

Der Einfluß mutierter Gene auf die frühesten Stadien der Ontogenese von *Pisum sativum*

H. D. QUEDNAU

Institut für Genetik der Universität Bonn (BRD)

The Effect of Mutated Genes on the Earliest Stages of Development of *Pisum sativum*

Summary. Fifteen radiation-induced mutants of *Pisum sativum* with different characteristics were tested immediately after germination to determine whether genetically caused deviations from the parent line could be found. In 12 of these genotypes statistically significant differences in the speed of development were observed, two of the mutants showed a change in the number of secondary roots as well. In two cases in which the mutated gene has reduced penetrance, its influence on the speed of development was also restricted to part of the plants. — In those mutants which show superior growth at later stages of ontogeny, the first visible effect of the mutated gene is a strong retardation of growth, which changes into a sudden acceleration some days later. The most probable explanation of this reaction is that the mutants produce such a high concentration of growth substances that during the earliest and most sensitive stages of ontogeny their development is delayed.

Einleitung

Der modernen Mutationszüchtung ist es gelungen, von verschiedenen Samenpflanzen umfangreiche Mutantensortimente aufzubauen. Eine nähere Untersuchung der Eigenschaften dieser Mutanten ergab, daß sie nur in Ausnahmefällen in einer einzigen Eigenschaft von ihrer Stammform abweichen; in der Mehrzahl aller Fälle entfaltet das mutierte Gen ein mehr oder weniger breites pleiotropes Wirkungsspektrum. So kann uns die Merkmalsanalyse einer Mutante wertvolle Aufschlüsse über stoffwechsel- und entwicklungsphysiologische Zusammenhänge vermitteln, besonders dann, wenn Informationen über die Wirkung des mutierten Gens während der gesamten Ontogenese vorliegen. Aus diesem Grunde untersuchten wir bei einer Anzahl verschiedenartiger *Pisum*-Mutanten, ob sich unmittelbar nach der Keimung statistisch faßbare Abweichungen von der Ausgangsform feststellen lassen. Es war erforderlich, von jeder Form relativ viele Pflanzen auszuwerten; daher wurden die Untersuchungen auf morphologische Merkmale beschränkt, die einfach und reproduzierbar zu messen sind.

Material und Methode

Bei unseren Untersuchungen wurden 15 Mutanten von *Pisum sativum*, Sorte 'Dippes gelbe Viktoria', während der frühesten Entwicklungsstadien nach der Keimung mit der Ausgangsform verglichen. Die Mutanten waren teils durch Neutronen- (Mutantennummern über 2000), teils durch Röntgenstrahlen (Mutantennummern unter 2000) induziert worden. Die Genotypen lassen sich in 3 Gruppen aufteilen:

1. Mutanten mit gestauchten Internodien
150B
2669A
2294A

2. Mutanten mit langen Internodien oder starkem Wuchs
489C oberes Stengelende verbändert
999 lange Internodien
3032B lange Internodien
3040 starkwüchsig
3. Mutanten mit anderen Charakteristika
29 Chlorophylldefekt (*chlorina*)
39 abweichende Form der Fiedern
68C höhere Anzahl Samen pro Fruchtknoten
142B degenerativer Verfall von Blattbezirken
176 schmale Fiedern und Nebenblätter, kleine Samen
2128A lange Hülsen, große Nebenblätter
157A Sproß gegabelt, unvollständige Penetranz
2927 Fruchtknoten offen, unvollständige Penetranz und Expressivität.

Die Samen wurden einzeln in geschlossene Petrischalen gelegt und in einem Brutschrank bei 20 °C angekeimt. Um die verschiedenartigen Umwelteinflüsse, die in einem Brutschrank merkliche Wachstumsgradienten hervorrufen (Weiling 1962), bei der statistischen Analyse weitgehend eliminieren zu können, wurde die Gesamtheit der Samen in 360 Sechserblocks unterteilt, von denen jeder die Ausgangsform und 5 Mutanten je einmal enthielt. Bei jeder Wiederholung wurden 40 solcher Blocks gleichzeitig bearbeitet, so daß jede Mutante 120mal vertreten war. Sieben Tage nach Versuchsbeginn wurden die Pflanzen gleichzeitig abgetötet, und es wurden Länge und Trockengewicht von Sproß und Wurzel gemessen sowie die Anzahl der Nebenwurzeln festgestellt. Mit 5 unserer Mutanten (39, 68C, 157A, 179 und 489C) wurde ein weiterer Versuch durchgeführt; die Versuchsbedingungen entsprachen den soeben beschriebenen, die Temperatur schwankte jedoch in einem 24-Stundenrhythmus zwischen 0° und 20 °C. Bei diesem Versuch wurden die Pflanzen erst nach 14 Tagen abgesetzt.

Die Versuchsanordnung legte die Auswertung durch eine Varianzanalyse (Vierwegkreuzklassifikation mit einfacher Besetzung) und eine Kovarianzanalyse (zum Vergleich der Regressionslinien) nahe. Es ergab sich jedoch, daß die Voraussetzungen dieser Verfahren (Normalität, Streuungsgleichheit, Linearität) durch unser Daten-

material nicht erfüllt waren und sich auch durch Transformation nicht erreichen ließen. Es mußten daher verschiedenartige, z. T. verteilungsfreie Verfahren angewandt werden, die im einzelnen bei Quednau (1970) beschrieben sind.

Die für die Arbeit notwendigen Rechnungen wurden auf einer IBM 7090 der Gesellschaft für Mathematik und Datenverarbeitung (GMD), Sitz Birlinghoven, durchgeführt.

Ergebnisse

a. Charakterisierung der empirischen Verteilungsfunktionen

Die meisten Mutanten unterschieden sich in der Struktur ihrer Verteilungsfunktionen nicht wesentlich von der Ausgangsform: Die geglätteten Häufigkeitspolygone nach Weber (1967) zeigten einen etwas schiefen, eingipfligen Aufbau, der bei den verschiedenen Merkmalen variierte. Zwei Gruppen von Genotypen zeichneten sich jedoch durch ein abweichendes Verhalten aus und zwar

die beiden Mutanten, deren Merkmalsausprägung mit verminderter Penetranz auftritt (157A und 2927) und

diejenigen Mutanten, die sich durch ein gefördertes Wachstum auszeichnen (489C, 999, 3032B, 3040).

Im ersten Fall zeigten einige Häufigkeitspolygone einen zweigipfligen Aufbau, wobei die beiden Maxima annähernd gleiche Höhe erreichten. Dabei handelte es sich bei 2927 nur um die Verteilungsfunktion der Sproßlänge. Die Mutante 157A dagegen wies diese Besonderheit, mit Ausnahme der Anzahl der Nebenwurzeln, bei allen untersuchten Merkmalen auf, wenn der Versuch bei einer konstanten Temperatur von 20 °C durchgeführt wurde.

Die Häufigkeitspolygone der zweiten Gruppe fallen auf:

- durch einen besonders niedrigen Mittelwert,
- durch eine stark erhöhte Variabilität,
- durch einen deutlich vom Normaltyp abweichenden, extrem schiefen Verteilungstyp: Die Häufigkeitskurven haben nahe beim Abszissenwert 0 ein starkes Maximum und laufen dann nach rechts langsam aus, wobei es meist zur Ausbildung eines Nebengipfels kommt.

Diese Besonderheiten treten bei den Merkmalen Wurzelgewicht und Anzahl der Nebenwurzeln z. T. nur undeutlich in Erscheinung, bei der Mutante 999 sind sie auf Länge und Gewicht des Sprosses beschränkt.

Da die Mutanten dieser Gruppe sich auf späteren Entwicklungsstadien durch einen besonders kräftigen Sproßaufbau auszeichnen, müssen wir annehmen, daß ihre anfänglich starke Unterlegenheit später überkompensiert wird. Der eigentümliche Aufbau der Häufigkeitspolygone legt die Vermutung nahe, daß die Kompensation nicht allmählich eintritt, sondern daß auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium eine Umstimmung der Pflanzen erfolgt, die eine plötzliche Beschleunigung des Wachstums bewirkt. Da diese Umstimmung nicht bei allen Pflanzen dieser Geno-

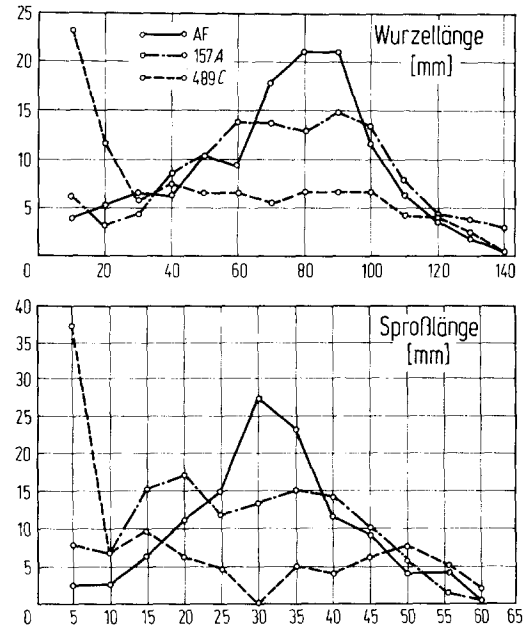


Abb. 1. Häufigkeitspolygone der Mutanten 157A und 489C und der Ausgangsform bei konstanter Temperatur (20 °C)

typen gleichzeitig erfolgt, war das Material bei Versuchsende in dieser Beziehung nicht homogen. Die Inhomogenität kommt im abweichenden Kurvenverlauf der Häufigkeitspolygone zum Ausdruck.

Beispiele für beide Verteilungstypen sind in Abb. 1 dargestellt.

b. Unterschiede zwischen Ausgangsform und Mutanten bezüglich der Lage der Mittelwerte und der Regressionslinien

In den Tab. 1–4 ist zusammengefaßt, in welchen Merkmalen die einzelnen Mutanten der Ausgangsform signifikant über- bzw. unterlegen waren und bei welchen Regressionslinien signifikante Unterschiede auftraten.

Aus diesen Tabellen geht hervor, daß bei 12 Mutanten mindestens je zwei signifikante Unterschiede in den Mittelwerten gefunden wurden, die durch entsprechende Änderungen der Regressionslinien bestätigt werden. Das isolierte Auftreten von jeweils nur einer Abweichung bei 2927 und 2128A hat bei der großen Anzahl der durchgeführten Vergleiche für sich allein genommen keine Beweiskraft; der zweigipflige Aufbau der Verteilungsfunktion der Sproßlänge macht jedoch bei Mutante 2927 einen Einfluß des mutierten Gens auf die Entwicklung wahrscheinlich.

Wenn sich bei einer Mutante das Verhältnis Wurzelgewicht zu Wurzellänge ändert, so muß sich auch das Verhältnis der Anzahl der Nebenwurzeln zum Wurzelgewicht oder zur Wurzellänge ändern. Von einem direkten Einfluß des mutierten Gens auf die Ausbildung der Nebenwurzeln können wir also nur in den Fällen sprechen, in denen sich diese beiden Beziehungen in gleicher Richtung verschoben haben. Das trifft für die Mutanten 150B und 176 zu.

Tabelle 1. *Signifikante Unterschiede zwischen Ausgangsform und Mutante in der Lage der Mittelwerte. Versuch mit konstanter Temperatur von 20 °C*

	WL	SL	WG	SG	NWA
29		+++	+++	+++	++
39					
68C		+	++		
142B	---		---	---	
150B		----	++		---
157A		--	----	----	-
176	--	-	-	----	
489C	----	----	----	----	----
999		---		---	
2128A					
2294A		----		----	
2669A	---	----		----	-
2927			---		
3032B (-)		----	----	----	
3040	-	----	----	----	-

WL = Wurzellänge; WG = Wurzelgewicht; NWA = Anzahl der Nebenwurzeln; SL = Sproßlänge; SG = Sproßgewicht
 Bedeutung der Symbole:
 +: Mutante der Stammform überlegen
 -: Mutante der Stammform unterlegen

Tabelle 2. *Signifikante Unterschiede zwischen Ausgangsform und Mutante in der Lage der Mittelwerte. Versuch mit periodisch schwankender Temperatur zwischen 0 und 20 °C*

	WL	SL	WG	SG	NWA
39					
68C		++			
157A					-
176					++
489C	----	----	----	----	----

Abkürzungen und Bedeutung der Symbole siehe Tab. 1.

c. Einfluß des Temperaturrhythmus

Der Versuch, der bei periodischer Temperaturniedrigung durchgeführt wurde, brachte folgende Ergebnisse:

Die Variabilität aller Merkmale vergrößerte sich erheblich, außer bei den Mutanten 157A und 489C. Bei allen Genotypen erhöhte sich das Verhältnis Gewicht zu Länge bei der Wurzel und besonders auffallend beim Sproß.

Diese Ergebnisse stehen im Einklang mit Befunden von Went (1953), Brouwer (1967) sowie Beauchamp und Lathwell (1967). Went konnte bei Erbsenkeimlingen nachweisen, daß bei Temperaturen unter 15,5 °C die Variabilität für bestimmte Meßgrößen

Tabelle 3. *Signifikante Unterschiede zwischen Ausgangsform und Mutanten in der Lage der Regressionslinien. Versuch mit konstanter Temperatur von 20 °C*

	WG (WL)	SG (SL)	SL (WL)	SG (WG)	NWA (WL)	NWA (WG)
29	+++	+++				
39						
68C	+++		++			
142B		---				
150B	+	+++	--	-	---	---
157A		----	-			
176	-	---			++	++
489C	---	----				++
999			-	-		+
2128A						-
2294A						
2669A				-		
2927						
3032B	-		--	----		+++
3040			----	----		++

Abkürzungen siehe Tab. 1; die jeweils unabhängige Variable steht in Klammern.

Bedeutung der Symbole:
 +: Regressionslinie der Mutante liegt höher
 -: Regressionslinie der Mutante liegt niedriger

Tabelle 4. *Signifikante Unterschiede zwischen Ausgangsform und Mutanten in der Lage der Regressionslinien. Versuch mit periodisch schwankender Temperatur zwischen 0 und 20 °C*

	WG (WL)	SG (SL)	SL (WL)	SG (WG)	NWA (WL)	NWA (WG)
39						
68C						
157A		-				
176		--			+	++
489C	----	-	----	----		

Definition der Kopfzeile und der Symbole siehe Tab. 3.

der Organe stark anstieg (als Spezialfall der Regel, daß die Variabilität um so größer ist, je weiter sich die Umweltbedingungen vom Optimum entfernen). Brouwer zeigte, daß Maispflanzen bei niedrigen Temperaturen dicke, wenig verzweigte Wurzeln ausbilden, und Beauchamp und Lathwell wiesen, ebenfalls beim Mais, nach, daß eine Erhöhung der Bodentemperatur eine Verringerung des Trockengewichts sowohl der Wurzel als auch des Sprosses zur Folge hat, obgleich die Länge der Organe zunimmt.

Daß die periodische Temperaturniedrigung bei den Mutanten 157A und 489C keinen Einfluß auf die

Variabilität der einzelnen Merkmale hatte, erklärt sich aus Besonderheiten ihrer Verteilungsfunktionen: Bei konstanter Temperatur von 20 °C zeigten die Häufigkeitspolygone von 157A einen deutlich zweigipfligen Aufbau und bei 489C einen stärker ausgeprägten Nebengipfel (siehe Absatz a).

Die größere Variabilität der Merkmale bei dem Versuch mit periodischer Temperaturniedrigung liefert auch einen Hinweis darauf, warum wir hier wesentlich weniger signifikante Unterschiede zwischen Mutanten und Ausgangsform nachweisen konnten als bei konstanter Temperatur. Dies braucht nicht in jedem Fall daran zu liegen, daß die mutierten Gene einen geringeren Einfluß auf die frühe Ontogenese haben, sondern es muß auch die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, daß unsere Tests durch die erhöhte Variabilität der Merkmale so unscharf geworden sind, daß sich eventuell vorhandene Unterschiede dem Nachweis entziehen.

Tabelle 5. *Signifikante Änderungen der Unterschiede zwischen Ausgangsform und Mutanten durch verschiedene Temperaturbedingungen*

	WL	SL	WG	SG	NWA
39					
68C					
157A		—		—	
176		—	—	—	
489C		++		(+)	

Abkürzungen siehe Tab. 1

Bedeutung der Symbole:

- + : Unterlegenheit der Mutante bei schwankender Temperatur stärker
- : Unterlegenheit der Mutante bei konstanter Temperatur stärker

Aus diesem Grund wurde untersucht, ob die Unterschiede zwischen Ausgangsform und Mutante sich durch die veränderten Umweltbedingungen signifikant geändert haben. Das Ergebnis dieser Analyse ist in Tab. 5 dargestellt. Bei den Mutanten 157A und 176 tritt die entwicklungshemmende Wirkung des mutierten Gens bei konstanter Temperatur von 20 °C wesentlich deutlicher in Erscheinung als bei schwankender Temperatur. Die verbänderte Mutante 489C verhält sich umgekehrt. Man könnte dies wie folgt interpretieren: Die Häufigkeitspolygone von 489C zeigen bei konstanter Temperatur einen deutlichen Nebengipfel, der bei wechselnder Temperatur nur schwach oder gar nicht ausgeprägt ist. Daraus folgt, daß die für diese Mutante charakteristische Wachstumsbeschleunigung im ersten Fall bis zum Absetzen des Versuchs bei einem größeren Prozentsatz der Pflanzen eingetreten war als im zweiten. So erhielten wir höhere Durchschnittswerte und gleichzeitig eine relativ erhöhte Variabilität.

Diskussion

Wir haben durch unsere Untersuchungen bei 12 von 15 Mutanten statistisch nachgewiesen, daß sie sich schon in den frühesten Stadien der Ontogenese in der Entwicklung der Wurzel und des Sprosses von der Ausgangsform unterscheiden. Bei einer weiteren Mutante (2927) sind solche Unterschiede wegen ihres zweigipfligen Häufigkeitspolygons ebenfalls wahrscheinlich. Die Mutante 150B ist der Stammform in der Entwicklung der Wurzel überlegen, in der Entwicklung des Sprosses jedoch unterlegen. Bei den übrigen Genotypen wurden entweder nur positive oder negative Abweichungen nachgewiesen. Darüber hinaus läßt sich bei diesen Formen eine einheitliche Regel für die Lage der Regressionslinien angeben: Dort, wo sich das Verhältnis von Sproß zu Wurzel bzw. Gewicht zu Länge im Vergleich zur Ausgangsform verändert hat, ist es bei den zu diesem Zeitpunkt unterlegenen Mutanten erniedrigt, bei den überlegenen erhöht.

Aus den Befunden kann geschlossen werden, daß sich die Pflanzen beim Absetzen des Versuchs in einer Entwicklungsphase befunden haben, in der sich der Sproß gegenüber der Wurzel und das Gewicht gegenüber der Länge überproportional entwickelte. Die Änderung der Regressionslinien kann also, außer bei der Mutante 150B, befriedigend durch die Annahme erklärt werden, daß das mutierte Gen eine allgemeine Beschleunigung bzw. Verzögerung der Entwicklung bewirkt hat.

Aus unseren Ergebnissen läßt sich folgern, daß bei *Pisum* die überwiegende Zahl der Mutationen die Entwicklungsgeschwindigkeit in den ersten Tagen nach der Keimung beeinflußt. Das trifft auch für solche Mutationen zu, deren charakteristischer Effekt erst zu einem viel späteren Zeitpunkt der Ontogenese sichtbar wird. Bei zwei der von uns untersuchten Mutanten tritt das charakteristische Merkmal mit verminderter Penetranz auf (Sproßgabelung bei 157A bzw. offener Fruchtknoten bei 2927). Da wir gerade bei diesen Formen zweigipflige Häufigkeitsverteilungen gefunden haben, können wir schließen, daß das Gen auch im Hinblick auf seinen Einfluß auf die frühesten Stadien der ontogenetischen Entwicklung eine unvollständige Penetranz besitzt.

In zwei Fällen haben wir eine genetisch bedingte Änderung im Aufbau des Wurzelsystems festgestellt, und zwar einmal eine Hemmung (150B) und einmal eine Förderung (176) der Bildung von Nebenwurzeln. Bei 176 liegt die Mutation in einem Chromosomenbereich, der eine besonders hohe Mutationsbereitschaft aufzuweisen scheint (Gottschalk 1967, 1968). Wir müssen also mit der Möglichkeit rechnen, daß in diesem Fall ein anderer Mechanismus als Pleiotropie vorliegt. Es handelt sich entweder um äußerst eng gekoppelte Gene oder eine kleine Deletion, vielleicht auch um einen genetisch bedingten Abbruch der Transcription innerhalb eines Operons (Gottschalk 1968, Heslot 1968).

Die von uns untersuchten gestauchten Mutanten 150B, 2669A und 2294A bleiben in der Entwicklung des Sprosses, Mutante 2669A darüber hinaus auch in der Entwicklung der Wurzel von Anfang an hinter der Ausgangsform zurück. Diejenigen Genotypen, die sich in späteren Stadien der Ontogenese durch einen besonders kräftigen Sproßaufbau auszeichnen (489C, 999, 3032B, 3040), zeigen unmittelbar nach der Keimung ein unerwartetes Verhalten, das sich nicht ohne weiteres mit der hohen Vitalität dieser Pflanzen in Einklang bringen läßt. Als Wirkung der mutierten Gene wird zunächst eine starke Hemmung erkennbar, die sich bei der Mutante 999 auf den Sproß beschränkt, bei den anderen Mutanten jedoch auch in der Wurzelentwicklung äußert. Bereits nach wenigen Tagen schlägt diese Hemmung jedoch in eine Entwicklungsförderung um, die bis zum Abschluß der Ontogenese bestehen bleibt. Am deutlichsten tritt dieses Verhalten bei der verbänderten Mutante 489C zu Tage.

Über verhältnismäßig frühe Entwicklungsstadien verbänderter Erbsen liegen morphologische und physiologische Untersuchungen vor, die wir zur Interpretation dieses Phänomens heranziehen können. Die Fasciation tritt als morphogenetische Stengel anomalies bei *Pisum* erst an höher gelegenen Internodien auf; im Material von Scheibe (1954) und Grupe (1956) wird sie etwa vom 12. Stengelglied an erkennbar. Schon vorher ist der Wuchsstoffspiegel bei den verbänderten Formen gegenüber der Ausgangsform erhöht, am deutlichsten zwischen der Ausbildung des 7. und 13. Internodiums (Scheibe und Wöhrmann-Hillmann 1957a). Es wurden vier Wuchsstoffe nachgewiesen und drei davon identifiziert: β -Indolyl-Essigsäure, β -Indolacetonitril und β -Indolaldehyd. Auch bei der Ausgangsform läßt sich durch Zugabe von β -Indolyl-Essigsäure und α -Naphthyl-Essigsäure Verbänderung hervorrufen; die Fasciation ist demnach Folge, nicht Ursache der erhöhten Wuchsstoffkonzentration. Als Primäreffekt des mutierten Gens scheint eine Beeinflussung des Tryptophan-Stoffwechsels vorzuliegen (Scheibe und Wöhrmann-Hillmann 1957b, c).

Eine zu hohe Wuchsstoffkonzentration führt in vielen Fällen zu einer Wachstumshemmung, über deren Ursachen noch keine einheitliche Meinung besteht (vgl. etwa die Auxin-Befunde von Foster et al. 1952, Pohl und Ochs 1953, Cleland 1967). Rietsema et al. (1953) behandelten *Datura*-Embryonen mit Auxin und beobachteten im allgemeinen eine hemmende Wirkung, wobei junge Embryonen empfindlicher waren als ältere. Nur bei sehr geringen Konzentrationen wurde eine Förderung des Wurzelwachstums gefunden. Diese Befunde können für die Interpretation der Ergebnisse an unserer verbänderten Mutante 489C verwendet werden. Unmittelbar nach der Keimung ist die Empfindlichkeit des Keimlings gegen erhöhte Wuchsstoffkonzentration, wie sie bei diesem Genotyp zu erwarten ist, noch so groß, daß das Wachstum zunächst gehemmt wird. Nach

einigen Tagen sinkt entweder die Wuchsstoffempfindlichkeit des Plasmas, oder ein genügend großer Teil des überschüssigen Wuchsstoffs löst sich im neugebildeten Vakuom, so daß die zunächst beobachtete Hemmung in eine Wachstumsförderung umschlägt. Interessanterweise ist diese Reaktion nicht auf die verbänderte Mutante beschränkt, sie tritt vielmehr bei einer ganzen Gruppe besonders vitaler Genotypen in Erscheinung. Es ist daher anzunehmen, daß im Hinblick auf den Wuchsstoffspiegel bei diesen Formen ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie sie für die verbänderte Mutante bereits nachgewiesen wurden. Physiologische Untersuchungen darüber sind im Gange.

Zusammenfassung

Es wurden 15 strahleninduzierte Mutanten von *Pisum sativum* daraufhin untersucht, ob unmittelbar nach Beginn der Keimung genetisch bedingte Abweichungen von der Ausgangsform auftreten. Bei 12 Genotypen ließen sich statistisch signifikante Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit nachweisen; bei zwei dieser Mutanten wurde außerdem eine Änderung in der Anzahl der Nebenwurzeln gefunden. In zwei Fällen, in denen das Gen verminderte Penetranz hat, tritt sein Einfluß auf die Entwicklungsgeschwindigkeit ebenfalls nur bei einem Teil der Pflanzen auf. Bei denjenigen Mutanten, die sich in späteren Stadien der Ontogenese durch einen besonders kräftigen Sproßaufbau auszeichnen, zeigt sich zunächst eine starke Wachstumshemmung, die einige Tage nach der Keimung in eine plötzliche Förderung umschlägt. Als nächstliegende Erklärung für dieses Verhalten kann angenommen werden, daß die Wuchsstoffkonzentration dieser Genotypen so groß ist, daß die besonders empfindlichen frühesten Jugendstadien in ihrer Entwicklung gehemmt werden.

Literatur

1. Beauchamp, E. G., Lathwell, D. J.: Root-zone temperature and early growth of maize. *Plant and Soil* **26**, 224–234 (1967).
2. Brouwer, R.: Beziehungen zwischen Sproß- und Wurzelwachstum. *Angewandte Botanik* **41**, 244–254 (1967).
3. Cleland, R.: Extensibility of isolated cell walls: Measurement and changes during cell elongation. *Planta* **74**, 197–209 (1967).
4. Foster, R. J., McRae, D. H., Bonner, J.: Auxin induced growth inhibition a natural consequence of two point attachment. *Proc. nat. Acad. Sciences USA (Wash.)* **38**, 1014–1022 (1952).
5. Gottschalk, W.: Neue Aspekte zum Problem der pleiotropen Genwirkung. *Ber. dt. bot. Ges.* **80**, 545–553 (1967).
6. Gottschalk, W.: Pleiotropic gene action in *Pisum*. *Mutation in Plant Breeding*, IAEA Vienna 1968, 97–109 (1968).
7. Grupe, H.: Morphologischer, anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher Vergleich zwischen verbänderten und unverbänderten Erbsen. *Z. Bot.* **44**, 221–252 (1956).
8. Heslot, H.: Diskussionsbeitrag zu Gottschalk: Pleiotropic gene action in *Pisum*. *Mutations in Plant Breeding*, IAEA Vienna 1968, 109 (1968).
9. Pohl, R., Ochs, G.: Über die Wuchsstoffwirkung beim Streckenwachstum der Wurzel. *Die Naturwiss.* **40**, 24 (1953).
10. Quednau, H. D.: Untersuchungen über die früheste Entwicklung

- einiger strahleninduzierter Mutanten von *Pisum sativum* mit Hilfe statistischer Methoden. Diss. math. nat. Fak. Univ. Bonn (1970). — 11. Rietsema, J., Satina, S., Blakeslee, F.: The effect of Indol-3-acetic acid on *Datura* embryos. Proc. nat. Acad. Sciences USA (Wash.) **39**, 924–933 (1953). — 12. Scheibe, A.: Der Fasciata-Typ bei *Pisum*, seine pflanzenbauliche und züchterische Bedeutung. Z. Pflanzenzüchtung **33**, 31–58 (1954). — 13. Scheibe, A., Wöhrmann-Hillmann, B.: Über gengesteuerte Formbildungsprozesse beim Stengelauflauf der Erbse. Z. Bot. **45**, 97–121 (1957a). — 14. Scheibe, A., Wöhrmann-Hillmann, B.: Untersuchungen über den Tryptophangehalt verbänderter und unverbänderter Formen von *Pisum sativum*. Die Naturwiss. **44**, 92 (1957b). — 15. Scheibe, A., Wöhrmann-Hillmann, B.: Untersuchungen über die Wuchsstoffleitung bei verbänderten und unverbänderten Formen von *Pisum sativum*. Die Naturwiss. **44**, 92 (1957c). — 16. Weber, E.: Grundriß der biologischen Statistik. Stuttgart: Gustav Fischer 1967. — 17. Weiling, F.: Über den Verlauf einer stochastischen Versuchsanalyse und ihre Bedeutung für die Pflanzenphysiologie. Ein Pollenkeimungsversuch als Blankoversuch. Biol. Zbl. **81**, 405–417 (1962). — 18. Went, F. W.: Gene action in relation to growth and development I. Phenotypic variability. Proc. nat. Acad. Sciences USA (Wash.) **39**, 839–848 (1953).

Eingegangen am 22. Februar 1972

Angenommen durch H. Stubbe

Dr. H.-D. Quednau
 Institut für Genetik der Universität Bonn
 Kurfürstenstr. 74
 D-53 Bonn (Germany/BRD)