

Über die Auslösung extramutativer Strahlungseffekte an Klonsorten von *Euphorbia pulcherrima* WILLD.

JOACHIM PÖTSCH*

Botanisches Institut der Pädagogischen Hochschule Potsdam, Abteilung Spezielle Botanik

On the release of extramutative radiation effects in clonal varieties of *Euphorbia pulcherrima* WILLD.

Summary. 1. Rooted cuttings of the periclinalchimaeras *Euphorbia pulcherrima* WILLD. 'Ecke's Pink' and *E. p.* 'Trestii alba' as well as the homohistic clones *E. p.* 'Imperator' and *E. p.* 'Ecke's White' were irradiated with doses of X rays from 500 r up and their reactions compared.

2. The LD₅₀ of single clones lies between 3000 and 4000 r.

3. Increasing in severity with rising dosage, the following X ray-morphoses were found on treated plants as primary effects after irradiation:

a) Light-green coloration of the blade base due to direct X ray-damage of strongly irradiated leaves (2000 and 3000 r).

b) Blade deformations of all kinds, especially reduction of certain blade parts; laciniiform out-growth of the leaf-margin and bifurcation of the central leaf rib.

c) Light and dark green mosaic of the leaf blades, where the light green spots just like the light green coloration of the blade base, could be traced to the loss of palisade cells, intercellular enlargement, giant cells formation and destruction of chloroplasts in the mesophyll.

d) Leaf succulence. This shows up as an increase of cell layers of the spongy parenchyma as well as an enlargement of mesophyll cells and intercellular spaces. With increasing X-ray doses rising degrees of succulence were obtained.

e) Growth stimulations. These occurred during the first weeks after irradiation with low doses.

f) Growth depressions after irradiation with 2000 and 3000 r.

All X-ray morphoses were only temporary after irradiation and could only be found on organs damaged directly by radiation.

4. Consequent to damage or destruction of shoot apex tissues and primordial leaves, perforations and reduplications appeared and led to a rearrangement or dissociation of the chimaeras during further histogenesis of the irradiated apices.

5. The following products of rearrangement or dissociation respectively could be obtained as consequences of perforations and reduplications:

A. From *Euphorbia pulcherrima* WILLD. 'Ecke's Pink' (Monectochimaera WRR)

a) Clone WWR (Diectochimaera 'Trestii alba')

b) Clone RRR (Homohistont 'Imperator')

c) Clone WWW (Homohistont 'Ecke's White')

B. From *Euphorbia pulcherrima* WILLD. 'Trestii alba' (Diectochimaera WWR)

a) Clone RRR (Homohistont 'Imperator')

b) Clone WRR (Monectochimaera 'Ecke's Pink')

c) Clone WWW (Homohistont 'Ecke's White').

6. Perforations and reduplications can be produced by weaker as well as by stronger X-ray doses. Both effects increase in frequency and surface area with rising dosage. They are caused by cellular damage which affects an increasing number of cells with higher levels of irradiation and becomes noticeable through more extensive tissue defects.

7. Radiation-induced color changes in 'Ecke's Pink' and 'Trestii alba' are not based on newly occurring somatic mutations, but always can be traced to processes of rearrangement or dissociation respectively in the chimaeric clones. In the future genetic and histogenetic effects of X-radiation should be strictly differentiated.

A. Einleitung

Ionisierende Strahlen rufen bei Pflanzen sehr verschiedenartige Wirkungen hervor. Neben der Auslösung von Mutationen treten insbesondere an meristematischen Organen regelmäßig Gewebeschädigungen größeren oder geringeren Umfanges auf, die in der weiteren Entwicklung der Pflanze in Depressionen und Anomalien des Wachstums ihren Ausdruck finden. Derartige extramutative Strahlungseffekte sind in der Literatur meist als Röntgen- bzw. Radiomorphosen beschrieben worden (z. B. E. STEIN 1926, SANKEWITSCH 1953, GUNCKEL und SPARROW 1954, BIEBL 1956, 1958 a und b, 1959, MICKE 1957, VON KREYBIG 1960, 1961).

Untersuchungen an strahlengeschädigten Sproßscheiden und Blattprimordien sind von E. STEIN 1929, 1930, REICHARDT 1955, SAGAWA und MEHLQUIST 1957, PRATT 1959, PRATT et al. 1959, VASILEV und MASLOVA 1959, STEIN und STEFFENSEN 1959, KORABLEVA 1961, HACCUS und REICHERT 1963 und anderen vorgenommen worden. Aus diesen Arbeiten ist bekannt, daß sich auf Grund der Strahlenwirkung tiefgreifende Schädigungen am Sproßscheiden und an den Primordien vollziehen, in deren Folge umfangreiche Gewebeumgruppierungen und -restitutionen ausgelöst werden.

Solche Gewebeumschichtungen sind besonders für periklinalchimärisch konstituierte Klonpflanzen von großer Bedeutung, weil deren Sproßscheiden von idiomorphisch verschiedenartigen Gewebeschichten aufgebaut werden (vgl. BERGANN und BERGANN 1959). Vollziehen sich an ihnen die geschilderten strahleninduzierten Schichtenumlagerungen, dann läßt sich auf Grund des genetisch unterschiedlichen Zellmaterials der einzelnen Histogene an den produzierten Organen, wie Blättern oder Blütenteilen, erkennen, welche Vorgänge im einzelnen durch die Strahlung ausgelöst wurden.

Homohistische Pflanzen erleiden selbstverständlich als Folge der Bestrahlung die gleichen histogenetischen Anomalien wie Chimären, aber diese Vorgänge sind später nicht mehr erkennbar, da ihnen die unterschiedliche mutative Markierung der einzelnen Sproßscheidenschichten fehlt. Aus diesem Grunde sind Periklinalchimären außerordentlich wertvoll und geradezu unentbehrliche Studienobjekte, wenn es sich darum handelt, strahleninduzierte Histogeneseanomalien genauer zu verfolgen. Andererseits kann man chimärische Klone mit Hilfe ionisierender Strahlen entmischen bzw. in andere Periklinalchimären umlagern, eine Möglichkeit, die für die züchterische Weiterbehandlung spontaner und auch induzierter Mutanten immer mehr an Beachtung gewinnt.

* Auszug aus einer Dissertation an der Math.-Nat. Fakultät der Pädagogischen Hochschule Potsdam vom September 1964.

Die züchterische Bedeutung der Bestrahlung periklinalchimärisch konstituierten Materials ist bereits von verschiedenen Autoren dargestellt worden. So gelang es BERGANN (1962a), die strahleninduzierten Farbänderungen an den Brakteen von *Euphorbia pulcherrima* WILLD. 'Eckes Rosa', einer Klonsorte, die auch in den eigenen Experimenten Verwendung fand, eindeutig histogenetisch zu erklären.

In künftigen Versuchen mußte die Aufgabe darin bestehen, die in Sproßscheiden und Primordien erzielbaren Schichtumlagerungen experimentell genauer zu erfassen und anatomisch sicherzustellen. Des weiteren galt es, durch simultane Bestrahlung homohistischer Klonsorten der gleichen Species diese histogenetischen Anomalien von somatischen Mutationen klar abzugrenzen. Daneben sollten die als primäre Effekte der Bestrahlung auftretenden morphologischen und anatomischen Veränderungen, die sogenannten Strahlenmorphosen, erfaßt und mit den Ergebnissen in der Literatur verglichen werden.¹

B. Material und Methode

Als Versuchsobjekte dienten die Klonsorten 'Imperator', 'Eckes Rosa', 'Trestii alba' und 'Eckes Weiß' von *Euphorbia pulcherrima* WILLD.

Der natürlichen Ausgangsform entspricht die Klonsorte 'Imperator', deren aktiver Sproßscheiden von drei für Anthozyanbildung veranlagten Zelllagen gebildet wird (BERGANN 1962a). Die übrigen Versuchsobjekte sind vegetative Abkömmlinge dieser scharlachrot blühenden homohistischen Ausgangsform.

Im Falle 'Eckes Rosa' liegt eine Monokochimäre vor (ROBINSON und DARROW 1929, ROBINSON 1931, BERGANN 1962a), deren aktiver Sproßscheiden von einer mutativ weißen L_1 und zwei darunter gelegenen, idiotypisch roten Zelllagen (L_2 und L_3) gebildet wird. Diese rosablühende *Poinsettia* besitzt wie die rotblühende 'Imperator' große ovale, häufig etwas grob gelappte, dunkelgrüne Blätter. Die Klonsorte 'Trestii alba' ist eine Diokochimäre, die häufig nach Reduplikation der L_1 aus 'Eckes Rosa' entsteht und deren Sproßscheiden von zwei äußeren weißen Zellschichten und einer inneren roten Zelllage aufgebaut wird. 'Eckes Weiß' schließlich ist ein Homohistont, dessen Brakteen stets ganz weiß sind und keine Spur Anthozyan enthalten.

Das Untersuchungsmaterial entstammt durchweg instituteigen Kulturen von dem Versuchsgelände am Drachenberg, wo auch die Bestrahlung, die Kultivierung der Versuchspflanzen und die übrigen experimentellen Arbeiten durchgeführt wurden.

Zur Bestrahlung gelangten nur gut bewurzelte, eingetopfte und gut im Trieb stehende Kopfstecklinge gleichen Alters, deren Wurzelzone durch Bleiabdeckung vor direkter Strahlung geschützt wurde.

Alle Röntgenbestrahlungen wurden mit dem Oberflächentherapie-Gerät „Dermix“ (TuR T 80 p/6) durchgeführt. Die technische Überwachung des Gerätes und die Bestimmung der Röntgendosis, die etwa halbjährlich vor jedem größeren Versuchsansatz vorgenommen wurde, übernahmen Mitarbeiter vom Transformator- und Röntgenwerk Dresden, Zweigstelle Berlin, wofür wir insbesondere Herrn Ingenieur R. MEYER auch an dieser

¹ Es ist mir ein Bedürfnis, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. F. BERGANN, auch an dieser Stelle für die Überlassung des Themas und des Versuchsmaterials sowie für die stetige Anleitung und Förderung bei der Anfertigung der Arbeit aufrichtig zu danken.

Stelle bestens danken möchten. Für die Bestrahlung wählten wir, da es uns auf eine Schädigung oberer Gewebeschichten des Sproßscheiden und der Blattprimordien ankam, stets eine Einstellung, die einmal einen für unser Versuchsziel notwendigen hohen Anteil an langwelligen, biologisch also besonders wirksamen Strahlen aufwies, und die zum anderen auch eine entsprechend hohe Dosisleistung pro Minute gewährleistete. Deshalb wurde das Gerät durchweg mit einer Röhrenspannung von 80 kV und einem Röhrenstrom von 4 mA bei einer Eigenfilterung des Strahlers von 0,7 mm Al ohne jeden Zusatzfilter betrieben. Ein entsprechend aufgesetzter Tubus mit einer Feldgröße von 40 mm und einem Fokus-Objektstand von 7 cm (berechnet auf den terminalen Sproßscheiden) ermöglichte eine Dosisleistung von 661 r pro Minute.

Bei der weiteren Auswertung der Versuche wurden tiefer gelegene Achselscheiden nicht berücksichtigt, sondern entfernt.

Zur anatomisch-histogenetischen Untersuchung der Sproßscheiden und Blattprimordien wurden die bestrahlten terminalen Vegetationspunkte von 'Eckes Rosa' in Anlehnung an die von SAGAWA und MEHLQUIST (1957) beschriebene Methode am 2., 4., 8. und 14. Tag nach der Bestrahlung entnommen und im Juelschen Gemisch fixiert. Die Objekte wurden sodann nach der üblichen Behandlung in Paraffin eingebettet und die Schnitte mit Eisenhämatoxylin nach Weigert gefärbt.

Zur quantitativen Erfassung der durch die Bestrahlung an den Brakteen von 'Eckes Rosa' aufgetretenen roten, schwach rosafarbenen und weißen Flecken und Sektoren wurden alle Brakteen zu einem einheitlichen Zeitpunkt am 21. 12. 1962 den Pflanzen entnommen, zwischen gut saugfähigem Papier gepreßt und getrocknet. Die nach dieser Behandlung sämtlich sehr gut erhalten gebliebenen Brakteen sowie deren abgeänderte Teile wurden daraufhin mit dem Planimeter vermessen. Das gleiche geschah auch mit einem Teil der Laubblätter, deren durchschnittliche Spreitengröße ermittelt wurde.

C. Experimentelle Ergebnisse

1. Morphologische und anatomische Effekte der Röntgenbestrahlung bei *Euphorbia pulcherrima* WILLD., Klonsorte 'Eckes Rosa'

Vorversuche 1961

Im Jahre 1961 wurden zunächst eine Anzahl von Versuchen durchgeführt, die einen gewissen Überblick über die zu erwartenden Reaktionen der geröntgten Pflanzen gewähren sollten. Insbesondere waren die Fragen der für unsere Zwecke optimalen Röntgendosis und des günstigsten Zeitpunkts ihrer Applikation von Interesse.

Die zur Untersuchung gelangenden Pflanzen wurden dazu in 4 Versuchsgruppen eingeteilt und einer unterschiedlichen Behandlung unterworfen. Die Gruppen 1 und 2 erhielten einmalige Röntgendosen, die zwischen 500 und 20000 r bzw. zwischen 500 und 5000 r lagen. Die Bestrahlungen erfolgten für die erste Gruppe am 11. 9. 1961 und für die zweite am 2. 10. 1961. Bei den Pflanzen der Gruppe 3 wurde fraktioniert bestrahlt, und zwar 5mal mit Teildosen von 250, 500, 750, 1000 bzw. 2000 r. Die einzelnen Teilbestrahlungen erfolgten am 24. 10., 27. 10., 31. 10., 2. 11. und 11. 11. 1961. Die letzte Versuchsgruppe gelangte erst am 4. 11. 1961 zur Bestrahlung. Nach den Erfahrungen der vorangegangenen Versuche wurden diesmal niedrigere Röntgendosen gewählt; sie lagen zwischen 500 und 3000 r.

Die Versuche ergaben, daß schon nach einer einmaligen Bestrahlung mit 500 r Röntgenschädigungen an den Pflanzen auftraten, die bis 3000 r stark zunahmten und oberhalb dieser Grenze durchweg zum Absterben der Sproßscheiden führten. Es zeigte sich dabei, daß die Pflanzen, die zu einem früheren Zeitpunkt ihrer Entwicklungsperiode (11. 9. 1961 und 2. 10. 1961) bestrahlt worden waren, die Strahlenwirkung besser ertrugen als die, welche erst in einem späteren Entwicklungsabschnitt (4. 11. 1961) geröntgt wurden. Während nämlich in den beiden ersten Versuchsgruppen bei 3000 r nur $\frac{1}{4}$ bzw. $\frac{2}{3}$ der behandelten Pflanzen lokal geschädigte Terminalscheiden hatten, zeigten die spät bestrahlten Pflanzen der Versuchsgruppe 4 bis auf eine Ausnahme

sämtlich dieses Schädigungsbild. Desgleichen ergaben sich bei den Pflanzen dieser Gruppe auch schon bei Anwendung von 2000 r erhebliche Ausfälle. Somit scheint bei 'Eckes Rosa' in späten Entwicklungsabschnitten eine erhöhte Strahlensensibilität vorzuliegen. Bei fraktionierter Bestrahlung wuchsen die Pflanzen nur nach Teildosen von 250 und 500 r weiter, jedoch nicht mehr nach 750, 1000 und 2000 r.

Hauptversuch 1962

Im Hauptversuch des darauffolgenden Jahres handelte es sich darum, den Einfluß der Röntgenstrahlen auf die Klonsorte 'Eckes Rosa' an zahlenmäßig wesentlich umfangreichem Material zu verfolgen. Dazu wurden am 18. 7. 1962 190 Kopfstecklinge von Mutterpflanzen geschnitten und zur Vermehrung gebracht. Am 11. 9. 1962, dem Zeitpunkt der Bestrahlung, waren davon 170 gut bewurzelt. 20 dieser Pflanzen dienten als Kontrollen und je 50 wurden mit 1000, 2000 und 3000 r bestrahlt. Die so behandelten Versuchspflanzen wuchsen in der folgenden Zeit bis

Chloroplasten in den meisten Fällen, wie in der Abb. 1b ebenfalls zum Ausdruck kommt, zerstört sind. Demgegenüber ist der dunkelgrüne Blattabschnitt völlig normal gestaltet und läßt wie das unbestrahlte Blatt ein geschlossenes Palisadenparenchym erkennen.

Wenngleich also der anatomische Befund eine Aussage über das Zustandekommen der hellgrünen Färbung zuläßt, so bleibt dennoch zunächst die Frage offen, wie es zu der charakteristischen Keilform des geschädigten Blattabschnittes kommt. Sehr wahrscheinlich liegt hier nur eine partielle Schädigung vor, die darauf zurückzuführen ist, daß es schon ältere Blätter waren, die in diesem Falle bestrahlt wurden. Ihre Basen lagen innerhalb des vom 40 mm-Tubus abgegrenzten Strahlungsfeldes und waren damit der direkten Strahlung ausgesetzt. Die Spitzen befanden sich dagegen außerhalb der unmittelbaren Strahlungszone und blieben daher weitestgehend ungeschädigt. Die Keilform wäre dann dadurch zu er-

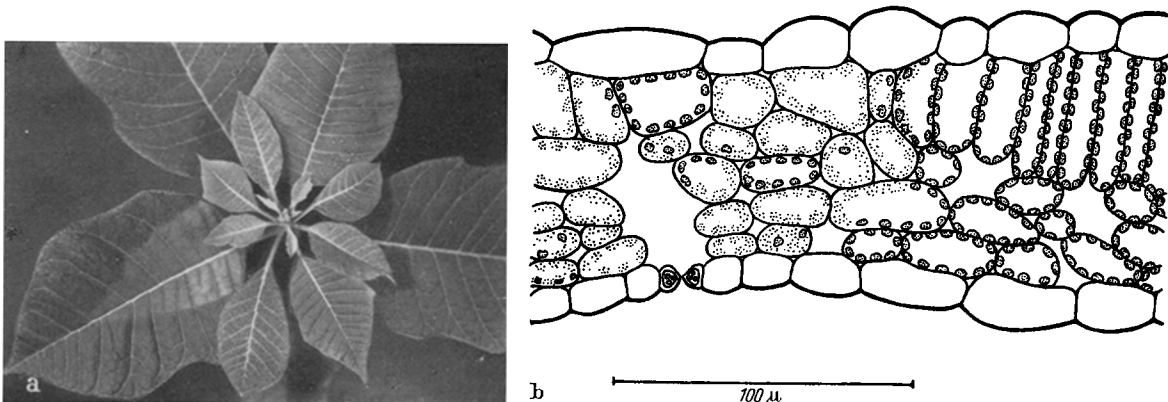


Abb. 1. 'Eckes Rosa'. a) Blatt links unten mit röntgensgeschädigter (2000 r), hellgrün gefärbter Spreitenbasis und dunkelgrünem Blatttrand. b) Querschnitt desselben Blattes, links hellgrüne Zone mit Riesenzellen und zerstörten Chloroplasten, rechts normaler, dunkelgrüner Blattabschnitt (Verteilung und Form der Chloroplasten halbschematisch).

auf ein Exemplar der 1000 r-Serie, das an einer Wurzelerkrankung litt und deshalb nicht ausgewertet werden konnte, sehr gut weiter.

Bereits wenige Tage nach der Bestrahlung ließen sich die ersten Röntgenschädigungen an den Pflanzen erkennen. Sie traten an Blättern auf, die zur Zeit der Bestrahlung gerade entfaltet waren. Es handelt sich dabei, wie die Abb. 1a zeigt, um hellgrüne, scharf konturierte Abschnitte des Spreitengrundes, die häufig zur Blattspitze hin auskeilen und von dem begrenzenden, meist erhaben hervortretenden dunkelgrünen Gewebe sich deutlich unterscheiden. Derartige Schädigungsbilder waren an Kontrollen und schwach bestrahlten Pflanzen (1000 r) nicht zu beobachten. Sie fanden sich jedoch bei stärkerer Bestrahlung sehr häufig, nahmen mit ansteigender Dosis zu und konnten bei 42% der mit 2000 r und bei 60% der mit 3000 r bestrahlten Pflanzen festgestellt werden.

Das anatomische Bild solcher Röntgenschädigungen ist aus der Abb. 1b ersichtlich. Hier zeigt sich an einem aus der Übergangszone vom hellgrünen (linke Bildseite) zum dunkelgrünen (rechte Bildseite) Blattteil dargestellten Schnitt, daß die hellgrüne Färbung vornehmlich auf einem Ausfall des L_2 -bürtigen Palisadengewebes beruht. Die Schädigung dieser Zellschicht geht mit einer Vergrößerung der Interzellularen sowie einer Bildung von Riesenzellen einher, die größtenteils stark vakuolisiert und deren

klären, daß infolge des Längenwachstums der Blattspreite die anfangs flach bogenförmig verlaufende Schädigungsgrenze allmählich zur Form eines spitzen Winkels ausgezogen worden ist.

Darüber hinaus wäre es aber auch denkbar, daß durch die Strahleneinwirkung in den basalen Blattteilen schädigende Stoffe entstanden sind, die eine Fernwirkung der Bestrahlung auf die angrenzenden Blattzonen ausgeübt haben. Derartige Erscheinungen sind von KRIUKOVA und KUZIN (1960) an jungen Pflanzen von *Vicia faba* wahrscheinlich gemacht worden. Sie brachten in ihren Versuchen die Pflanze in einem Bleikasten unter und ließen jeweils nur ein einzelnes Blatt zur Bestrahlung frei. Danach stellten sie fest, daß auch in den geschützten Organen der Pflanze deutliche Wachstumshemmungen auftraten, als deren Ursache sie die Wirkung von Toxinen annehmen, die in dem geschädigten Blattgewebe entstehen und durch den Saftstrom auf die unbestrahlten Teile der Pflanze übertragen werden.

Die später an den Versuchspflanzen ausdifferenzierten, total bestrahlten Blätter zeigten je nach der applizierten Strahlendosis unterschiedliches Verhalten. Während Dosen von 1000 r die Gestalt der Blätter nur unwesentlich verändern, die Größe der Blattfläche aber sogar stimulieren, sind nach Einwirkung von 2000 r die Blattspitzen deutlich verkleinert. 3000 r bewirken weitere Spreitenverkleinerung und starke Verbildungen der Blattform (Abb. 2d

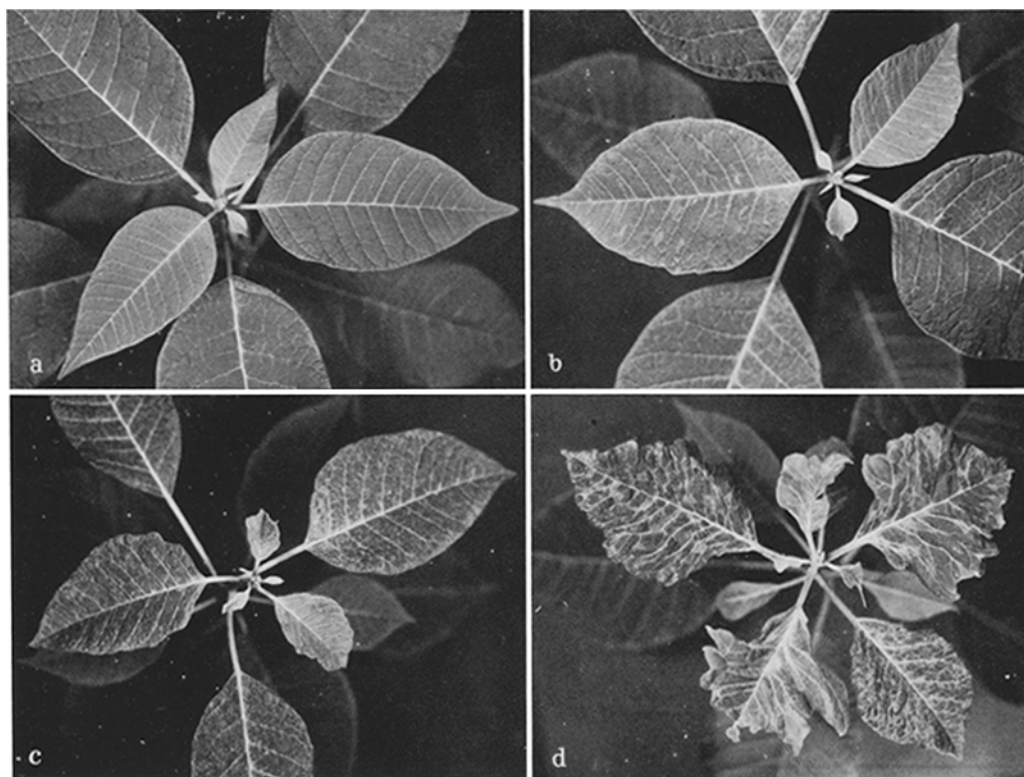


Abb. 2. 'Eckes Rosa'. Blattspreiten mit röntgeninduziertem Hell-Dunkelgrün-Mosaik. a) Kontrolle (unbestrahlt), b) 1000 r, c) 2000 r, d) 3000 r (Blatt rechts unten strahlensukkulent).

und 3). Letztere äußerten sich meist in der Reduktion bestimmter Spreitenpartien, manchmal sogar ganzer Spreitenhälften und in der gleichzeitig starken Wachstumsförderung der Randzone, die häufig zipfelartig auswuchs. Darüber hinaus kam es aber auch an den Blättern und Brakteen zu Gabelungen der Mittelrippe und damit zu einer Teilung der Blattspreite.

Alle bestrahlten Primordien und Jungblätter wiesen neben diesen Verbildungen auch stets ein charakteristisches Hell-Dunkelgrün-Mosaik auf. Die bestrahlten Blattspreiten sind dabei von einem dichten Netz unregelmäßig gestalteter größerer oder kleinerer hellgrüner Flecken überzogen, zwischen denen sich Abschnitte normalen dunkelgrünen Gewebes befinden. Die Größe dieser Flecken liegt etwa zwischen 0,5 und 4 mm, wobei Primordien, die zum Zeitpunkt der Bestrahlung bereits weiter ausgebildet waren, stets ein feineres Mosaik gegenüber noch jüngeren Primordien zeigten, auf denen durchweg größere Flecken auftraten. Dieses auch von BERGANN (1962a) schon an diesem Objekt beschriebene Hell-Dunkelgrün-Mosaik geben die Abb. 2b bis d wieder. Abb. 2a stellt im Vergleich dazu eine gleichaltrige, unbestrahlte Kontrollpflanze dar. Wie auch in den Abbildungen zum Ausdruck kommt, ist die verschieden starke Ausbildung dieses Mosaiks von der applizierten Strahlendosis abhängig, weshalb an den Blättern der mit 1000 r bestrahlten Pflanzen (Abb. 2b) auch nur wenige, an den mit 2000 r (Abb. 2c) und 3000 r (Abb. 2d) bestrahlten dagegen zunehmend mehr Flecke ausgebildet sind. Dieses zunächst deutlich hervortretende, lange Zeit die Pflanzen kennzeichnende Bild geht allerdings im weiteren Wachstum immer mehr verloren.

Die anatomischen Befunde für das Hell-Dunkelgrün-Mosaik sind die gleichen, wie sie für die größeren

hellgrünen Sektoren eingangs festgestellt wurden, nämlich Ausfall von Palisadenparenchym, Bildung von Riesenzellen, Interzellularvergrößerung und Schädigung bzw. Zerstörung von Chloroplasten.

Neben den beschriebenen Röntgenschäden zeigten die Blätter stark bestrahlter Pflanzen auch eine sehr augenfällige Verdickung ihrer Spreiten. Dieses von BIEBL (1956, 1958a und b) und BIEBL und HÖLZL (1958) als Strahlensukkulenz bezeichnete Schädigungsbild, das auch beispielsweise GUNCKEL und SPARROW (1954), HEIKEN (1961) und WINKLER und POHL (1963) an ihren Objekten beschrieben haben, beruht einmal auf einer Vermehrung der Zellschichten des Schwammparenchyms, zum anderen aber vor allem auf einer Vergrößerung sowohl der Schwammparenchym- als auch der Palisadenzellen. Während nämlich an Blattquerschnitten von Kontrollen stets



Abb. 3. Röntgengeschädigte Blätter von 'Eckes Rosa' (3000 r) mit teilweise reduzierten bzw. verbildeten Spreitenteilen. Blattrand häufig zipfelartig ausgezogen.

nur 3 bis 4 Schwammparenchymsschichten festgestellt werden konnten, fanden sich an Blattquerschnitten der mit 2000 r bestrahlten Pflanzen 4 bis 5 und an solchen der 3000 r-Serie 5 bis 6 Zellschichten. Des weiteren waren die Zellen des Mesophylls in der Regel größer als bei den Kontrollen.

Um die ungefähre Blattdicke der verschiedenen behandelten Pflanzen kennenzulernen, wurde von 8 Pflanzen pro Behandlungsgruppe je 1 Blatt gleicher Insertionshöhe entnommen und an 4 verschiedenen Stellen querschnitten und mikroskopisch gemessen. Aus den auf diese Weise erhaltenen 32 Einzelwerten wurde dann ein Mittel errechnet, das in Tab. 1 dargestellt ist. Wenn auch die hier ermittelten Zahlen nur Richtwerte sein können, so spiegeln sie doch das geschilderte anatomische Bild sehr gut wider und zeigen, daß von 2000 r an aufwärts mit steigender Röntgendosis die Blattdicken deutlich zunehmen. Bestrahlungen mit nur 1000 r ließen dagegen noch keine Verdickungen der Blattspreiten im Vergleich mit den Kontrollen erkennen.

Tabelle 1. Dichte der Blattspreite und Sukkulenzgrad (Wassergehalt g/Blattoberfläche dm²) bei 'Eckes Rosa' in Abhängigkeit von der Röntgendosis.

Behandlung	Dicke in μ $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	Sukkulenzgrad
Kontrolle	117 \pm 1	24,2
1000 r	117 \pm 1	27,8
2000 r	131 \pm 1	34,1
3000 r	148 \pm 2	57,5

Ebenso erhöhte sich, wie gleichfalls in der Tab. 1 zum Ausdruck kommt, der Sukkulenzgrad mit steigender Dosis. Er war bei allen angewandten Röntgendosen höher als bei den Kontrollen. Das gleiche hatten WINKLER und POHL (1963) an den von ihnen bestrahlten Kartoffelsorten 'Fina', 'Planet' und 'Oberarnbacher Frühe' feststellen können.

Auch die Blattepidermen stärker bestrahlter Pflanzen zeigen häufig Röntgenschädigungen, die sowohl in der unregelmäßigen Gestalt der Epidermiszellen als auch in häufigen Spaltöffnungsanomalien ihren Ausdruck finden. Während nämlich die Epidermiszellen von Kontrollen in der Flächenansicht mit ihren Zellwänden deutlich wellig verzahnt sind (Abb. 4a), zeigen die Epidermiszellen stärker bestrahlter Blätter vielfach eine solche regelmäßige Verzahnung der Zellwände nicht mehr (Abb. 4b). Desgleichen sind im Gegensatz zu den Kontrollen die Schließzellen stark bestrahlter Blattepidermen häufig verbildet oder nicht vollständig entwickelt. Gleiches hatte

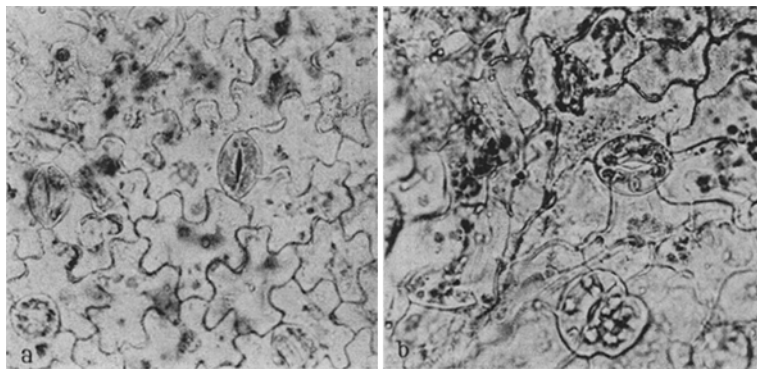


Abb. 4. Untere Blattepidermis von 'Eckes Rosa' (Aufsicht). a) Unbestrahlte Kontrolle, b) 3000 r, Spaltöffnungsanomalien zeigend.

BIEBL (1956, 1958 a und b) an *Nicotiana glauca*, *Nicotiana glauca* \times *plumbaginifolia*, *Brassica oleracea* und *Soja hispida* festgestellt. Die Mikrofotografie der unteren Blattepidermis einer mit 3000 r bestrahlten Pflanze (Abb. 4b) zeigt mehrere unentwickelte bzw. verbildete Schließzellen und in einem Falle sogar eine interessante Doppelbildung.

Während der fortschreitenden Entwicklung ergaben sich zwischen den verschieden stark bestrahlten Pflanzen untereinander und den Kontrollen deutliche Unterschiede im Wachstum des Sprosses. Um ein

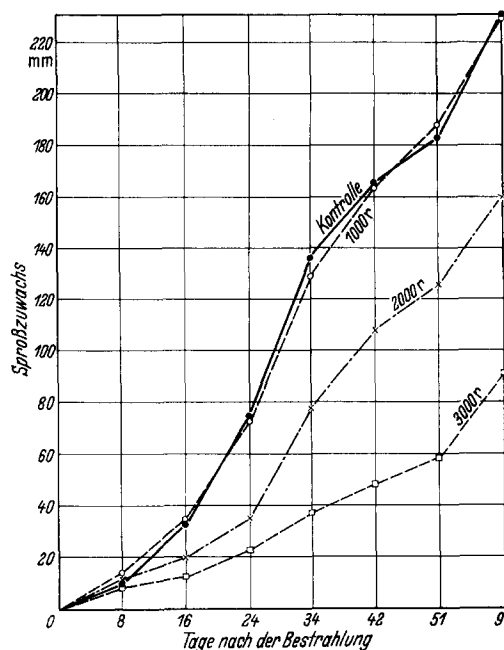


Abb. 5. Sproßzuwachs bei 'Eckes Rosa' nach einmaliger, verschieden dosierter Röntgenbestrahlung am 11. 9. 1962.

genaues Bild von diesen Wachstumsunterschieden zu erhalten, wurde in den Monaten September und Oktober bei allen Pflanzen etwa wöchentlich der Längenzuwachs festgestellt. Am 11. 12. 1963, zu einem Zeitpunkt, als alle Pflanzen zur Blüte gekommen waren und das Wachstum eingestellt hatten, erfolgte die Ermittlung der Gesamtlänge.

Die erhaltenen Werte ($\bar{d} \pm s_{\bar{d}}$) brachten zum Ausdruck, daß, wie zu erwarten war, die mit 2000 r und 3000 r bestrahlten Pflanzen mit 160 ± 8 bzw. 90 ± 9 mm den geringsten Gesamtwuchs hatten, wohingegen die Pflanzen der 1000 r-Serie mit 228 ± 12 mm gegenüber den unbestrahlten Kontrollen mit 229 ± 23 mm keinen signifikanten Unterschied aufwiesen. Im Gegenteil wird durch den Verlauf der Zuwachskurven (Abb. 5) aufgezeigt, daß nach den ersten Messungen, die am 8. bzw. am 16. Tag nach der Bestrahlung stattfanden, bei den mit 1000 r bestrahlten Pflanzen größere Zuwachswerte ermittelt werden konnten als bei den Kontrollen, was auch noch einmal am 51. Tag nach der Bestrahlung, am 1. 12. 1963, der Fall war. Erstaunlicherweise wuchsen sogar die Pflanzen der 2000 r-Serie in der ersten Woche noch schneller als die Kontrollen, doch fiel ihre Zuwachskurve im weiteren Verlauf schnell ab.

Die Ergebnisse zeigen, daß die von anderen Objekten nach Bestrahlung mit niedrigen Strahlendosen häufig berichteten Wachstumsstimulationen (BREIDER und REICHARDT 1955; MICKE 1959, 1961; THAUNG 1960; ERDELSKY 1960; VON KREYBIG 1961; SHARMA und BOYES 1962 u. a.) in unseren Versuchen vornehmlich in den ersten zwei Wochen nach der Bestrahlung gemessen werden konnten. Auf ähnliche Ergebnisse haben auch REICHARDT (1955) und COROVIC et al. (1960) aufmerksam gemacht. In unseren Versuchen war es allerdings nicht möglich, diese geringen Wachstumsstimulationen statistisch zu sichern.

Ähnliche Verhältnisse wie für die Sproßlänge ergaben sich schließlich für die Größe der Blattspreite. Sie wurde ermittelt, indem von jeder Pflanze ein Blatt gleicher Insertionshöhe entnommen und mit dem Planimeter die Spreitenfläche gemessen wurde.

Tabelle 2. Größe der Blattspreite bei 'Eckes Rosa' in Abhängigkeit von der Röntgendosis.

Behandlung	Anzahl der gemessenen Blätter	Größe der Blattspreite in mm ² $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$
Kontrolle	20	3856 \pm 385
1000 r	49	4732 \pm 230
2000 r	50	2993 \pm 173
3000 r	50	1328 \pm 131

Die ermittelten Werte sind in Tab. 2 verzeichnet. Sie bringen einerseits wiederum die stimulierende Wirkung der Strahlen innerhalb niedriger Dosisbereiche, andererseits bei höheren Dosen Wachstumsdepressionen, hier Reduktion der Blattfläche, zum Ausdruck.

2. Histogenetische Effekte der Röntgenbestrahlung

a) Klonsorten 'Eckes Rosa', 'Eckes Weiß' und 'Imperator'

Neben den eben besprochenen morphologischen Effekten der Röntgenbestrahlung, die in der Regel nur vorübergehend an den Pflanzen erkennbar sind und zumeist auf einer Schädigung relativ ausdifferenzierter Blattprimordien beruhen, können Röntgenbestrahlungen auch zu Schädigungen bzw. Zerstörungen von Zellen des Sproßscheitels und der jüngsten Blattprimordien führen.

In der weiteren Histogenese solcher Scheitel oder Primordien sind nun gewisse Anomalien zu erwarten, die züchterisch deshalb von großer Bedeutung sind, weil sie die Umlagerung oder auch Entmischung der behandelten Chimären einleiten. Es handelt sich dabei stets um Restitutionserscheinungen, die dann eintreten, wenn einzelne Zellen der Initialfelder oder Blattprimordien geschädigt oder gar zum Absterben gebracht werden. Die unmittelbaren Folgen derartiger Zellschädigungen bestehen in Störungen des Zellwachstums oder der Teilungsfunktion. Würden sämtliche Zellen eines bestrahlten Scheitels ganz gleichmäßig oder in gleichem Grade geschädigt, so bliebe wohl die Konstitution dieses Scheitels unverändert erhalten. Tatsächlich werden jedoch die einzelnen Zellen höchst verschiedenartig beeinträchtigt.

Neben Zellen, die nekrotisch werden oder wenigstens ihr Wachstum und ihre Teilungen völlig einstellen, gibt es solche, die offensichtlich keine Anzeichen der Strahleneinwirkung zeigen und ungehemmt oder sogar stimuliert wachsen und sich teilen. Sie werden augenscheinlich durch die ausfallenden Nachbarzellen geradezu zu verstärktem Wachstum provoziert und treten bevorzugt vikariierend in die Gewebelücken ein, die durch das Ausfallen geschädigter Zellen und Zellkomplexe zustandekommen. So kann beispielsweise L₂-Material Lücken des Dermatogens ausfüllen und damit am Aufbau der Epidermis beteiligt werden. Das ist der von uns als Perforation bezeichnete Fall.

Stellen einzelne, tiefergelegene, zur L₂ oder L₃ gehörige Zellen ihre Teilungstätigkeit ein, so ist es möglich, daß das jetzt vom Wachstumsdruck der Binnenzellen entlastete Dermatogen sich nicht mehr auf die Ausbildung von Abschlußgewebe beschränkt, sondern unter Periklinalteilung an der Gewebeproduktion im Scheitelinneren teilnimmt. Durch solche atypischen Aktivierungen peripherer Sproßscheitelschichten, die wir Reduplikationen nennen, werden oft tiefergelegene Zellklone aus dem aktiven Scheitel abgedrängt.

Zur weiteren Klärung dieser Vorgänge wurden in den Jahren 1961 und 1962 zahlreiche Bestrahlungen durchgeführt. In den teilweise schon im vorhergehenden Abschnitt erwähnten Versuchen des Jahres 1961 ging es in erster Linie darum, die ausgelösten Perforationen und Reduplikationen an 'Eckes Rosa' anatomisch zu erfassen. Des weiteren sollte an 'Eckes Weiß' und 'Imperator' bewiesen werden, daß es sich bei den strahleninduzierten Farbänderungen an den Brakteen von 'Eckes Rosa' nicht etwa um genetische, sondern nur um histogenetische Veränderungen handelt, die lediglich an Heterohistonten, nicht aber an Homohistonten auftreten können. Dieser Beweis konnte, wie zu erwarten war, erbracht werden, denn sowohl an 'Eckes Weiß' als auch an 'Imperator' ließen sich lediglich morphologische und anatomische Röntgenschädigungen erkennen, wie sie in Abb. 6b in den stark gewellten und deformierten Brakteen von 'Eckes Weiß' zum Ausdruck kommen. Niemals traten jedoch irgendwelche Farbänderungen auf, wie sie für 'Eckes Rosa' bekannt waren. Zweifellos sind auch bei 'Eckes Weiß' und 'Imperator' Perforationen und Reduplikationen an Scheiteln und Primordien ausgelöst worden. Sie konnten aber an den Brakteen gar nicht sichtbar werden, weil die Sproßscheitel dieser Objekte sich überhaupt nur aus genetisch weißen oder roten Schichten aufbauen. Bei der Monektochimäre 'Eckes Rosa' müssen dagegen

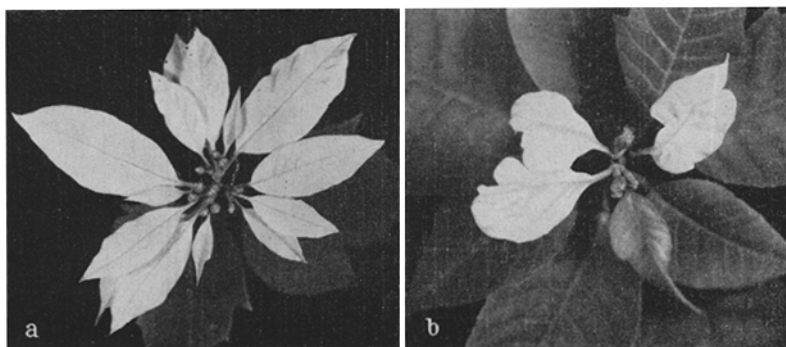


Abb. 6. 'Eckes Weiß'. a) Unbestrahlte Kontrolle mit normal ausgebildeten weißen Brakteen, b) 2000 r, Brakteen ebenfalls reinweiß, jedoch verkleinert und deformiert.

solche histogenetischen Anomalien an den Brakteen immer erkennbar werden, weil in ihren Scheiteln die mutativ weiße L_1 von zwei idiotypisch roten Schichten (L_2 und L_3) unterlagert ist. Im Falle einer Schädigung der L_1 durch Perforation rückt rotes Binnengewebe in L_1 -Position, und es entsteht der rote Homohistont. Nach Defekten im Binnengewebe kommt durch Reduplikation der L_1 die Diektoform der Scheitelkonstitution Weiß-Weiß-Rot ('Trebstii alba') oder gar der weiße Homohistont zustande.

Bei 'Eckes Rosa' konnten die schon von BERGANN (1962a) beschriebenen histogenetischen Veränderungen in großer Zahl wieder erzeugt werden. Es ergab sich jedoch ein unterschiedliches Bild, je nachdem, ob die Pflanzen zu einem frühen oder späten Zeitpunkt ihrer Entwicklung bestrahlt wurden. Während nämlich bei den Anfang September und Anfang Oktober geröntgten Pflanzen die roten, schwach rosafarbenen und weißen Areale auf den Brakteen immer in geringer Zahl, dafür aber großflächig ausgebildet waren (Abb. 7b, c, d) und in einzelnen Fällen sogar ganze Brakteen oder Brakteensterne abgeändert erschienen (Abb. 7e), traten die Perforationen und Reduplikationen an den meist auch stark verbildeten Brakteen der am Anfang November bestrahlten

Pflanzen stets in deutlich größerer Zahl, dafür aber immer kleinflächig auf. Besonders traf das für die schwach bestrahlten Pflanzen zu, deren Brakteen eine große Anzahl solcher abgeänderter, nur wenige Millimeter großer Flecke besaßen (Abb. 7f). Daß diese Beziehungen indessen auch dosisabhängig sind, weil höhere Bestrahlungsdosen infolge des größeren Umfanges der bewirkten Gewebeschädigungen im allgemeinen auch ausgedehntere Bereiche der Geweberestitution hervorrufen, wird später eingehender erörtert werden. Bei fraktioniert bestrahlten Pflanzen ergaben sich die gleichen Verhältnisse.

Die hier demonstrierten unterschiedlichen Reaktionen konnten nur in den verschiedenen Bestrahlungsterminen ihre Ursache haben. Die Pflanzen befanden sich nämlich Anfang September und Anfang Oktober noch in voller Entwicklung, wogegen sie Ende Oktober und Anfang November ihr Wachstum größtenteils abgeschlossen hatten und zumeist auch schon in die florale Phase eingetreten waren. Deshalb können umfangreichere histogenetische Anomalien, die zur Abänderung größerer Brakteenbezirke, ganzer Brakteen oder gar vollständiger Brakteensterne führen, stets nur nach Frühbestrahlung erhalten werden, also bei Behandlung zu einem Zeitpunkt, an dem der Scheitel noch in voller Tätigkeit ist. Ende Oktober und Anfang November sind dagegen an den bereits angelegten Brakteen nur noch lokale und sehr kleinflächige Veränderungen zu erwarten.

Diese Überlegungen wurden durch anatomische Untersuchungen, in denen zugleich das Zellverhalten bei Perforationen und Reduplikationen näher studiert werden konnte, voll bestätigt. So ließ sich beispielsweise an Brakteenquerschnitten spät bestrahlter Pflanzen (Abb. 8a und b) in den perforierten Bereichen stets noch die zerstörte Epidermis auffinden.

Die Röntgenschädigung wurde also erst zu einem ziemlich späten Zeitpunkt der Phyllogenese bewirkt, als schon Dauerzellen ausgebildet waren, die sich höchstens noch zu strecken vermochten. Niemals waren jedoch die Zellen noch zur antikli-

Die Röntgenschädigung wurde also erst zu einem ziemlich späten Zeitpunkt der Phyllogenese bewirkt, als schon Dauerzellen ausgebildet waren, die sich höchstens noch zu strecken vermochten. Niemals waren jedoch die Zellen noch zur antikli-

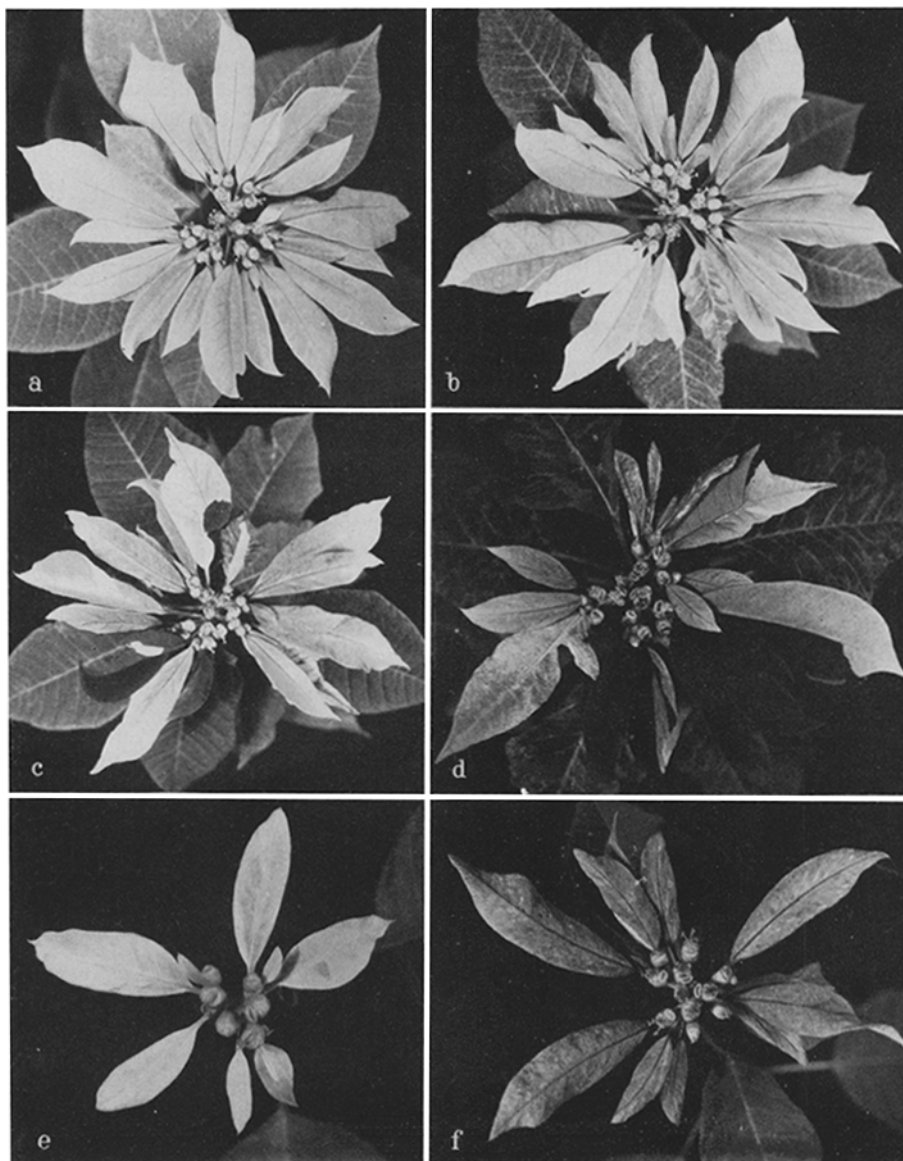
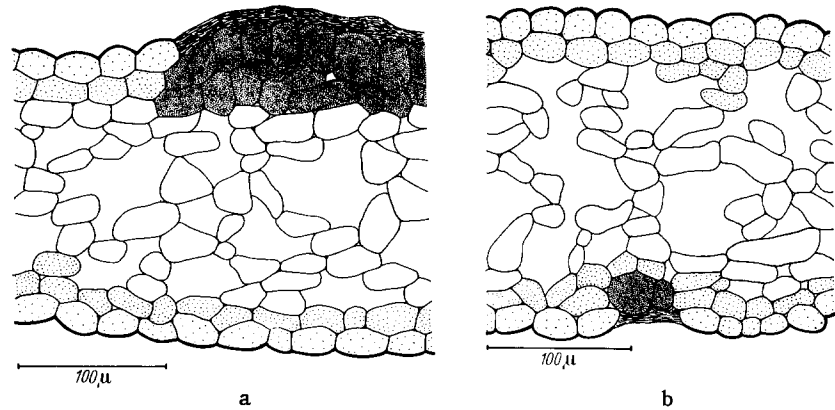


Abb. 7. Röntgeninduzierte Perforationen und Reduplikationen an Brakteen von 'Eckes Rosa'. a) Unbestrahlte Kontrolle mit homogen rosafarbenen Brakteen, b) 2000 r, zwei Brakteen vollständig, zwei zur Hälfte redupliziert (WWR), c) 3000 r, zwei Brakteen vollständig perforiert (RRR), eine Braktee RRR mit WWW-Areal, mehrere Brakteen mit WWR-Abschnitten, d) 3000 r, ein Sektor des Spößscheitels perforiert (RRR), e) vollständige Reduplikation eines Achselaustriebes zur Diektoform (WWR), f) 500 r, Brakteen mit kleinflächigen Perforations- und Reduplikationssprengeln.

Abb. 8. Anatomische Verhältnisse der perforierten Brakteen und Blattstiele bei 'Eckes Rosa'. a) Fraktionierte Bestrahlung (5×250 r), Brakteenquerschnitt, rechts perforierter Abschnitt mit zerstörter oberer Epidermis. Der unterschiedliche Anthozyanengehalt der einzelnen Zellen ist durch verschiedene dichte Punktierung hervorgehoben: Dicht punktiert = hoher Anthozyanengehalt, rot. Weniger dicht punktiert = Anthozyanengehalt niedriger, rosa. Entfernt punktiert = Zellen nur schwach anthozyanhaltig, schwach rosa. b) 1000 r, Brakteenquerschnitt, perforierter Abschnitt an der Brakteenunterseite mit zerstörter Epidermis, sonst wie Abb. 8 a, c) 3000 r, Brakteenquerschnitt, links normaler, rosa gefärbter Abschnitt, rechte obere Brakteenseite perforiert, obere Epidermis im Gegensatz zum normalen Brakteenenteil scharlachrot gefärbt, d) 3000 r, Aufsicht auf die plasmolysierte obere Epidermis einer Braktee, links normal rosa, rechts perforierter, roter Abschnitt, e) 3000 r, Blattstiel mit rotem Streifen (Perforation), der bis in die röntgenschädigte Zone der Blattspitze verläuft, f) 3000 r, Aufsicht auf die obere Epidermis eines Blattstiels, zwei rote Zellreihen (Perforation) zeigend.



nen Teilung befähigt, weshalb auch die veränderten Areale zu meist sehr klein und eng begrenzt blieben.

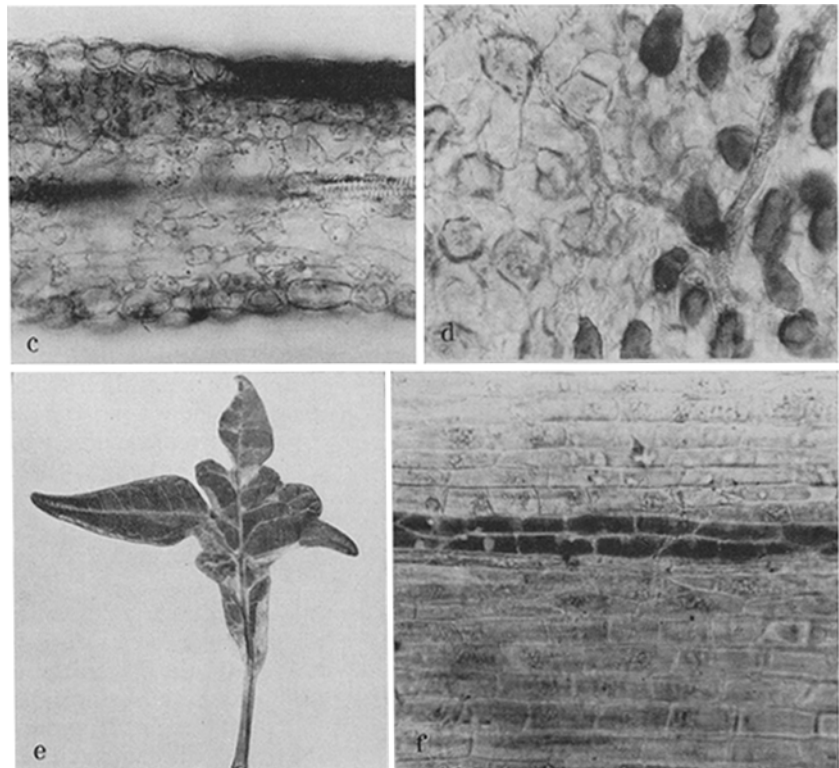
Abb. 8a zeigt einen Querschnitt durch ein derartiges scharf abgegrenztes scharlachrot gefärbtes Areal innerhalb einer rosafarbenen Braktee von 'Eckes Rosa'. Die Rosafärbung kommt bekanntlich dadurch zustande, daß sowohl auf der Ober- als auch der Unterseite der Braktee die idiotypisch „rote“ Subepidermale Pigment ausbildet und gleichzeitig die idiotypisch „weiße“ Epidermis zu einer zwar schwachen, aber doch deutlichen Pigmentierung induziert (BERGANN 1962a). Die obere Epidermis der untersuchten Braktee ist teilweise zerstört (Abb. 8a, rechte Bildseite). Die Reste der abgetöteten Zellen sind als dunkelbrauner, zellulär nicht mehr gegliederter Deckbelag über den funktionstüchtig gebliebenen Mesophyllzellen zu erkennen. Man sieht, wie sich Zellmaterial vorgeschoben und die entstandene Epidermislücke geschlossen hat. Dabei scheint in diesem Falle die Subepidermale geschlossen und ohne Periklinalisierung die Position der Epidermis eingenommen zu haben, und tieferliegende Mesophyllzellen sind nachgerückt, so daß an der Wundstelle eine verhältnismäßig dichte, fast interzellularenfreie Packung oder gar Schichtung der Zellen erfolgt ist. Charakteristisch für das vikariierende Zellmaterial ist, daß es seitlich und auch nach der Tiefe hin scharf abgegrenzt ist. Ebenso fällt die sehr starke Pigmentierung auf, die offenbar infolge erhöhten Lichtgenusses während der Zeit der Restitution zustandegewonnen ist. Abb. 8b zeigt ebenfalls das anatomische Bild eines Epidermisdefektes, der diesmal aber nur einen geringen Umfang hat und auf der Unterseite der Braktee lokalisiert ist.

Bei den Anfang September bzw. Anfang Oktober bestrahlten Pflanzen konnten derartige Epidermiszerstörungen an den Brakteen nicht mehr aufgefunden werden (Abb. 8c). Die Pflanzen befanden sich zur Zeit der Röntgenschädigung offenbar in einem frühen Stadium der Phyllogenesis, in welchem die L_2 -Zellen noch gut teilungsfähig waren und deshalb

leicht in die Epidermis eingegliedert werden konnten. Daher war an Brakteenquerschnitten solcher Pflanzen die unterschiedliche Herkunft beispielsweise „weißer“ und „roter“ Epidermiszellen nur noch an ihrer Pigmentierung, nicht aber an ihrer Form und Größe zu erkennen (Abb. 8c und d).

Außer an Brakteen ließen sich Perforationen auch schon an den zuletzt gebildeten Laubblättern erkennen. Sie äußerten sich hier als rote Streifen auf den Blattstielen (Abb. 8e), die häufig bis in die geschädigte Zone der Blattspitze hinein verlaufen und, wie in Abb. 8f zu sehen ist, auf einer starken Rötung der L_2 -bürtigen Zellen der Deckschicht beruhen.

Reduplikationen sind an Brakteenquerschnitten immer nur im Endstadium erkennbar, wenn die Verdopplung oder Vervielfachung des für „weiß“ veranlagten Deckgewebes längst vollzogen ist. Bei partieller Reduplikation an Brakteenprimordien treten dann auf den rosafarbenen Brakteen hellrosa bis fast rahmweiß gefärbte Flecken auf, und in einigen Fällen ist aus dem Fehlen der Anthozyanbildung auf die völlige Abdrängung „roten“ Gewebes aus dem betreffenden Teil der Braktee zu schließen. Bei Reduplikationen von L_1 an Terminal- oder Achselschei-



teln entstehen Sprosse, die entweder Diektochimären der Scheitelkonstitution Weiß-Weiß-Rot (WWR) oder weiße Homohistonten (WWW) sind.

Direkte Beobachtungen über Periklinalisierungen der L_1 waren nur an röntgengeschädigten Sproßscheiden selbst möglich. Insbesondere zeigten stark bestrahlte Sproßscheiden eine Fülle von Strahlenschädigungen. Wie aus der Abb. 9b hervorgeht, waren vor allem die äußeren Zellschichten stark in Mitleidenschaft gezogen. Mehrfach traten hier nach Zerstörung ganzer Gewebeteile größere Lücken auf, in die von L_2 oder L_3 her Zellmaterial eingeschoben wurde. Andere Zellen wiederum waren stark vergrößert und vakuoliert, wie in der Mitte der Abb. 9b zu sehen ist. Da-

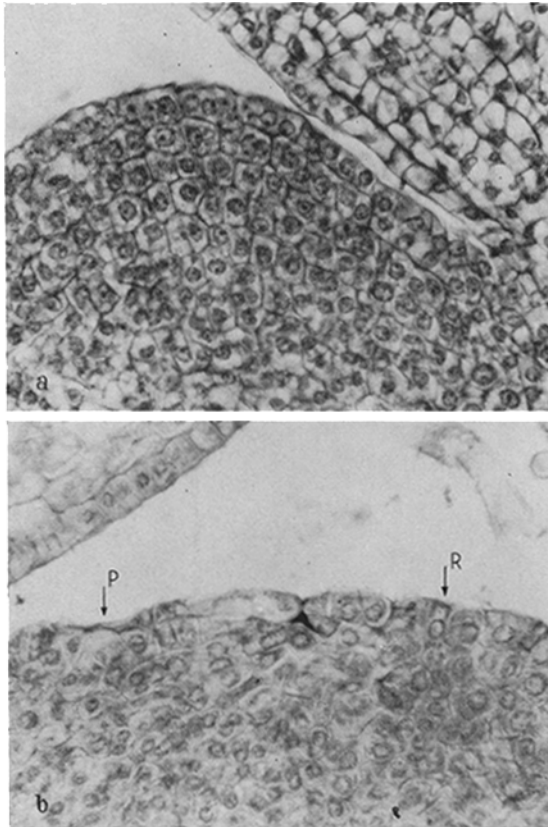


Abb. 9. Mikrotomanschnitte (längs) durch den Sproßscheiden von 'Eckes Rosa'. a) Unbestrahlte Kontrolle mit regelmäßig geschichtetem Scheitel, b) 3000 r, links Perforation (P), in der Mitte Riesenzellbildung und rechts Periklinalisierung (Reduplikation - R) der L_1 zeigend.

neben fanden sich aber auch Zellen, die sich offenbar periklin teilten und damit eine Reduplikation einleiteten. So waren Perforationen (P) und Reduplikationen (R) am Scheitel häufig direkt nebeneinander zu finden, wie auch die von solchen Scheiteln später gebildeten Brakteen immer wieder die entsprechenden Mosaikbildungen zeigten. Die bestrahlten Scheitel waren gegenüber den unbestrahlten Kontrollen stärker abgeflacht und im Wuchs gehemmt. Des weiteren war die regelmäßige Schichtung der äußeren 3 Zellagen, die für Kontrollen (Abb. 9a) immer typisch ist, außerordentlich gestört.

Nachdem sich in den Versuchen des Jahres 1961 mit aller Sicherheit Perforationen und Reduplikationen hervorbringen und auch anatomisch nachweisen ließen, galt es im darauffolgenden Jahre, die optimalen Bedingungen für die Auslösung dieser histogenetischen Anomalien festzustellen. Dazu wurden, wie schon erwähnt, je 50 Pflanzen mit 1000,

2000 und 3000 r bestrahlt und mit 20 gleichaltrigen Kontrollen verglichen. Die Bestrahlungsdosen waren dabei nach den Erfahrungen der vorhergehenden Versuche so gewählt worden, daß mit keinem Ausfall gerechnet zu werden brauchte. Tatsächlich fiel auch lediglich eine wurzelkranke Pflanze in der 1000 r-Serie aus. Die mit 1000 und 2000 r bestrahlten Pflanzen überwandten die schädigende Wirkung der Anfang September erfolgten Bestrahlung insofern befriedigend, als sie etwa gleichviel und gleichgroße Brakteen wie die Kontrollen entwickelten. Lediglich an den Pflanzen der 3000 r-Serie zeigten sich noch zur Blütezeit größere Auswirkungen der Bestrahlung, denn ihre Brakteen waren häufig kleiner und meist auch in geringerer Zahl vorhanden. Insgesamt besaßen die Kontrollen und die mit 1000 und 2000 r bestrahlten Pflanzen im Mittel 19,30 bzw. 21,84 und 20,14 Brakteen, wogegen bei den mit 3000 r behandelten Pflanzen nur durchschnittlich 13,87 Brakteen ausgebildet waren.

Trotz der genügend hohen Röntgendosis von 3000 r fanden sich an keiner der Versuchspflanzen vollständige Umlagerungen ganzer Brakteensterne zum roten (RRR) oder weißen (WWW) Homohistonten bzw. zur Diektochimäre (WWR). Zukünftige Bestrahlungen werden deshalb, um mit Sicherheit höhere Anteile vollständiger Umlagerungen zu erzielen, wesentlich früher, bereits im Hochsommer, erfolgen müssen. Immerhin waren, insbesondere nach Anwendung von 3000 r, häufiger wieder ganze Brakteen verändert (Abb. 7b, c, d). Die Effekte waren eindeutig dosisabhängig, denn sie traten noch nicht bei 1000 r, wohl aber bei 2000 und 3000 r auf. Insgesamt waren bei 2000 r 0,30% der Brakteen total nach RRR und 0,40% nach WWR abgeändert; bei 3000 r waren es 2,47% bzw. 1,45%.

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle traten die Perforationen und Reduplikationen auch in diesem Versuch wieder in Form partieller Abänderungen an den Brakteen auf. Dabei gab es sowohl Brakteen, die nur nach RRR, WWR oder WWW abgeänderte Areale besaßen, als auch solche, an denen sich sowohl Veränderungen nach RRR und WWR, RRR und WWW, WWR und WWW oder aber auch nach allen 3 Typen zeigten.

Am häufigsten waren partielle Reduplikationen nach WWR. Ihnen folgten ebenfalls in größerer Zahl Perforationen nach RRR, währenddessen Reduplikationen zum weißen Homohistonten (WWW) immer nur selten festgestellt werden konnten. Allgemein ließ sich erkennen, daß sowohl Reduplikationen als auch Perforationen mit steigender Dosis an Zahl zunehmen, was auf die häufigeren Röntgenschäden nach stärkerer Bestrahlung zurückzuführen ist. Insgesamt konnten bei 2000 r an 43,79% und bei 3000 r sogar an 65,75% der Brakteen Perforationen bzw. Reduplikationen festgestellt werden. Demgegenüber wiesen bei 1000 r nur 24,86% und bei den Kontrollen nur 13,99% der Brakteen histogenetische Veränderungen auf.

In der Tab. 3 sind alle histogenetisch veränderten Brakteen der Versuchspflanzen getrennt nach den beiden histogenetischen Vorgängen der Perforation (RRR) und Reduplikation (WWR und WWW) verzeichnet. Es läßt sich erkennen, daß beide Vorgänge sowohl nach schwächerer als auch nach stärkerer

Tabelle 3. Anzahl der partiell und total perforierten (RRR) und reduplizierten (WWR und WWW) Brakteen von 'Eckes Rosa' in Abhängigkeit von der Röntgendosis (die eingeklammerten Zahlenwerte geben total perforierte bzw. reduplizierte Brakteen an).

Behandlung	Anz. der Pfl.	Brakteen												Verhältnis Perf.:Red.
		insgesamt		unverändert		verändert		Perforation		Reduplikation		Perf. u. Red.		
		Anz.	Mittel	Anz.	%	Anz.	%	Anz.	%	Anz.	%	Anz.	%	
Kontr.	20	386	19,30	332	86,01	54	13,99	8	2,07	45	11,66	1	0,26	1:5,1
1000 r	49	1070	21,84	804	75,14	266	24,86	52	4,86	200	18,69	14	1,31	1:3,2
2000 r	50	1007	20,14	566	56,21	441	43,79	110 (3)	10,92 (0,30)	271 (4)	26,91 (0,40)	53	5,26	1:2,0
3000 r	50	689	13,87	236	34,25	453	65,75	111 (17)	16,11 (2,47)	243 (10)	35,27 (1,45)	72	10,45	1:1,6

Röntgenbestrahlung auftreten. Weiterhin nimmt, wie bereits erwähnt wurde, ihre Zahl mit steigender Strahlendosis zu.

Partielle Reduplikationen sind in allen Dosisbereichen immer häufiger anzutreffen als partielle Perforationen. So wiesen bei 1000 r 18,69%, bei 2000 r 26,91% und bei 3000 r 35,27% aller Brakteen Reduplikationen auf. Demgegenüber konnten bei 1000 r nur an 4,86%, bei 2000 r an 10,92% und bei 3000 r an 16,11% der Brakteen Perforationen festgestellt werden. Ebenso war auch bei den Kontrollpflanzen die Zahl der Brakteen mit Reduplikationen höher (11,66%) als die mit Perforationen (2,07%).

Ein anderes Verhältnis lag bei den total perforierten bzw. reduplizierten Brakteen vor. Hier war der Anteil bei 2000 r etwa gleich groß (0,30 bzw. 0,40%). Bei 3000 r war jedoch die Zahl der perforierten Brakteen (2,47%) größer als die der reduplizierten (1,45%).

Dieses Ergebnis entspricht dem zahlenmäßigen Verhältnis zwischen Perforationen und Reduplikationen, das sich mit steigender Röntgendosis zugunsten der Perforationen veränderte und bei Kontrollen 1:5,1, bei 1000 r 1:3,2, bei 2000 r 1:2,0 und bei 3000 r 1:1,6 betrug. Somit treten offenbar bei 'Eckes Rosa' Perforationen bevorzugt nach stärkerer Bestrahlung an den Brakteen auf. Dennoch sind auch bei höheren Röntgendosen Reduplikationen häufiger.

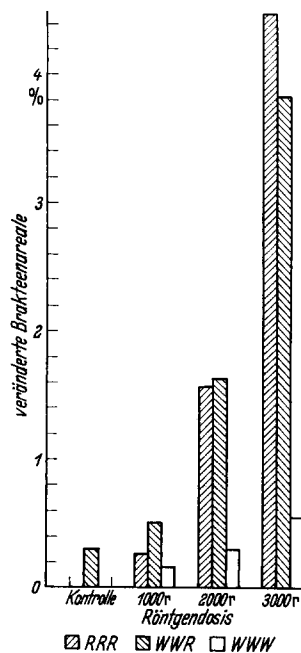


Abb. 10. 'Eckes Rosa'. Anteil der histogenetisch veränderten Brakteenareale an der Gesamtoberfläche der Brakteen pro Röntgendosis (dargestellt in %).

Die größere Zahl der bei 3000 r total perforierten Brakteen ließ nun vermuten, daß die Perforationen in höheren Dosisbereichen trotz ihrer geringeren Anzahl einen größeren flächenmäßigen Anteil hatten als die Reduplikationen. Um diese Vermutung zu prüfen, wurden alle perforierten und reduplizierten Areale der Brakteen mit dem Planimeter vermessen und ihr prozentualer Anteil an der Gesamtoberfläche der Brakteen ermittelt.

Wie Abb. 10 zeigt, nahm insbesondere der Anteil

perforierter Abschnitte oberhalb 1000 r beträchtlich zu, so daß schon bei 2000 r die nach RRR veränderte Brakteenfläche mit 26081 mm² (= 1,55%) fast so groß war wie die nach WWR veränderte mit 27151 mm² (= 1,62%). Bei 3000 r hatte sich schließlich das Verhältnis noch weiter zugunsten der Perforation verschoben, denn hier konnten für RRR 44243 mm² (= 4,46%) gemessen werden, gegenüber nur 37759 mm² (= 3,81%) für WWR. Diese recht deutliche Größenzunahme der perforierten Fläche ist ohne Zweifel auf die starke Strahlenschädigung bei 3000 r zurückzuführen, bei der große Teile der äußeren Scheitelschichten zerstört und durch inneres Gewebe ersetzt werden.

Der Anteil der weißen Areale (WWW) ist, wie aus der Abb. 10 zu ersehen ist, auch flächenmäßig außerordentlich niedrig. Er nimmt zwar ebenfalls mit steigender Dosis zu, erreicht aber dennoch bei 3000 r mit 5372 mm² nur 0,54% der gesamten Brakteenfläche. Insgesamt waren bei 3000 r 8,81% der Brakteenfläche verändert, gegenüber 3,46% bei 2000 r, 0,93% bei 1000 r und 0,30% bei den Kontrollen.

Beim Vergleich der Flächenanteile von Perforationen (RRR) und Reduplikationen (WWR und WWW) ergibt sich, daß bei 3000 r die gemessene perforierte Fläche mit 44243 mm² (= 4,46% der Gesamtoberfläche der Brakteen) etwas größer ist als die reduplizierte Fläche, für die nur 43131 mm² (= 4,35%) ermittelt werden konnten. Innerhalb niedrigerer Dosisbereiche war dagegen der flächenmäßige Anteil der Reduplikationen eindeutig größer als der der Perforationen. So konnten bei 2000 r für Reduplikationen 32009 mm² (= 1,91%) gemessen werden. Dagegen betrug die perforierte Fläche nur 26081 mm² (= 1,55%). Bei 1000 r wurden für Reduplikationen 14240 mm² (= 0,68%) und für Perforationen 5311 mm² (= 0,25%) ermittelt. Auch bei den Kontrollpflanzen konnte für die reduplizierten Areale mit 2253 mm² (= 0,29%) der größere flächenmäßige Anteil gemessen werden, denn die Perforationen nahmen hier nur eine Fläche von 50 mm² (= 0,01%) ein.

Diese Verhältnisse ließen sich an den einzelnen Pflanzen immer gut erkennen. Wie die Abb. 7a zum Ausdruck bringt, waren die Brakteen der Kontrollen meist homogen rosa gefärbt. Die hier spontan auftretenden Perforationen oder Reduplikationen waren selten und nahmen größtenteils nur eine geringe Fläche ein. Dagegen waren die veränderten Areale an bestrahlten Pflanzen in der Regel großflächig ausgebildet.

b) Klonsorte 'Trebstii alba'

An der Klonsorte 'Trebstii alba' konnten infolge des zahlenmäßig geringen Materials nur einige Testversuche durchgeführt werden, in denen jedoch die bei 'Eckes Rosa' gewonnenen Erkenntnisse bestätigt wurden. Nach Bestrahlung mit 2000 r kam es auch an diesem Objekt zu einer Vielzahl histogenetischer Veränderungen. Am häufigsten waren Reduplikationen der L_2 , die oftmals an ganzen Brakteen oder Sproßteilen homohistisch weiße Bezirke entstehen ließen. Perforationen traten dagegen nur partiell in Form rosafarbener und roter Sektoren an den Brakteen auf.

D. Diskussion

In den durchgeführten Versuchen konnten die an 'Eckes Rosa' und 'Trebstii alba' erzielten röntgeninduzierten Farbänderungen eindeutig histogenetisch erklärt werden. Es ließ sich feststellen, daß die Röntgenbestrahlung regelmäßig zu einer Schädigung von Zellen des Sproßscheitels und der Blattprimordien führt, in deren Folge es zur Perforation bzw. Reduplikation benachbarter Zellschichten kommt. Solche Schichtenumlagerungen in chimärischen Organen machen sich in der weiteren Phylogenese meist als Farbänderungen an den Pflanzen bemerkbar. Im Fall 'Eckes Rosa' gelang es, die schon von BERGANN (1962a) an diesem Objekt beschriebenen Perforationen und Reduplikationen nunmehr auch anatomisch nachzuweisen. Sie traten vor allem an meristematischen Organen, wie an den terminalen Sproßscheiden und an den Blatt- und Brakteenprimordien, auf, wo sie häufig direkt nebeneinander gefunden werden konnten. Perforationen ließen sich des weiteren an weitgehend ausdifferenzierten Brakteen auslösen und nachweisen. In diesen Fällen konnte stets noch die zerstörte Epidermis festgestellt werden.

An Hand der vorliegenden Versuchsergebnisse läßt sich zeigen, daß sowohl die Perforationen als auch die Reduplikationen mit steigender Dosis an Häufigkeit zunehmen, weil die zu ihrer Auslösung verantwortlichen Zellschädigungen bei stärkerer Bestrahlung in erhöhtem Maße auftreten.

Reduplikationen waren bei 'Eckes Rosa' in allen Dosisbereichen zahlenmäßig häufiger als Perforationen. Auch war ihr flächenmäßiger Anteil an der Gesamtoberfläche der Brakteen bei niedrigeren Röntgendosen (1000 und 2000 r) deutlich größer. Bei 3000 r konnte dagegen für die Perforationen ein etwas größerer Flächenanteil gemessen werden. Es scheint daher so zu sein, daß Perforationen bevorzugt nach stärkerer Bestrahlung auftreten, weil es hiernach zu umfangreicheren Gewebeschädigungen kommt, in deren Folge größere Teile der äußeren Scheitelschichten durch inneres Gewebe ersetzt werden.

Die einleitend aufgeführten Publikationen über Zellschädigungen an Sproßscheiden und Primordien lassen erkennen, daß dort die gleichen Vorgänge wie in unseren Versuchen auftraten. So konnten PRATT et al. (1959) zeigen, daß an Sproßscheiden des Apfels die erste Tunicaschicht gegenüber der zweiten und dem Corpus insofern strahlenresistenter ist, als im Inneren der untersuchten Scheitel viel häufiger Zellschädigungen auftraten als in der Deckschicht. Deshalb sind auch die zwei Periklinalteilungen, die von diesen Autoren in einem der bestrahlten Scheitel in L_1

gefunden wurden, nicht verwunderlich, denn sie bekräftigen die von BERGANN (1962b) geäußerte Vermutung, die inzwischen auch durch die hier dargelegten Versuchsergebnisse gestützt werden konnte, daß epidermale Entspannung und Periklinalteilung offenbar miteinander korrespondieren. Auch an unseren Objekten war eine erhöhte Strahlensensibilität der tiefer gelegenen Zellschichten des Sproßscheitels und der Blatt- und Brakteenprimordien erkennbar, wodurch es schon bei schwächerer Bestrahlung zu einer häufigen Reduplikation der äußeren Scheitelschichten kommt. Solche Periklinalisierungen in der L_1 wurden auch von CROCKETT (1957) an Sproßscheiden von *Nicotiana tabacum* und von HACCUS und REICHERT (1963) an Sproßscheiden von *Nicotiana rustica* gefunden und abgebildet.

Die soeben dargelegten anatomischen Ergebnisse zeigen sehr deutlich, daß nach Bestrahlung stets mit histogenetischen Anomalien an den Sproßscheiden und Blattprimordien zu rechnen ist. Soweit das an homohistischem Pflanzenmaterial geschieht, werden sich daraus in der weiteren Histogenese keine bleibenden Veränderungen ergeben, zumindest werden sie nur schwer erkannt werden. Anders ist das jedoch bei der Bestrahlung heterohistischer Sproßscheiden, wo derartige histogenetische Anomalien sich in der Regel sehr auffällig in der weiteren Histogenese bemerkbar machen.

Nun können strahleninduzierte Farbänderungen an Blüten und vegetativen Organen natürlich auch auf somatischen Mutationen beruhen. Die an unseren chimärischen Objekten erzielten Ergebnisse lassen sich jedoch nicht in dieser Weise interpretieren. Das ist schon deshalb nicht möglich, weil die Zahl der anzunehmenden Rückmutationen bei 'Eckes Rosa' von rosa nach rot dann außerordentlich hoch sein würde. So wären bei einer solchen Annahme nach Bestrahlung mit 3000 r über 28% aller Brakteen zur Ausgangsform rückmutiert. Wollte man schließlich die Veränderungen zur Diektoform WWR als Mutation ansehen, so würden bei 3000 r über 40% der Brakteen mutiert sein. Eine derartige hohe Frequenz ist aber völlig unwahrscheinlich. In allen diesen Fällen liegen vielmehr, und das konnte ja einwandfrei nachgewiesen werden, eindeutige Chimärenumlagerungen bzw. -entmischungen vor.

Solche Chimärenspaltungen haben BERGANN und BERGANN (1959 und 1962) an 'Madame Salleron' und BERGANN (1962a) an 'Eckes Rosa' auch mit anderen Methoden erzielen können. Diese gleichartigen Befunde stützen unsere Anschauung, daß die nach Röntgenbestrahlung erzielten Ergebnisse lediglich histogenetisch bedingt sind und nichts mit Mutationen oder Rückmutationen zu tun haben.

Als eindeutige Chimärenentmischungen erwiesen sich auch die Farbänderungen, die SAGAWA und MEHLQUIST (1957) nach Bestrahlung der periklinalchimärischen Nelkenklone 'Pink Sim' und 'White Sim' erhielten. Hier erschien den Autoren die hohe Anzahl von Farbänderungen (47—91%) von rosa nach rot für eine dominante Rückmutation zur roten Ausgangsform 'William Sim', die sie zunächst angenommen hatten, schließlich doch unwahrscheinlich. Dagegen konnten sie die häufige Veränderung der Blütenfarbe von rosa nach rot anatomisch-histogenetisch erklären und durch Untersuchung bestrahl-

ter Sproßscheitel feststellen, daß durch die Strahlenwirkung Zerstörungen der äußeren, mutativ weißen Zellschichten der Sproßscheitel erfolgt waren und Restitutionen aus tiefer gelegenen, idiotypisch roten Gewebeschichten stattgefunden hatten.

Strahleninduzierte Chimärenumlagerungen und -entmischungen sind auch von ASSEYEVA (1931), HOWARD (1958 und 1959) und KLOPFER (1965a und b) beschrieben worden. Diesen Autoren gelang es, monokochimärische Kartoffelklone in Dickformen überzuführen bzw. zur farblosen Innenkomponente zu entmischen. Ebenso berichtet BROERTJES (1960) von röntgeninduzierten Perforationen bei einigen *Pelargonium*-Varietäten. Hier war es gelungen, die rosablühenden Periklinalchimären 'Enchantress' und 'Dawn' in die rotblühende Ausgangsform 'Fiat' überzuführen.

Die häufig chimärische Struktur vieler unserer langjährig verklonten Kultur- und Zierpflanzen, auf die beispielsweise auch BREIDER (1962) im Falle der älteren Rebensorten hinweist, sollte bei der Interpretation strahleninduzierter Farbänderungen als somatische Mutationen zur Vorsicht mahnen. Darauf machen auch SAGAWA und MEHLQUIST (1957) aufmerksam, wenn sie fordern: „Therefore, the origin and breeding behavior of these plants should be considered before the nature of the induced variant is described.“ Das gleiche bringt auch BERGANN (1962a) zum Ausdruck, wenn er darauf hinweist: „Man sollte also in Zukunft, wenn man an Klonsorten wirkliche Mutationen auslösen will, sich zuvor dahin zu sichern trachten, daß homohistisches Material benutzt wird, eine Forderung, die auch bei kreuzungszüchterischer Verwendung alter, daher von vornherein chimärieverdächtiger Klonsorten zukünftig mehr als bisher beachtet werden sollte.“

Welche Fehldeutungen hier möglich sind, zeigen die Untersuchungen von JANK (1957a und b) an *Chrysanthemum indicum*. Zweifellos handelt es sich bei diesen an sich ausgezeichneten Ergebnissen nicht um somatische Mutationen, sondern nur um Umlagerungen oder Aufspaltungen unerkannt gebliebener Periklinalchimären. Darauf deutet einmal wiederum die sehr hohe Mutationsrate insbesondere der rosafarbenen Sorten hin, zum anderen wird dies durch die geringe Zahl der Sporte bei violetten, lachsfarbenen, gelben oder altgoldenen Sorten deutlich. Da 35% aller Sporte gelb sind, die gelben Sorten aber sehr selten sporten, ist anzunehmen, daß diese Homohistonten sind. Die häufig sportenden rosa Sorten dürften dagegen chimärisch konstituiert sein, denn sie liefern nach Bestrahlung durch Chimärenumlagerung das übrige Farbsortiment bzw. nach Chimärenentmischung gelbe Homohistonten. JANK (1957a) schreibt dazu: „Weiterhin ergab sich eine gewisse Richtung der Farbmutationen von Rosa als Ausgangspunkt über die anderen Farben hinweg nach Gelb. Das bedeutet, Rosa mutiert am häufigsten, Gelb am wenigsten. Rosa beinhaltet alle anderen Farben, also können auch alle Farben und Farbtöne der bei Chrysanthemen bekannten Skala herausSPORTEN, bei Gelb ist das nicht der Fall“.

Auch bei Obstgehölzen sollten die nach Bestrahlung häufigen Rotstreifungen an Früchten, wie sie beispielsweise von GRANHALL et al. (1949), GRANHALL (1953), BISHOP (1954) und GRÖBER (1959) gefunden

wurden, auf ihre mögliche histogenetische Entstehung untersucht werden. Wie aus den Untersuchungen von SHAMEL und POMEROY (1936), EINSET, BLASER und IMHOFE (1946 und 1947), EINSET (1952) und DERMEN (1948a und b, 1951 und 1953) hervorgeht, gibt es unter den Apfelsorten eine Vielzahl von Farbsports und Cytochimären. Auch GRANHALL (1953) kommt angesichts der häufigen, spontanen und strahleninduzierten, roten Sporte bei der Sorte 'Gravensteiner' zu dem Schluß, daß die Wahrscheinlichkeit chimärischer Struktur erwogen werden muß. Es sollte also künftig bei der Beurteilung sogenannter somatischer Mutationen stets geprüft werden, ob das Ausgangsmaterial nicht etwa chimärisch ist. Dann werden charakteristische Abänderungen vom Typ sehr wahrscheinlich nicht auf ausgelöste Mutationen, sondern nur auf Umlagerungen oder Spaltungen dieser Chimären zurückzuführen sein.

E. Zusammenfassung

1. Es wurden bewurzelte Stecklinge der Periklinalchimären *Euphorbia pulcherrima* WILLD. 'Eckes Rosa' und *E. p.* 'Trebstii alba' sowie der homohistischen Klonsorten *E. p.* 'Imperator' und *E. p.* 'Eckes Weiß' mit Röntgendosen ab 500 r aufwärts bestrahlt und hinsichtlich ihrer Reaktionen untereinander verglichen.

2. Die LD₅₀ liegt bei den einzelnen Klonsorten zwischen 3000 und 4000 r.

3. Als primäre Effekte nach der Bestrahlung waren an den behandelten Pflanzen mit ansteigender Dosis an Stärke zunehmend folgende Röntgenmorphosen zu finden:

a) Hellgrünfärbung des Spreitengrundes als Folge einer direkten Röntgenschädigung an stark bestrahlten Blättern (2000 und 3000 r).

b) Spreitenverbildungen aller Art, darunter vor allem Reduktion bestimmter Spreitenteile, zipfelartiger Auswuchs des Blattrandes und Gabelung der Blattmittelrippe.

c) Hell-Dunkelgrün-Mosaik der Blattspreiten, wobei die hellgrünen Flecke, wie bei der Hellgrünfärbung des Spreitengrundes, auf Ausfall der Palisadenzellen, Interzellularvergrößerung, Riesenzellbildung und Chloroplastenzerstörung im Mesophyll zurückzuführen waren.

d) Blattsukkulenz. Sie äußerte sich in einer Vermehrung der Zellschichten des Schwammparenchyms sowie in einer Vergrößerung der Mesophyllzellen und Interzellularräume. Mit ansteigender Strahlendosis ergab sich eine Erhöhung des Sukkulenzgrades.

e) Wachstumsstimulationen. Sie traten innerhalb niedriger Dosisbereiche in den ersten Wochen nach der Bestrahlung auf.

f) Wuchsdepressionen nach Bestrahlung mit 2000 und 3000 r.

Alle Röntgenmorphosen traten nur vorübergehend nach der Bestrahlung auf und waren nur an den direkt strahlengeschädigten Organen zu finden.

4. Als Folge der Schädigung bzw. Zerstörung von Geweben des Sproßscheitels und der Blattprimordien traten Perforationen und Reduplikationen auf, die in der weiteren Histogenese der bestrahlten Scheitel zur Umlagerung bzw. Entmischung der Chimären führten.

5. Folgende Umlagerungs- bzw. Entmischungsprodukte konnten als Folge der Perforationen und Reduplikationen erhalten werden:

A. Aus *Euphorbia pulcherrima* WILLD. 'Eckes Rosa' (Monektochimäre WRR)

- a) Klonsorte WRR (Diektochimäre 'Trestii alba')
- b) Klonsorte WRR (Homohistont 'Imperator')
- c) Klonsorte WWW (Homohistont 'Eckes Weiß')

B. Aus *Euphorbia pulcherrima* WILLD. 'Trestii alba' (Diektochimäre WRR)

- a) Klonsorte RRR (Homohistont 'Imperator')
- b) Klonsorte WRR (Monektochimäre 'Eckes Rosa')
- c) Klonsorte WWW (Homohistont 'Eckes Weiß').

6. Perforationen und Reduplikationen lassen sich sowohl durch schwächere als auch durch stärkere Röntgendosen auslösen. Beide Vorgänge nehmen mit steigender Dosis an Häufigkeit und Flächenausdehnung zu. Die für ihre Auslösung verantwortlichen Zellschädigungen treten bei stärkerer Bestrahlung in größerer Anzahl auf und machen sich durch umfangreichere Gewebedefekte bemerkbar.

7. Strahleninduzierte Farbänderungen beruhen bei 'Eckes Rosa' und 'Trestii alba' nicht auf neuauftretenden somatischen Mutationen, sondern gehen stets nur auf Umlagerungs- bzw. Entmischungsprozesse an diesen chimärisch konstituierten Klonsorten zurück. In Zukunft sollten genetische und histogenetische Effekte der Röntgenbestrahlung streng voneinander unterschieden werden.

Literatur

1. ASSEYEVA, T.: Bud mutations in the potato (russ.). *Bull. Appl. Bot., Genetics and Plant Breed.* (Leningrad) **27**, 135–218 (1931). — 2. BERGANN, F.: Über den Nachweis zwischenzelliger Genwirkungen (Partnerinduktionen) bei der Pigmentbildung in den Brakteen der Periklinalchimäre *Euphorbia pulcherrima* WILLD. „Eckes Rosa“. *Biol. Zbl.* **81**, 469–503 (1962a). — 3. BERGANN, F.: Über die Beteiligung des „Dermatogens“ an der Mesophyllbildung. Paradigmatische Schichtenverlagerungen an den Blättern alborivariater Periklinalchimären. *Wiss. Z. päd. Hochsch. Potsdam, math.-naturwiss. R.*, **7**, 75–85 (1962b). — 4. BERGANN, F., und L. BERGANN: Über experimentell ausgelöste vegetative Spaltungen und Umlagerungen an chimärischen Klonen, zugleich als Beispiele erfolgreicher Staudenauslese. I. *Pelargonium zonale* AIT. „Madame Salleron“. *Züchter* **29**, 361–374 (1959). — 5. BERGANN, F., und L. BERGANN: Über Umschichtungen (Translokationen) an den Sproßscheiden periklinaler Chimären. *Züchter* **32**, 110–119 (1962). — 6. BIEBL, R.: Morphologische, anatomische und zellphysiologische Untersuchungen an Pflanzen vom „Gamma-Feld“ des Brookhaven National Laboratory (USA). *Österr. bot. Z.* **103**, 400–435 (1956). — 7. BIEBL, R.: Radiomorphosen an *Soja hispida*. *Flora* **146**, 68–93 (1958a). — 8. BIEBL, R.: Strahlensukkulenz. *Atompraxis* **4**, 411–416 (1958b). — 9. BIEBL, R.: Strahlenempfindliche Entwicklungsstadien. *Ber. Dt. bot. Ges.* **72**, 202–211 (1959). — 10. BIEBL, R., und J. HÖLZL: Vergleich des Wasserumsatzes normaler und röntgengeschädigter Blätter von *Soja hispida*. *Österr. bot. Z.* **105**, 167–183 (1958). — 11. BISHOP, C. J.: Mutations in apples induced by X-radiation. *J. Heredity* **45**, 99–104 (1954). — 12. BREIDER, H.: 50 Jahre Bayerische Rebenzüchtung. *Bayer. landwirtsch. Jb.* **39**, 1–101 (1962). — 13. BREIDER, H., und A. REICHARDT: Neue Wege in der Pflanzenzüchtung mittels Röntgenstrahlen. *Strahlentherapie* **97**, 149–158 (1955). — 14. BROERTJES, C.: Ionisierende strahlen als hulpmiddel bij het onderzoek van periclinal-chimaeren. *Genen en Phaenen* **5**, 53–56 (1960). — 15. COROVIC, M., M. CANAK und Sr. PAVLOVIC: Einige Modifikationen im Pflanzenhabitus und im Stoffwechsel während der Entwicklung von *Ricinus communis* L. nach Samenbestrahlung mit Röntgenstrahlen (serbo-kroatisch). *Arch. Sci. biol.* (Belgrad) **12**, 11–22 (1960). — 16. CROCKETT, L. J.: A study of the tunica corpus and anneau initial of irradiated and normal stem apices of *Nicotiana tabacum* L. *Bull. Torrey Bot. Club* **84**, 229–236 (1957). — 17. DERMEN, H.: The nature of giant apple sports. *J. Hered.* **39**, 45–51 (1948a). — 18. DERMEN, H.: Chimeral apple sports. *J. Hered.* **39**, 235–242 (1948b). — DERMEN, H.: Ontogeny of tissues in stem and leaf of cytochimerical apples. *J. of Bot.* **38**, 753–760 (1951). — DERMEN, H.: Periclinal cytochimeras and origin of tissues in stem and leaf of peach. *J. of Bot.* **40**, 154–168 (1953). — 21. EINSET, J.: Spontaneous polyploidy in cultivated apples. *Proc. Amer. Soc. horticult. Sci.* **59**, 291–302 (1952). — 22. EINSET, J., H. W. BLASER, and B. IMHOFE: A chromosomal chimera of the Northern Spy Apple. *J. Hered.* **37**, 265–266 (1946). — 23. EINSET, J., H. W. BLASER, and B. IMHOFE: Chimeral sports of apples. *J. Hered.* **38**, 371–376 (1947). — 24. ERDELSKY, K.: Einfluß einer Gamma-Bestrahlung auf die Keimfähigkeit und die ersten Entwicklungsphasen des Maises (slowakisch). *Biologia (Bratislava)* **15**, 890–894 (1960). — 25. GRANHALL, I.: X-ray mutations in apples and pears. *Hereditas* **39**, 149–155 (1953). — 26. GRANHALL, I., A. GUSTAFSSON, FR. NILSSON, and E. J. OLDEN: X-ray effects in fruit trees. *Hereditas* **35**, 269–279 (1949). — 27. GRÖBER, K.: Mutationsversuche an Kulturpflanzen. XI. Die Erzeugung von somatischen Mutationen mittels Röntgenstrahlen beim Obst. *Kulturpflanze* **7**, 37–54 (1959). — 28. GUNCKEL, J. E., and A. H. SPARROW: Aberrant growth in plants induced by ionizing radiation. Abnormal and pathological plant growth. *Brookhaven Symposia in Biology* **6**, 252–279 (1954). — 29. HACCUS, B., und H. REICHERT: Restitutionserscheinungen an pflanzlichen Meristemen nach Röntgenbestrahlung. I. Die Genese strahleninduzierter Sproßgabelungen. *Planta* **60**, 289 bis 306 (1963). — 30. HEIKEN, A.: Induction of somatic changes in *Solanum tuberosum* by acute gamma irradiation. *Hereditas* **47**, 606–614 (1961). — 31. HOWARD, H. W.: Transformation of a monochlamydid into a dichlamydid chimaera by X-ray treatment. *Nature* **182**, 1620 (1958). — 32. HOWARD, H. W.: Experiments with a potato periclinal chimaera. *Genetica* **30**, 278–291 (1959). — 33. JANK, H.: Zur Anwendung der experimentellen Mutationsauslösung im Zierpflanzenbau. *Dt. Gartenbau* **4**, 210–212 (1957a). — 34. JANK, H.: Experimentelle Mutationsauslösung durch Röntgenstrahlen bei *Chrysanthemum indicum*. *Züchter* **27**, 223–231 (1957b). — 35. KLOPFER, K.: Über den Nachweis von drei selbständigen Schichten im Sproßscheiden der Kartoffel. *Z. Pflanzenzüchtg.* **53**, 67–87 (1965a). — 36. KLOPFER, K.: Erfolgreiche experimentelle Entmischungen und Umlagerungen periklinalchimärischer Kartoffelklone. *Züchter* **35**, 201–214 (1965b). — 37. KORABLEVA, N. P.: Bestrahlungswirkung auf anatomisch-physiologische Besonderheiten der Vegetationspunkte von Kartoffelknollen (russ.). *Dokl. Akad. Nauk SSSR* **137**, 454–457 (1961). — 38. VON KREYBIG, T.: Die Wirkung von Teilbestrahlungen auf einige Leguminosen. *Ber. Dt. bot. Ges.* **73**, 107–114 (1960). — 39. VON KREYBIG, T.: Strahleninduzierte Sproßgabelungen bei *Sinapis alba*. *Österr. bot. Z.* **108**, 420–432 (1961). — 40. KRIUKOVA, L. M., und A. N. KUZIN: Fernwirkung ionisierender Strahlen in bestrahlten Pflanzen (russ.). *Fiziol. Rastenji* **7**, 220–222 (1960). — 41. MICKE, A.: Über die Auslösung isotomer Sproßgabelungen bei *Melilotus albus* durch Röntgenbestrahlung der Samen. *Angew. Bot.* **31**, 106 bis 116 (1957). — 42. MICKE, A.: Wachstumsförderung bei *Melilotus albus* durch schwache Neutronenbestrahlung trockener Samen. *Naturwissenschaften* **46**, 407 (1959). — 43. MICKE, A.: Comparison of the effects of X-rays and thermal neutrons on viability and growth of sweet clover (*Melilotus albus*) after irradiation of dry seeds. Effects of ionizing radiations on seeds. *International Atomic Energy Agency, Vienna*, 403–410 (1961). — 44. PRATT, C.: Radiation damage in shoot apices of concord grape. *Amer. J. Bot.* **46**, 103–109 (1959). — 45. PRATT, C., J. EINSET, and M. ZAHUR: Radiation damage in apple shoot apices. *Amer. J. Bot.* **46**, 537–544 (1959). — 46. REICHARDT, A.: Experimentelle Untersuchungen über den Effekt von Röntgenstrahlen in der vegetativen Vermehrung einer alten Rebensorte. *Gartenbauwissenschaft* **2**, 355–413 (1955). — 47. ROBINSON, R.: A chimera in the poinsettia. *J. Hered.* **22**, 359 (1931). — 48. ROBINSON, T. R., and G. M. DARROW: A pink Poinsettia chimera. *J. Hered.* **20**, 335–339 (1929). — 49. SAGAWA, Y., and

G. A. L. MEHLQUIST: The mechanism responsible for some X-ray induced changes in flower color of the carnation, *Dianthus caryophyllus*. Amer. J. Bot. 44, 397–403 (1957). — 50. SANKEWITSCH, E.: Untersuchungen von Röntgenmorphosen bei *Nicotiana rustica* L. Beitr. Biol. Pflanzen 29, 1–74 (1953). — 51. SHAMEL, A. D., and C. S. POMEROY: Bud mutations in horticultural crops. J. Hered. 27, 487–497 (1936). — 52. SHARMA, K. D., and J. W. BOYES: Some effects of radiation of buckwheat. Canad. J. Bot. 40, 213–237 (1962). — 53. STEIN, E.: Untersuchungen über Radiomorphosen bei *Antirrhinum*. Z. Vererbungsl. 43, 1–80 (1926). — 54. STEIN, E.: Über Gewebe-Entartung in Pflanzen als Folge von Radiumbestrahlung (zur Radiomorphose von *Antirrhinum*). Biol. Zbl. 49, 112–126 (1929). — 55. STEIN, E.: Weitere Mitteilungen über die durch Radiumbestrahlung indu-

zierten Gewebe-Entartungen in *Antirrhinum* (Phyto-carcinome) und ihr erbliches Verhalten (Somatische Induction und Erbllichkeit). Biol. Zbl. 50, 129–158 (1930). — 56. STEIN, O. L., and D. M. STEFFENSEN: The activity of X-rayed apical meristems: a genetic and morphogenetic analysis in *Zea mays*. Z. Vererbungsl. 90, 483–502 (1959). — 57. THAUNG, M. M.: Stimulating effects of nuclear radiations on development and productivity of rice plants. Nature (London) 186, 982–983 (1960). — 58. VASILEV, J. M., and E. J. MASLOVA: Der Effekt der Röntgenbestrahlung auf die Meristemzellen des Weizenkeimlings (russ.). Dokl. Akad. Nauk SSSR 126, 1351–1353 (1959). — 59. WINKLER, E., and E. POHL: Die Wirkung von Gamma- und Röntgenstrahlung auf Assimilationsvermögen und Ertrag bei verschiedenen Kartoffelsorten. Wetter u. Leben 15, 181–195 (1963).

Untersuchungen über das Wurzelwachstum von Getreidesorten und -arten unter verschiedenen Wachstumsbedingungen

W. HENTRICH

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

Investigations on root growth of cereal varieties and species under different growing conditions

Summary. Species and variety specific behavior of primary roots from 16 day old cereal plants were studied under different conditions in sand and water cultures. At the same time cereal assortments were tested for possible relationships between rootgrowth (length of all primary roots) and plant yield (genetic yield potential).

Roots are very sensitive to exogenous factors which influence their growth much more than do genetic ones. Though statistically significant differences in root growth were found in different varieties, their validity is questionable since the results were usually not reproducible. No correlation could be found between reproducible differences in root length/plant and plant yield. Root growth in sand cultures was greatly influenced by the amount of air in the culture medium.

In water culture experiments low concentrations of CO₂ were stimulating, but high concentrations inhibited root growth in direct proportion to CO₂ content. In numerous experiments no CO₂ resistant varieties were found, nor could any clear-cut differences in CO₂ sensitivity be demonstrated among different varieties.

The technical problems of root studies are discussed, along with their usefulness to selection in plant breeding.

A. Einleitung

Die spezifische Bedeutung der Pflanzenwurzel für das Leistungsvermögen von Varietäten unserer Kulturpflanzen konnte bisher noch nicht überzeugend nachgewiesen werden. Aus diesem Grunde ist auch das Wurzelsystem in der Pflanzenzüchtung kaum ernsthaft als Selektionsmerkmal berücksichtigt worden. Obwohl vielfach angenommen wird, daß die Pflanzenenerträge mit dem Leistungsvermögen des Wurzelsystems korrelieren (ENGEL, 1964), stoßen Versuche, diese These experimentell zu erhärten, auf große technische Schwierigkeiten. Aus diesem Grunde fehlen in der Pflanzenzüchtung auch Serienverfahren, die eine Auslese nach Wurzelmerkmalen gestatten würden.

In der Literatur wird die Frage nach den Beziehungen zwischen Wurzelwachstum (WW) und Pflanzen-ertrag unterschiedlich beantwortet. SCHNEIDER (1912) fand in Gefäßversuchen (Kultur bis zur Reife)

mit 88 Hafersorten, daß die frühreifen Sorten bei hoher Ertragsfähigkeit ein kleines Wurzelsystem hatten, während die spätreifen Formen bei teils sehr geringer Ertragsleistung eine gute Bewurzelungsfähigkeit besaßen. Art- und sortenspezifische Unterschiede, die aber nicht mit der Ertragsleistung in Beziehung standen, beobachteten WALTER (1949) und PHILIPP (1954) bei Getreide, OSTERMANN (1931) bei Kartoffeln sowie WEAVER (1926) bei Zuckerrüben und Erbsen. KÖHNLEIN und VETTER (1953) berichten, daß der Wurzelhabitus in erster Linie von Umweltbedingungen geformt wird; die genetisch bedingten Unterschiede im Art- und Sortencharakter seien meist so gering, daß sie durch Umwelteinflüsse überdeckt werden.

Häufiger dagegen waren positive Auffassungen zum genannten Problem zu finden, wobei vor allem die Bedeutung der Wurzel für Resistenz der Pflanzen gegen Trockenheit betont wurde. OPITZ (1904) forderte schon um die Jahrhundertwende, bei der Züchtung auf eine stärkere und tiefstrebende Bewurzelung zu achten. Als Beispiel einer Sorte mit guter Bewurzelung nannte er die Hannagerste, die auch in trockenen Jahren relativ sichere und hohe Erträge bringt. Daß bei Trockenheit die extensiven Sorten auf Grund ihres besseren Wurzelsystems höhere Erträge als die Hochleistungssorten bringen, fanden KLÄSENER (1924) und OSTERMANN (1931) bei Kartoffeln, OPITZ (1904) bei Getreide und KAUTER (1933) bei verschiedenen Gräsern. Auch ROEMER und SCHEFFER (1951) weisen auf das dichte, tiefgehende und stark verzweigte Wurzelsystem der trockenresistenten Arten und Sorten hin. Ferner berichten SIMON, EICH und ZAJONZ (1957), GEISLER (1957), SANDHU und LAUDE (1958), daß bei Trockenheit der Wurzeltyp extensiver Formen dem der intensiven überlegen ist, und empfehlen der Züchtung, Sorten mit großem Wurzelsystem und hohem Ertrag zu züchten. ÅKERBERG (1964) fand in Schweden zwei Hafersorten, die bei trockenem Vorkommer unterschiedliche Erträge bringen. Die ertragreichere, dürreresistente Sorte bildet ein tiefwachsendes Keimwurzelsystem, die dürrereempfindliche dagegen mehr Kronenwurzeln aus. KIRIČENKO