

## Genphysiologie quantitativer Merkmale bei *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

### Teil 3. Dauermodifikation in der Pleiotropie bei homoalleler Genwirkung<sup>1</sup>

A. R. KRANZ

Botanisches Institut der Johann Wolfgang Goethe-Universität, Frankfurt am Main (BRD)

#### Physiological Genetics of Quantitative Characters in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

##### Part 3. Dauermodifications of Pleiotropic Effects of Homoallelic Genes

**Summary.** The genephenological and developmental basis of "Dauermodifications" (DM) have still not been explained. In particular definite evidence for DM in plastids is lacking up to now. Moreover no attention has been paid to the connections with the problem of quantitative gene effects. For that reason mutants of the nuclear gene *ch* in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., quantitatively defective in chlorophyll b were tested during seven generations under continuous yellow radiation ( $\lambda < 550$  nm) expecting DM.

The following results were obtained: 1) The main effects of the homoalleles *ch*<sup>+</sup>, *ch*<sup>1</sup> and *ch*<sup>2</sup> on the reactions of chlorophyll transformation, especially on chlorophyll b-synthesis, cannot be modified permanently. 2) DM in certain accessory effects of the gene *ch*, i. e. carotinoid content (CC), apparent radiation energy use (EAG) and net assimilation rate (NAR) were induced by the applied radiation. These modifications are quantitative and cannot be restituted in the following generation after return to normal light.

The induced DM affects phenotypic characters of the plastids which may result from biochemical regulation modified at the level of translation. The effects of multiple interactions between the allelic condition of the gene *ch*, the rest of the nuclear genes, the carriers of the extrachromosomal gene information, and the inducing environmental factor must be considered.

Überblickt man die z. T. sehr verschiedenen Definitionen, die für länger andauernde Abwandlungen von Vererbungsvorgängen formuliert wurden (Rhaodes 1955), so fällt zunächst auf, daß sie entweder als Ausnahmeerscheinung oder als ein potentiell bei jedem Organismus induzierbares Phänomen betrachtet wurden<sup>2</sup>. Man hat sie auch mit Prädeterminationserscheinungen verglichen, von denen sie sich aber durch ihre rein äußeren Auslöseursachen unterscheiden. Während Hiorth (1963) unter Dauermodifikationen „vegetativ konstante Abänderungen“ versteht, „die über mehrere Generationen in meist abnehmender Stärke durch Samen vermehrbar sind“, bezeichnet sie Butterfass (1970) als „Merkmalsänderungen, die von der Umwelt angestoßen über mehrere Pflanzengenerationen hinweg erhalten bleiben können, wenn die Umwelt längst gewechselt hat, aber schließlich doch abklingen oder abrupt enden und also nicht genetisch fixiert sind“. Wesentlich spezifischer definiert sie Jinks (1967): „Vorübergehende, umwelt-induzierte Veränderungen im extrachromosomalen System, deren Penetranz und Expressivität in Abwesenheit des induzierenden Reizes in aufeinander-

folgenden Generationen schwächer wird.“ So gesehen stellen die Dauermodifikationen besondere Erscheinungsformen der extrachromosomalen Vererbung dar. Diese Beispiele für vorliegende, verschiedenartige Definitionen zeigen, daß zwar an der Existenz der Dauermodifikationen heute nicht mehr gezweifelt wird, ihre Natur und insbesondere die genphysiologischen Grundlagen ihrer Auslösung aber noch unklar sind.

Betrachtet man ferner die großen Fortschritte in der Aufklärung der Plastidenvererbung des letzten Jahrzehnts, so ist es überraschend, daß Dauermodifikationen an diesen typischen Zellorganellen der Pflanzen noch nicht beobachtet und untersucht wurden. Dies ist um so erstaunlicher, als die heutigen Kenntnisse über die starken Induktionswirkungen der Umwelt auf die morphologische und funktionale Differenzierung der Chloroplasten außerordentlich weit und tief reichen. Zahlreiche plastidale Ökotypen sind zwar bei niederen und höheren Pflanzen bekannt, und in einigen Fällen wurden bei ihnen auch chromatische und enzymatische Adaptationserscheinungen mit Rückwirkungen auf den Photosyntheseapparat untersucht (Björkman 1968); doch war dort der genetische Zustand der Untersuchungsobjekte ungeklärt und damit der Nachweis einer dauerhaften spezifischen Änderung der Genwirkung des Plastidoms oder des Kerngenoms nicht zu erbringen.

<sup>1</sup> Die Untersuchungen wurden ermöglicht durch eine Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft, für die hier nochmals gedankt sei.

<sup>2</sup> In diesem Zusammenhang sei auch auf die eingehende, theoretische Abhandlung von Zimmermann (1969) hingewiesen.

Daher erschien es uns notwendig zu sein, an einem geeigneten Untersuchungsobjekt (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.), dessen genotypische Zusammensetzung eingehend erforscht ist, das Problem der Dauermodifikationen des Plastidenphänotyps erneut aufzugreifen. Hierbei interessierte uns insbesondere die Frage nach dem Zusammenhang der Dauermodifikationen mit der am gleichen Objekt bestimmten, von uns bereits früher untersuchten quantitativen Genwirkung.

### Einführung

Die vorangegangenen Untersuchungen hatten gezeigt, daß eine Reihe von quantitativen Chlorophyll b-Defektmutanten relativ einfache genetische Grundlagen (1 Gen mit 3 verschiedenen Allelen) besitzen, deren Hauptwirkung wahrscheinlich in einer quantitativen enzymatischen Regulation der Chlorophyll b-Synthese besteht. Diese kann ebenso wie die Nebenwirkungen auf einige andere Pigment- und Stoffproduktionsmerkmale durch langwellige Strahlung >550 nm modifiziert werden. Zur genaueren Erfassung quantitativer, molekularer Genwirkungen wurden die Reaktionsnorm der 4 Genotypen und die durch die o. a. Strahlungsbehandlung erhaltenen Merkmalsveränderungen untersucht. Die hierbei festgestellte, quantitativ variable Wirkung jedes Allels sollte nun auf ihre mögliche Dauermodifikation hin überprüft werden. Dabei interessierten folgende Fragen:

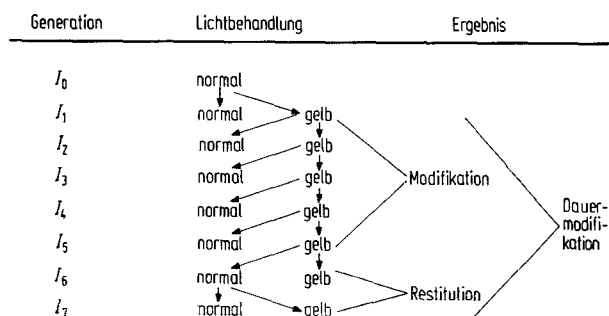
1. Kann die Hauptwirkung der verschiedenen Allele auf die Chlorophyll b-Synthese dauermodifiziert werden?
2. Können Dauermodifikationen in den Nebenwirkungen des Gens *ch* induziert werden?
3. Sind die evtl. eintretenden Dauermodifikationen qualitativer oder quantitativer Natur?
4. Worin bestehen die Geninformationsänderungen bei Dauermodifikationen?

### Material und Untersuchungsmethoden

Herkunft, Anzuchtbedingungen und Lichtbehandlungen sowie die pigmentanalytischen und kalorimetrischen Untersuchungsverfahren waren die gleichen wie die in Teil I und Teil II (Kranz, 1971a und b) beschrieben. Untersucht wurden die Blattpigmente Chlorophyll a (CA), Chlorophyll b (CB) und Karotinoide (CC) in mg/dm<sup>2</sup> sowie die Stoffproduktionsmerkmale Blattflächenindex (LI), Nettoassimilationsrate (NAR) und apparente Strahlungsenergienutzung (EAG). Der in Teil II dargestellte Versuchsplan wurde um den Versuchsfaktor Generation des Untersuchungsmaterials erweitert. Datenverarbeitung und statistische Auswertung entsprachen weitgehend den dort angewendeten Verfahren.<sup>3</sup>

Der Test auf Dauermodifikation bestand darin (Tab. 1), daß aus einer unter Normallicht bis zur Samenreife kultivierten  $I_0$  6 Generationen unter Gelblicht und Normallicht herangezogen wurden, die jeweils nur dem Gelblicht-Material entstammten. Erst in der 7. Generation wurden

Tabelle 1. Deszendenz (→) Strahlungsbehandlung und Test auf Dauermodifikation des Untersuchungsmaterials (—). Nur diejenigen Merkmale, die nicht restituiert werden konnten, wurden dauermodifiziert



die Lichtbehandlungen gewechselt, d. h. ihre Pflanzen wuchsen aus Samen heran, die auf Pflanzen entstanden waren, welche in der 6. Generation Normallicht erhalten hatten. Diese Deszendenz und Strahlungsbehandlungen ergaben in der 7. Generation Merkmale, die unter Normallicht nicht restituiert werden konnten, d. h. sie waren im Vergleich mit denen der Ausgangsgeneration dauermodifiziert worden. Merkmalsveränderungen, die unter Normallicht der  $I_1$  bis  $I_6$  auftraten, können vor allem am Versuchsanfang reine Modifikationen darstellen. Die Versuchsauswertung wurde daher auf den Vergleich der Merkmalsveränderungen zwischen der  $I_1$  und  $I_6$  (Modifikation),  $I_6$  und  $I_7$  (Restitution) sowie der  $I_1$  und  $I_7$  (Dauermodifikation) konzentriert.

Dieser Test umgeht die Nachteile der häufig verwendeten Methode zur Erzeugung von Dauermodifikationen (RHOADES 1955). Werden dort die Organismen über mehrere Generationen mit dem zunächst Modifikationen auslösenden Umweltfaktor behandelt und anschließend direkt unter den normalen Ausgangsbedingungen auf Dauermodifikationen überprüft, so erfolgt hier eine Überprüfung erst nach einer Restitution bewirkenden Zwischenvermehrung unter Normalbedingungen; auf diese Weise können reine Nachwirkungen erkannt und eliminiert werden.

### Ergebnisse

Die Darstellung unserer Untersuchungsergebnisse beginnt mit der Gesamtwirkung der über 7 Generationen hin angewandten Gelblichtbehandlung auf alle Genotypen. Die in Tab. 2 zusammengefaßten, signifikanten Varianzen der in der 1., 6. und 7. Generation gemessenen Parameter belegen, daß in den drei Stoffproduktionsmerkmalen LI, NAR und EAG sowie in den vorherrschenden Blattpigmenten CA, CB, und CC der meisten Versuchsfaktoren (d. h. bei 18 von 28 berechneten  $s^2$  mit einer Ablehnungswahrscheinlichkeit von <5%) gesicherte Streuungsunterschiede vorhanden sind. In dem mutantentypischen Pigment CB kann Signifikanz nur für die genotypisch bedingten Varianzen nachgewiesen werden.

Der aufschlußreichere *t*-Test der mittleren Differenz zwischen den Merkmalswerten der 1. minus der 6. Generation zeigt, daß NAR und CA mg/g signifikant abgenommen und LI sowie die Zeit bis zur Blüte wesentlich zugenommen haben (Tab. 3). Nach 6 Generationen andauernder Gelblichtbehandlung hat sich der CB-Gehalt jedoch kaum geändert. Vergleicht

<sup>3</sup> Frau G. Schindler-Meyer danke ich für ihre tatkräftige Hilfe bei der Durchführung und Auswertung der zahlreichen Klimakammerversuche.

Tabelle 2. Varianzanalysen des Klimakammerversuchs '66-10,  $I_1$ ,  $I_6$  und  $I_7$ 

Merkmale	Faktor	$s^2$	$f$	$F$
LI arcsin	Genotyp	5.528	2	6.924 <sup>++</sup>
$\sqrt{\text{prop.}}$	Ontogenese	9.605	1	12.029 <sup>++</sup>
	Generation	3.668	2	4.594 <sup>+</sup>
NAR arcsin	Ontogenese	8.554	1	49.992 <sup>+++</sup>
$\sqrt{\text{prop.}}$	Generation	2.338	2	13.662 <sup>+++</sup>
EAG arcsin	Genotyp	6.201	2	21.621 <sup>+++</sup>
$\sqrt{\text{prop.}}$	Behandlung	2.239	1	7.807 <sup>+</sup>
	Generation	1.334	2	4.651 <sup>+</sup>
CA mg/dm <sup>2</sup>	Genotyp	1.640	2	105.128 <sup>+++</sup>
	Behandlung	0.185	1	11.891 <sup>++</sup>
CB mg/dm <sup>2</sup>	Genotyp	0.840	2	247.029 <sup>+++</sup>
CC mg/dm <sup>2</sup>	Genotyp	0.254	2	79.375 <sup>+++</sup>
	Ontogenese	0.018	1	5.531 <sup>+</sup>
	Behandlung	0.023	1	7.094 <sup>+</sup>
	Generation	0.012	2	3.625 <sup>+</sup>
Entw.zeit d	Genotyp	141.48	2	20.534 <sup>+++</sup>
	Ontogenese	1139.87	1	165.438 <sup>+++</sup>
	Behandlung	156.00	1	22.641 <sup>+++</sup>

+++ = Signifikanzgrenze  $\alpha < 0.001$ ++ = Signifikanzgrenze  $\alpha < 0.01$ + = Signifikanzgrenze  $\alpha < 0.05$ Tabelle 3.  $t$ -Test der  $x_{ij}$ -Differenz  $\bar{d}$ , Vers. '66-10,  $I_1-I_6$ 

Merkmale	$\bar{d}$	$s_d$	$f$	$t$
LI	-0.2577	$\pm 0.3360$	11	-2.66 <sup>+</sup>
NAR	0.1333	$\pm 0.0678$	11	6.84 <sup>+++</sup>
EAG	-0.0373	$\pm 0.2872$	8	-0.39
CA mg/g	0.4229	$\pm 0.5755$	11	2.55 <sup>+</sup>
CA mg/dm <sup>2</sup>	-0.0023	$\pm 0.1584$	11	-0.05
CB mg/g	0.1029	$\pm 0.3268$	11	1.09
CB mg/dm <sup>2</sup>	-0.0111	$\pm 0.0648$	11	-0.59
CC mg/g	0.1440	$\pm 0.3274$	11	1.52
CC mg/dm <sup>2</sup>	-0.0072	$\pm 0.0927$	11	-0.27
Blütezeit d	-4.3333	$\pm 1.8619$	5	-5.70 <sup>++</sup>

man dieses Ergebnis mit den Resultaten einer einmaligen Behandlung mit gelber Strahlung (Kranz 1971b), so fällt auf, daß fast die gleichen Merkmale wie dort verändert wurden. Nur im LI ist in  $I_6$  eine geringe Zunahme eingetreten, die bei der ersten Gelblichtbehandlung in  $I_1$  nicht beobachtet wurde. Insgesamt ist also festzustellen, daß durch die Wirkung des Gelblichtes in den genannten Merkmalen eine quantitative Steigerung der Modifikationen zu verzeichnen ist. Diese können aber damit noch nicht als Dauermodifikationen bezeichnet werden, denn sie könnten ja noch durch Rückführung in normale Bedingungen (Normallicht) restituierbar sein. Betrachten wir deshalb die Merkmalsdifferenz zwischen  $I_6$  und  $I_7$  (Tab. 4), so fällt auf, daß LI und die Blütezeit signifikant wieder abgenommen und NAR wesentlich zugenommen haben. In diesen Merkmalen wurde folglich eine Umkehr der Modifikationen und damit der Ausgangszustand der  $I_1$  zum Teil wiederhergestellt. Schließlich ist noch eine wenn auch schwach signifikante Zunahme von EAG und CC mg/dm<sup>2</sup> in  $I_7$  gegenüber  $I_6$  festzustellen. Beim Ver-

gleich mit den Merkmalsdifferenzen zwischen der  $I_1$  und  $I_7$  (Tab. 5), d. h. bei gleicher Behandlung der Elterngenerationen ( $I_0$  bzw.  $I_6$ ) unter Normallicht, aber einer Zwischenvermehrung über 6 Generationen unter Gelblicht, fällt die beträchtliche Zunahme des CC und die starke Abnahme der NAR in  $I_7$  auf. Auch in EAG ist eine Zunahme zu erkennen, die aber die geringste Signifikanzschwelle gerade nicht mehr überschreitet; das gleiche gilt für die Entwicklungszeit. Diese Merkmalsveränderungen sind anscheinend nach einer Zwischenvermehrung unter Normallicht nicht restituiert worden, m. a. W. sie wurden offenbar anhaltend modifiziert.

Aufschlußreicher und genauer als die bisher behandelten Gesamtwirkungen des Versuchs auf alle Genotypen und Lichtbehandlungen gemeinsam sind die Effekte der Gelblichtbehandlung auf die einzelnen Genotypen (vgl. Abb. 1). Die erzielten quantitativen Merkmalsänderungen sind allerdings nur bei der Wildform und der zweiten Mutante signifikant, d. h. bei  $ch^+/ch^+$  in LI und bei  $ch^2/ch^2$  in NAR, EAG, CA und CC. Zunächst sollen die Unterschiede zwischen dem Wildtyp und den beiden Mutanten sowie den Stoffproduktions- und den Pigmentmerkmalen behandelt werden; abschließend wird die verschiedene Reaktion der einzelnen Genotypen in bezug auf ihre Modifikation, Restitution und Dauermodifikation dargestellt.

Der Wildtyp  $ch^+/ch^+$  verhält sich in CA, CB und CC umgekehrt wie die beiden Mutanten  $ch^1/ch^1$  und

Tabelle 4.  $t$ -Test der  $x_{ij}$ -Differenz  $\bar{d}$ , Vers. '66-10,  $I_6-I_7$ 

Merkmale	$\bar{d}$	$s_d$	$f$	$t$
LI	0.2851	$\pm 0.3752$	11	2.6325 <sup>+</sup>
NAR	-0.0455	$\pm 0.0519$	11	-3.0536 <sup>+</sup>
EAG	-0.2207	$\pm 0.3069$	9	-2.2752 <sup>+</sup>
CA mg/g	0.0489	$\pm 1.1833$	11	0.1431
CA mg/dm <sup>2</sup>	-0.0392	$\pm 0.2289$	11	-0.5939
CB mg/g	0.2333	$\pm 0.4192$	11	1.9280
CB mg/dm <sup>2</sup>	0.0520	$\pm 0.0848$	11	2.1311
CC mg/g	-0.1825	$\pm 0.4655$	11	-1.3588
CC mg/dm <sup>2</sup>	-0.0540	$\pm 0.0714$	11	-2.6213 <sup>+</sup>
Entw.zeit d	-0.2916	$\pm 4.3351$	11	-0.2330
Ros.zeit d	-3.6666	$\pm 2.8047$	5	-3.2022 <sup>+</sup>
Blütezeit d	3.0833	$\pm 2.4782$	5	3.0476 <sup>+</sup>

Tabelle 5.  $t$ -Test der  $x_{ij}$ -Differenz  $\bar{d}$ , Vers. '66-10,  $I_1-I_7$ 

Merkmale	$\bar{d}$	$s_d$	$f$	$t$
LI	0.0274	$\pm 0.2791$	11	0.3403
NAR	0.0877	$\pm 0.0768$	11	3.9683 <sup>++</sup>
EAG	-0.1863	$\pm 0.3203$	8	-1.7460
CA mg/g	0.5785	$\pm 1.4920$	10	1.2681
CA mg/dm <sup>2</sup>	-0.0305	$\pm 0.1374$	10	-0.7367
CB mg/g	0.4073	$\pm 0.7165$	10	1.8856
CB mg/dm <sup>2</sup>	0.0446	$\pm 0.0860$	10	0.0458
CC mg/g	-0.0176	$\pm 0.3125$	10	-0.1868
CC mg/dm <sup>2</sup>	-0.0647	$\pm 0.0458$	10	-4.6884 <sup>+++</sup>
Entw.zeit d	-1.1250	$\pm 2.2474$	11	-1.7342
Ros.zeit d	-1.0000	$\pm 2.1908$	11	-1.1180
Blütezeit d	-1.2500	$\pm 2.5049$	5	-1.2223

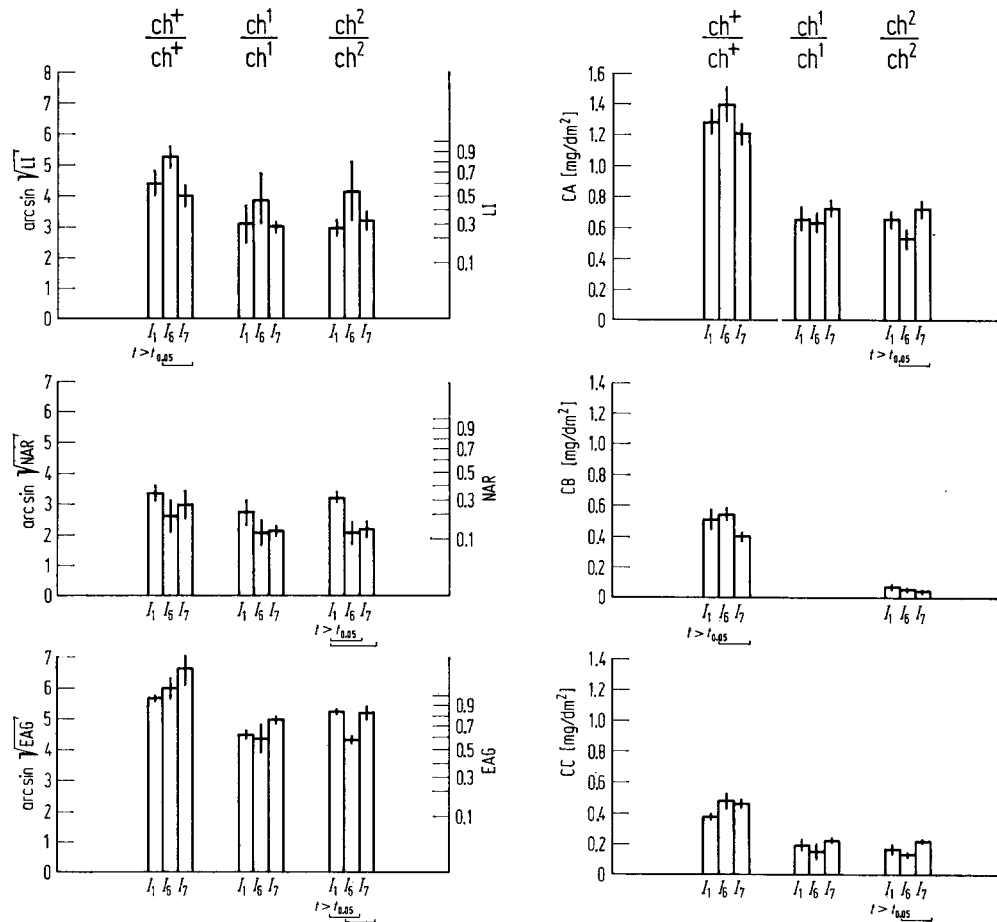


Abb. 1. Säulendiagramme der in  $I_1$ ,  $I_6$  und  $I_7$  erfaßten quantitativen Merkmale. Die im t-Test signifikanten Merkmalsdifferenzen sind unterstrichen

$ch^2/ch^2$ . Nach 6 Generationen Gelblicht nehmen bei ihm diese Eigenschaften zu, und anschließende einmalige Behandlung mit Normallicht ergibt niedrigere Werte. Der Ausgangswert der  $I_1$  wird dabei jedoch in  $I_7$  mit Ausnahme des CC nicht ganz erreicht. Die Chlorophyllmerkmale sind demnach beim Wildtyp durch die gelbe Strahlung nur modifiziert worden; Umkehr der Behandlung führt in der Folgegeneration sofort zur Restitution. Die beiden Mutanten verhalten sich gleich, d. h. sie besitzen in  $I_6$  stets geringere CA- und CC-Werte und übertreffen nach der Normallichtgabe in  $I_7$  geringfügig die Werte der Ausgangssituation ( $I_1$ ). In LI und NAR sind Gegensätze zwischen dem Wildtyp und den Mutanten nicht vorhanden. Das über 6 Generationen hin gegebene Gelblicht steigert bei allen 3 Genotypen LI und senkt NAR. Hiernach appliziertes Normallicht stellt in LI der  $I_7$  den Ausgangswert der  $I_1$  wieder her. In der NAR gelingt dies den Mutanten jedoch nicht; ihre Leistung bleibt praktisch unverändert reduziert. Die durch Gelblicht induzierten Änderungen des Blattflächenindex (LI) stellen demnach reine Modifikationen dar. In der NAR trifft dies jedoch zumindest

für die Mutanten nicht zu; ihre Nettoassimilationsrate bleibt auch in  $I_7$  andauernd modifiziert.

Offensichtlich besteht keine einfache Beziehung in der Auslösung von Modifikation und Restitution zwischen den Pigment-Eigenschaften einerseits und den Stoffproduktionsmerkmalen andererseits. Zwar nehmen bei den Mutanten EAG und NAR dort zu bzw. ab, wo auch CA und CC ansteigen bzw. abfallen. Für den Wildtyp gilt diese positive Beziehung jedoch nicht; seine CC- und EAG-Werte sind in  $I_7$  nicht wiederhergestellt. Außerdem wird bei der Mutante  $ch^2/ch^2$  der CB-Wert offenbar nicht restituiert, soweit dies bei seinem geringen Chlorophyll b-Gehalt feststellbar ist, d. h. auch in diesen Fällen Dauermodifikationen vorliegen.

Schließlich zeigen gerade diese Beispiele, daß Restitution und andauernde Merkmalsveränderung je nach Merkmal und Genotyp spezifisch eintreten können. Während nach 6 Generationen andauernder Gelblichteinwirkung in allen Merkmalen der drei Genotypen verschiedene gerichtete Modifikationen vorliegen, sind nicht restituierbare Dauermodifikationen nur in der NAR der beiden Mutanten, EAG

und CC des Wildtyps sowie vielleicht auch CB des  $ch^2/ch^2$ -Genotyps vorhanden.

### Diskussion

Alle sechs untersuchten Merkmale werden durch den äußeren Auslösefaktor Gelblicht (Strahlung der Wellenlängen  $>550$  nm) modifiziert; es können demnach bei den hier festgestellten dauerhaften Merkmalsänderungen nicht lediglich Prädeterminationen vorliegen, denn diese werden ja nur durch innere Faktoren induziert. Auch Mutationen sind hier als Ursache der phänotypischen Änderungen relativ unwahrscheinlich, da sie durch die verwendete langwellige Strahlung praktisch nicht ausgelöst werden. Schließlich können wir biotische Konkurrenz zwischen den Genotypen ausschließen, die keine deterministische oder stochastische Grundlage besäße (Allard and Adams 1969), da keine Mischpopulationen untersucht wurden.

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen eindeutig, daß die primäre Genwirkung der  $ch$ -Allele auf die Biosyntheseschritte des Chlorophylls b nicht dauermodifiziert werden konnte. Die im Shibata-Modell der Chlorophyllumwandlung diskutierten Reaktionen (Kranz 1971b) sind hier offensichtlich nicht betroffen. Sekundäre Genwirkungen wurden dagegen z. T. anhaltend quantitativ verändert. Die erhaltenen Dauermodifikationen betreffen Plastidenphäne und könnten mit biochemischen Regulationsänderungen auf der Ebene der Translation zusammenhängen. Hierbei würden bekanntlich entweder schon vorhandene, bislang inaktive Enzyme aktiviert, oder es würden Enzyme de novo synthetisiert.

Im ersten Fall könnten Endprodukthemmungen oder kompetitive Hemmungen aufgehoben bzw. bei fehlender Hemmung Enzyme aktiviert worden sein. Bei *Solidago virgaurea*-Ökotypen konnte Björkman (1968) eine höhere Carboxydismutaseaktivität (Ribulose-1,5-diphosphat-carboxylase) bei Klonen im Licht als bei solchen im Schatten nachweisen; die erhöhte Aktivität hatte jedoch keine Beziehung zum  $C_4$ -dicarbonsäure-Reaktionsweg der Photosynthese (Björkman und Gauhl 1969). Im zweiten Fall würden wie bei der Samenkeimung des Roggens (Siegel and Galston 1966) Isoperoxidasen neu synthetisiert, bei deren Ausfall Keimungsverzögerungen eintreten. Tatsächlich nahm die Keimbereitschaft des  $ch^+/ch^+$ -Genotyps bei andauernder Kultur unter Gelblicht in der Generationsfolge ab, so daß in  $I_7 < 5\%$  der Samen normal aufliefen. Dagegen traten bei den Mutanten nur geringere Keimungsverzögerungen auf. Inzwischen eingeleitete Versuche zeigen, daß hierbei wahrscheinlich bestimmte Reaktionen (Inhibitoren und Promotoren) der Keimung betroffen sind.

Da die sekundären Genwirkungen der  $ch$ -Allele beim Wildtyp andere Phäne (EAG und CC) als bei den Mutanten (NAR) quantitativ beeinflussen, könnte man annehmen, daß die erzielten Dauermodifikationen durch veränderte Interaktionen zwischen der

Gelblichtbehandlung, dem Allelzustand und dem Restgenom hervorgerufen wurden. Differente Wechselwirkungen zwischen Genen stellen bekanntlich einen wesentlichen Teil der quantitativen Morphogenese bei *T<sub>4</sub>-Phagen* dar (Floor 1970). Nur für solche interaktionsfähigen Gene, die mit den Nebenwirkungen des  $ch$ -Locus zusammentreffen, könnte auch die von Waddington (1953) bei *Drosophila*-Stämmen festgestellte genetische Assimilation als eine Erklärung für die hier beobachtete phänotypische Anpassung an die Gelblichtbedingungen zutreffen. Das Hauptgen  $ch$  selbst bliebe dann unverändert. Ferner ist nicht auszuschließen, daß an den quantitativen Dauermodifikationen Wechselwirkungen zwischen dem Kerngen  $ch$  und Genen des Plastidoms bzw. Plasmons beteiligt sind; diese können einen wesentlichen Teil der Variabilität bestimmter quantitativer Merkmale bei *Lolium perenne* kontrollieren (Hayward and Nsawah 1969).

Für die Formulierung eines biometrisch definierten Gen-Modells der quantitativen Genwirkungen sind aus den vorliegenden Ergebnissen einige wesentliche Schlußfolgerungen zu ziehen. Die möglichen Interaktionen zwischen dem Hauptgen mit seinen drei Allelen können unterteilt werden in einfache Wechselwirkungen mit dem Restgenom R ( $ch^+ \times R$ ,  $ch^1 \times R$ ,  $ch^2 \times R$ ) bzw. mit der Umwelt U ( $ch^+ \times U$ ,  $ch^1 \times U$ ,  $ch^2 \times U$ ) und die mehrfachen Wechselwirkungen  $ch^+ \times R \times U$ ,  $ch^1 \times R \times U$ ,  $ch^2 \times R \times U$ . Die erste Gruppe von Interaktionen ist nicht für alle drei Allele des  $ch$ -Locus gleich, wie die Unterschiede in der Gesamtpigmentbildung der drei Elterngenotypen und ihrer aus dialleler Kreuzung gewonnenen Nachkommen belegen (Kranz 1971a). Diese Feststellung gilt auch für die Annahme, daß zwischen dem Restgenom des Wildtyps und dem der Mutanten noch Unterschiede bestehen trotz des hergestellten gleichen Inzuchtgrades aller Elterngenotypen.

Die zweite Gruppe von Interaktionen ist dagegen in allen drei Fällen  $ch^+ \times U$ ,  $ch^1 \times U$  und  $ch^2 \times U$  gleich; die Gelblichtbehandlung führt bei allen untersuchten Genotypen zu den gleichen Modifikationen (Kranz 1971b). Die dreifachen Wechselwirkungen können indirekt beurteilt werden aus den verschiedenen Dauermodifikationen, die bei dem Wildtyp (EAG und CC) und bei den Mutanten (NAR) induziert wurden. Ein geeignetes Genmodell der quantitativen Genwirkungen sollte daher auch die komplexen, mehrfachen Interaktionen berücksichtigen. Das einfache Simulationsmodell für Geninteraktionen zwischen zwei bis drei Loci und der Umwelt, welches erstmals Seyffert (1966) für das biochemisch definierte Merkmal der Anthozyanbildung in Levkojenblüten berechnete, berücksichtigt nur einen Teil des quantitativen Geschehens im Netzwerk der Genwirkungen, Umwelteinflüsse und Stoffwechselreaktionen. Schließlich zeigen die erhaltenen Dauermodifikationen, daß der von Hanson (1970) kürzlich mathematisch definierte und in Anbauversuchen bei Soja-

bohnen überprüfte Parameter, genetische Stabilität, entsprechend erweitert werden muß. Die Anwendung der von uns erfaßten Daten auf ein verbessertes biometrisches Modell soll einer späteren Publikation vorbehalten sein.

### Zusammenfassung

Die genphysiologischen Grundlagen der Entstehung von Dauermodifikationen (DM) sind noch weitgehend ungeklärt. Insbesondere fehlen bisher eindeutige Beweise von DM an Plastidenphänen. Darüberhinaus wurde ihr Zusammenhang mit dem Problem der quantitativen Genwirkung nicht beachtet. Quantitative Chlorophyll b-Defektmutanten des Kerngens *ch* von *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. wurden daher einem über 7 Generationen dauernden Test zur Auslösung von DM durch Gelblicht ( $\lambda > 550$  nm) unterworfen.

Hierbei wurden folgende Ergebnisse erhalten:

1. Die Hauptwirkung der Allele *ch*<sup>+</sup>, *ch*<sup>1</sup> und *ch*<sup>2</sup> auf die Chlorophyllumwandlungsreaktionen insbesondere die Chlorophyll b-Synthese kann durch Gelblicht nicht dauermodifiziert werden.

2. In bestimmten Nebenwirkungen des *ch*-Gens (CC, EAG und NAR) werden abhängig vom Allelzustand des Kerngens durch die verwendete Strahlung DM ausgelöst. Sie bestehen in quantitativen Merkmalsänderungen, die auch nach Rückführung in normales Licht in der darauffolgenden Generation nicht restituiert werden.

Die erhaltenen DM betreffen Plastidenphäne, die vermutlich durch biochemische Regulationsänderungen auf der Ebene der Translation entstehen. Hierbei müssen die mehrfachen Interaktionen zwischen dem Allelzustand des *ch*-Locus, dem Restgenom des Kerns und den extrachromosomalen Erbinformations-

trägern sowie dem auslösenden Umweltfaktor beachtet werden.

### Literatur

1. Allard, R. W., Adams, J.: Population studies in predominantly self-pollinating species. XIII. Inter-genotypic competition and population structure in barley and wheat. *Amer. Natural.* **103**, 621–645 (1969). — 2. Björkman, O.: Further Studies on Differentiation of Photosynthetic Properties in Sun and Shade Ecotypes of *Solidago virgaurea*. *Physiologia plantarum* **21**, 8–99 (1968). — 3. Björkman, O., Gauth, E.: Carboxydismutase Activity in Plants with and without  $\beta$ -Carboxylation Photosynthesis. *Planta* **88**, 197–203 (1969). — 4. Butterfaß, Th.: Wachstums- und Entwicklungsphysiologie der Pflanze. Heidelberg: Quelle und Meyer 1970. — 5. Floor, E.: Interaction of Morphogenetic Genes of *Bacteriophage T 4*. *J. Mol. Biol.* **47**, 293–306 (1970). — 6. Hanson, W. D.: Genotypic Stability. *Theoret. Appl. Genet.* **40**, 226–231 (1970). — 7. Hayward, M. D., Nsawah, G. F.: The genetic organisation of natural populations of *Lolium perenne*. IV. Variation within populations. *Heredity* **24**, 521–528 (1969). — 8. Hiorth, G. E.: Quantitative Genetik. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1963. — 9. Jinks, J. L.: Extrachromosomale Vererbung. Stuttgart: G. Fischer 1967. — 10. Kranz, A. R.: Genphysiologie quantitativer Merkmale bei *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Teil 1. Spaltungsanalyse und Pigmentbiosynthese in quantitativen Chlorophyll b-Mangelmutanten. *Theoret. Appl. Genet.* **41**, 45–51 (1971 a). — 11. Kranz, A. R.: Genphysiologie quantitativer Merkmale bei *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Teil 2. Modifikation primärer und sekundärer Genwirkungen durch langwellige Strahlung bei monogenen Chlorophyll b-Defektmutanten. *Theoret. Appl. Genet.* **41**, 91–99 (1971 b). — 12. Rhoades, M. M.: Interaction of genic and non-genic heredity units. IV. Dauermodifikationen. *Hdb. Pfl. physiol.* Bd. I, 49–57 (1955). — 13. Seyffert, W.: Die Simulation quantitativer Merkmale durch Gene mit biochemisch definierbarer Wirkung. I. Ein einfaches Modell. *Theoret. Appl. Genet.* **36**, 159–163 (1966). — 14. Siegel, B. Z., Galston, A. W.: Biosynthesis of deuterated isoperoxidase rye plants grown in D<sub>2</sub>O. *Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.)* **56**, 1040 to 1042 (1966). — 15. Waddington, C. H.: The "Baldwin-effect", "genetic assimilation", and "homeostasis". *Evolution* **7**, 386 (1953). — 16. Zimmermann, W.: Vererbung „erworbener Eigenschaften“ und Auslese. Stuttgart: G. Fischer 1969.

Eingegangen 10. Februar 1971

Angenommen durch W. Seyffert

PD Dr. A. R. Kranz  
Botanisches Institut  
J. W. Goethe-Universität  
Frankfurt am Main  
Siesmayerstr. 70  
D-6 Frankfurt/Main (BRD)