoten Mutationsramschen Wiederholungsbestrahlungen mehr als additiv wirken.

In den Mutationsramschen der Versuchsserie 2 wurde mit steigendem Anteil Heterozygoter in der neuen M_2 -Generation eine Abnahme der Mutationsfrequenz beobachtet (Tab. 5). Das war zu erwarten, wenn die Heterozygoten zum Teil schon in der Bestrahlungsgeneration ausfallen, wodurch die Mutationsrate der $M_{3/2}$ -Generation gesenkt wird. Die relativ geringen Unterschiede scheinen aber darauf hinzuweisen, daß in dem aus nachweisbar mutierten Ähren bestehenden Ramsch das Defizit durch zusätzliche Mutationen verringert worden ist.

Bei den Versuchen wurde in Anlehnung an die früheren Ergebnisse von der Annahme ausgegangen, daß einfache Heterozygotie die Mutagenese in ähnlicher Weise stimuliert wie die polygene komplizierter Kreuzungspopulationen. Für einen zwingenden Beweis reichen die Versuchsdaten nicht aus. Allenfalls lassen sich schwache Tendenzen für diese Annahme konstruieren. Die früheren Befunde sind vorwiegend auf Heterosiseffekte zurückgeführt worden, mit denen vermutlich Enzymreaktionen verbunden waren, welche die Resistenz des Plasmas gegen Röntgenstrahlen erhöht und die Gene in einen labilen Zustand versetzt haben. Nach den angestellten Berechnungen scheinen die dominanten Allele der für Chlorophyllmutationen heterozygoten Genotypen des M_1 -Ramsches ebenfalls labiler zu sein. Jedenfalls haben sie auf eine zweite Bestrahlung entsprechend stark reagiert. Die Ergebnisse sind in gewisser Weise mit einer somatischen Konversion zu vergleichen (HAGEMANN, 1958), wobei der Umschlag des dominanten Allels in sein rezessives allerdings noch eines Anstoßes bedurft hat, der durch die zweite Bestrahlung ausgelöst wurde. Andererseits kann man sich auch vorstellen, daß die zweite Bestrahlung mutagen wir-

kende, biochemische Verhältnisse schafft, die durch die vorhergehende bereits eingeleitet worden sind.

5. Zusammenfassung

Im Anschluß an Mutationsversuche mit stark heterozygoten Gerstenpopulationen sollte geprüft werden, ob einfach heterozygote Genotypen ebenfalls die strahleninduzierte Mutagenese beeinflussen. Zu diesem Zweck sind Mehr-Korn-Ramsche aus Erntegut von M_1 -Ähren zweier Gerstensorten gebildet und ein zweites Mal mit 14 kr bestrahlt worden. Solche Ramsche enthalten zu gewissen Anteilen einfach heterozygote Genotypen und können gegenüber Kreuzungspopulationen als vereinfachtes Heterozygotie-Modell betrachtet werden. Im einzelnen sind folgende Ergebnisse erzielt worden:

1. Im Gegensatz zu den resistenteren Kreuzungspopulationen erweisen sich Mehr-Korn-Ramsche, welche einfach heterozygote Genotypen enthalten, nicht weniger strahlensensibel als entsprechende reine Linien.
2. In der $M_{2/1}$ -Generation sind bedeutend mehr Chlorophyllmutanten aufgetreten als in der zugehörigen M_2 -Generation.
3. Die durch die zweite Bestrahlung induzierte Mutationsrate (% mutierte Ähren) entspricht unter Berücksichtigung vergleichbarer M_2 - und $M_{3/2}$ -Generationen der Wirkung einer ersten Bestrahlung. Beide Bestrahlungen wirken zusammen additiv.
4. Daß die Mutationsfrequenz in heterozygoten Ramschen durch zusätzliche Faktoren (Heterozygotie?) erhöht wird, ist zwar der Tendenz nach angedeutet, statistisch aber nicht zu sichern.

Literatur

1. FREISLEBEN, R., und A. LEIN: Möglichkeiten und praktische Durchführung der Mutationszüchtung. Kühn-Archiv 60, 211–225 (1944).
2. HAGEMANN, R.: Somatische Konversion bei *Lycopersicon esculentum* Mill. Z. f. Vererbungslehre 89, 587–613 (1958).
3. HOFFMANN, W., und F. WALTHER: Die Wirkung von Mehrfachbestrahlungen auf die Mutabilität eines Ein-Korn-Ramsches. Z. f. Pflanzenzüchtg. 45, 361–388 (1961).
4. HOFFMANN, W., und U. ZOSCHKE: Röntgenmutationen beim Flachs (*Linum usitat.*). Der Züchter 25, 199–206 (1955).
5. KEPPLER, E., und W. SIEGERT: Die Wirkung einer Röntgenbestrahlung auf Kreuzungspopulationen in der M_1 - und M_2 -Generation bei Gerste. Der Züchter 35, 50–56 (1965).
6. SIEGERT, W.: Untersuchungen über die Wirkung einfacher und wiederholter Röntgenbestrahlung auf homozygote Eltern-Varietäten und ihre Kreuzungspopulationen an Sommergerste (*Hordeum vulgare* L.). Diss. Jena, 1965.
7. STEUCKARDT, R.: Untersuchungen über die Wirkung von Röntgenstrahlen auf Rispenhirse (*Panicum miliaceum* L.) nach einmaliger und mehrfacher Bestrahlung. II. Die Chlorophyllmutationsrate und das Mutationsspektrum nach mehrfach wiederholter Bestrahlung. Z. f. Pflanzenzüchtg. 43, 297–322 (1960).