

Mutationen bei *Oenothera hookeri* nach Dauereinwirkung von Meterwellen während einer Vegetationsperiode

CORNELIA HARTE

Institut für Entwicklungsphysiologie, Universität zu Köln (BRD)

Mutations in *Oenothera hookeri* after Prolonged Influence of Radiowaves during one Vegetationperiod

Summary. Plants of *Oe. hookeri* were grown under the influence of a radiostation during one vegetationperiod (M_0 -generation). After selfing and crossing of pollen of these plants on emasculated, untreated flowers, in the M_1 - and M_2 -generation an increase of lethal embryos, plants with reduced viability and morphological variability of quantitative characters was observed. In M_2 6 families out of 23 gave rise to a monogenic mutant, 2 families segregated for 2 mutants each. The mutations occurred as somatic mutations in the M_0 -plants, as meiotic or gametophytic mutations or as somatic mutations in the M_1 -embryos. These results are an additional proof for the mutagenic action of radiowaves.

I. Einleitung

1. Problemstellung

Nachdem die mutagene Wirkung von Meterwellen an Hand verschiedener Kriterien nachgewiesen war (Zinecker-Brauer, persönliche Mitteilung 1948; Harte 1949, 1959, 1972 a, b), war die Frage von Interesse, ob auch bei Dauereinwirkung von Radiowellen, wie sie in der Nähe der Sender gegeben ist, gleichartige Wirkungen beobachtet werden können. Für die Untersuchung dieser Frage wurden Pflanzen von *Oenothera hookeri* verwendet, die während des größten Teils der Vegetationsperiode unter dem Einfluß eines starken UKW-Senders standen.

Dem NDR Hamburg, besonders Herrn Dr. ing. J. Peters, sei für die Unterstützung bei der Durchführung des Versuchs bestens gedankt.

2. Grundlagen der Auswertung des Versuchs

Bei der gewählten Versuchsanordnung waren die Pflanzen der M_0 -Generation nicht nur während der vegetativen Entwicklung von der Rosette an, sondern auch während der Meiose und der Entwicklung der Gametophyten und Gameten der Einwirkung der Bestrahlung ausgesetzt. Darüber hinaus stand auch die Embryoentwicklung der M_1 -Generation bis zur Samenreife unter dem Versuchseinfluß. Hierdurch ist es bedingt, daß sich die Möglichkeiten für die Auslösung von Mutationen in drei Gruppen einteilen lassen, die jeweils verschiedene Folgen haben werden.

Wenn während der vegetativen Entwicklung eine somatische Mutation ausgelöst wird, wird die betreffende Pflanze zu einer genetischen Chimäre (u. a. Gaul 1959, v. d. Mey 1970). Soweit der abweichende Bereich Einzelzellen oder kleine Gruppen von Zellen, die aus einer mutierten Zelle entstanden sind, umfaßt, wirkt sich dies kaum morphologisch aus. Er-

folgt eine solche somatische Mutation im Vegetationskegel, so wird in Abhängigkeit von der Wachstumsordnung im Spitzenmeristem ein verschieden großer Anteil der Pflanzen heterozygot für die Mutationen sein. Nur wenn dieser mutierte Anteil die subepidermalen Schichten einschließt, aus denen die Keimzellen entstehen, kann die Mutation an die Nachkommenschaft weitergegeben werden. Eindeutige Mendelspaltungen sind dabei nur zu erwarten, wenn der von der mutierten Zelle aus gebildete Bereich so groß ist, daß sowohl Pollen als auch Eizellen einer geselbsten Blüte daraus hervorgehen. In allen anderen Fällen wird ein Teil der Nachkommen heterozygot für das mutierte Gen sein und die Aufspaltung erst in der M_2 -Generation bemerkt werden können. Es besteht aber die Möglichkeit, daß aus einer Pflanze neben normalen mehrere Nachkommen hervorgehen, die für dasselbe Gen heterozygot sind. In der M_1 -Generation werden nur Mutationen mit dominantem oder intermediärem Phän erkannt werden.

Erfolgte die Auslösung einer Mutation im Zusammenhang mit der Meiose, dann sind immer nur einzelne Gonen betroffen, die bei Befruchtung eine heterozygote M_1 -Pflanze ergeben, mit entsprechenden Aufspaltungen in der M_2 -Nachkommenschaft.

Erfolgt eine somatische Mutation nach der Befruchtung während der Embryonalentwicklung der M_1 -Generation, dann ist die aus einem solchen Samen entstehende Pflanze eine Chimäre, für deren Nachkommenschaft das oben Gesagte gilt. Es besteht allerdings eine relativ große Chance dafür, daß sich allein schon infolge zufälliger Unterschiede in der Verteilung der Zellteilungen im kleinen embryonalen Vegetationskegel dort entweder die Abkömmlinge der normalen oder der mutierten Zelle durchsetzen, so daß, unbeschadet der chimärischen Struktur der gan-

zen Pflanze, der Sproß mit den daran entstehenden Blüten entweder ganz homozygot oder ganz heterozygot ist. Wenn sich in einer M_1 -Aufzucht eine einzige Pflanze als heterozygot erweist, dann kann im Einzelfall nicht festgestellt werden, ob dies auf eine somatische Mutation in der M_0 -Generation, eine Mutation in einer Gone oder eine somatische Mutation während der Embryonalentwicklung der M_1 zurückgeht. Bei der Ausdeutung der Ergebnisse sind die möglichen Unterschiede in der genetischen Struktur der M_1 -Pflanzen und der M_1 -Familien zu berücksichtigen.

II. Durchführung des Versuchs

Für die Dauerbehandlung wurden gleichzeitig mit den für die cytologischen Untersuchungen bestimmten Pflanzen (Harte 1972a) im Mai Rosetten derselben Inzuchtlinie von *Oenothera hookeri*, die auch für die Kurzzeitbehandlung des Pollens verwendet wurde, auf dem Gelände des NDR in unmittelbarer Nähe des UKW-Senders Hamburg ausgepflanzt. Im August wurden 27 Pflanzen dieser M_0 -Generation geselbstet und die Samen Anfang Oktober geerntet. Von zehn nicht geselbsteten Pflanzen wurden Knospen entnommen, mit deren Pollen kastrierte, nicht der Versuchseinwirkung ausgesetzte Blüten derselben Art bestäubt wurden. Die durch wiederholte Selbstung gewonnenen Nachkommenschaften einer M_0 -Pflanze, bzw. des Pollens einer M_0 -Pflanze, werden im folgenden als „Familie“ bezeichnet.

Durch diese Versuchsanordnung war es unmöglich, eine Kontrollaufzucht durchzuführen, für die alle Umweltfaktoren mit Ausnahme der Bestrahlung mit den Bedingungen für die Versuchspflanzen identisch gewesen wären. Zum Vergleich müssen daher Erfahrungswerte über *Oen. hookeri*, die allerdings auf langjähriger Beobachtung dieser Inzuchtlinie beruhen, herangezogen werden.

Vom technischen Stab des NDR wurden folgende Angaben über die Bedingungen auf dem Versuchsgelände gemacht: Wellenlänge des Senders 3 m, Feldstärke in 1 m Höhe über dem Boden 250 mV/m, in 0,5 m Höhe 235 mV/m, und in 0,1 m Höhe 145 mV/m, gemessen vor dem Bepflanzen des Beetes.

III. Auswertung des Versuchs

1. Beobachtung der M_0 -Generation

An den Pflanzen der M_0 -Generation, die vom Rosettenstadium an der Bestrahlung ausgesetzt waren, konnten keine morphologischen Besonderheiten festgestellt werden. Die Entwicklung von Blättern und Blüten sowie der Samenansatz bei freiem Abblühen und nach kontrollierter Selbstung der Pflanzen war normal.

2. Prüfung auf letal oder vitalitätsmindernd wirkende Gene

2.1. M_1 -Selbstungsgeneration. Mit den Nachkommenschaften von 27 geselbsteten Pflanzen wurde zunächst eine Keimprobe durchgeführt und die Anzahl der keimhaltigen und der tauben Samen als Maß für das Auftreten letaler Embryonen bestimmt (Stichprobenumfang 200 Samen je Nachkommenschaft). Die statistische Auswertung erfolgte durch Auftragung der Summenprozentverteilung im Wahrscheinlichkeitsnetz nach Winkeltransformation der relativen Häufigkeiten der tauben Samen je Stichprobe. (Beschreibung und Voraussetzungen der Methode bei Harte 1972b). Die Nachkommenschaften von 23

Pflanzen können in bezug auf die Häufigkeit der tauben Samen als Stichproben aus einer einheitlichen Grundgesamtheit, deren Mittelwert etwa bei $\mu = 0,07$ liegt, gewertet werden. Die 4 Nachkommenschaften, bei denen der Anteil an tauben Samen zwischen 13 und 23% liegt, müssen als nicht zu dieser Grundgesamtheit gehörend angesehen werden. In den Mutterpflanzen muß eine während der Bestrahlungszeit aufgetretene Heterozygotie für letal oder vitalitätsmindernd wirkende Gene angenommen werden (Abb. 1).

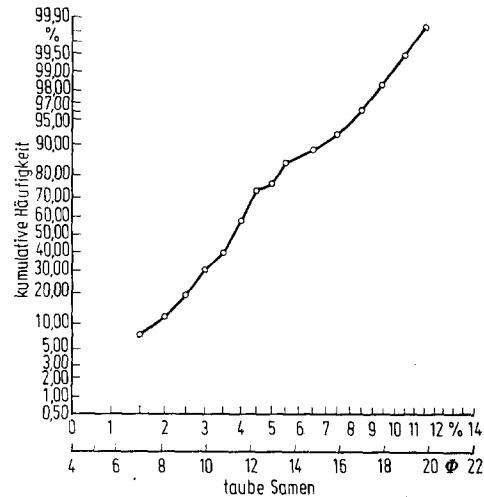


Abb. 1. Relative Häufigkeit letaler Embryonen in der M_1 -Generation, gemessen als taube Samen nach Selbstung von 21 M_0 -Pflanzen. Darstellung im Wahrscheinlichkeitsnetz; Teilung der Abszisse: %-Werte nach Winkeltransformation

Für die 24 Nachkommenschaften wurden aus einer zweiten Stichprobe von 50 Samen je 30 Keimlinge aufgezogen. Von diesen 670 Pflanzen überlebten bis zum Ende der Vegetationsperiode 504 (Streuung 16–26 je Aufzucht). Der Ausfall war insgesamt 24,8% (normal 0 bis 5%). Außer diesem übernormal hohen Ausfall, der auf eine Häufung vitalitätsmindernder Faktoren schließen läßt, traten in dieser Generation keine morphologisch auffallenden Veränderungen auf. Die Kontrolle des Pollens bei 108 Pflanzen aus 5 Nachkommenschaften ergab keine Hinweise auf Pollenletalität. Eine zytologische Kontrolle der Chromosomenkonfiguration der einzelnen Pflanzen unterblieb wegen des dabei notwendigen erheblichen Arbeitsaufwandes.

2.2. M_2 -Selbstungsgeneration. Zur weiteren Prüfung wurden 319 Pflanzen aus 23 Nachkommenschaften wiederum geselbstet. 290 davon ergaben genügend Samen für die weiteren Untersuchungen. Mit diesen wurden Keimproben (Stichprobenumfang 100 Samen) durchgeführt. Die 290 Nachkommenschaften dieser 23 Familien können in drei Teilpopulationen aufgegliedert werden, die sich durch die relative Häufigkeit der letalen Embryonen unterscheiden. Die erste Gruppe stimmt mit einem Mittelwert von etwa $\mu = 0,06$ mit normalen Aufzuchten überein. Sie umfaßt ungefähr 220 Nachkommenschaften, also etwa 76%. Der Mittelwert der zweiten Gruppe liegt etwa bei $\mu = 0,21$ bis 0,25 und umfaßt ungefähr 60 Nachkommenschaften (etwa 21%).

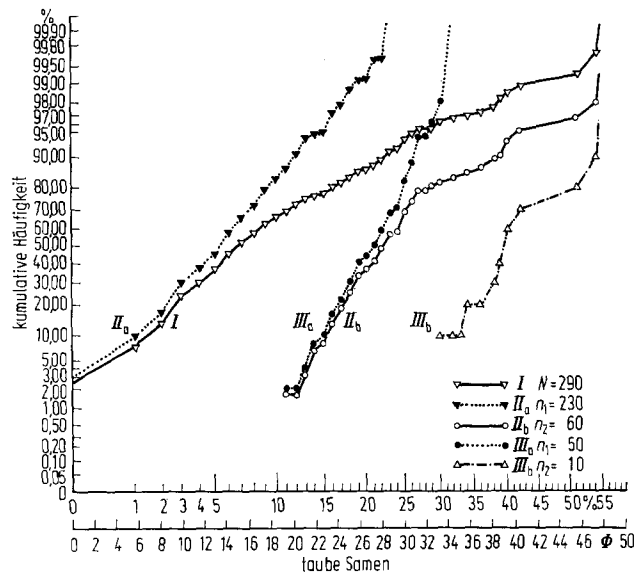


Abb. 2. Relative Häufigkeit letaler Embryonen in der M_2 -Generation (taube Samen nach Selbstung von 290 M_1 -Pflanzen). Darstellung wie in Abb. 1.

I Gesamtmaterial; II Zerlegung in 2 Teilmengen: a normale Häufigkeit tauber Samen, b erhöhte Häufigkeit tauber Samen; III Zerlegung der Menge von Nachkommenschaften mit erhöhter Häufigkeit tauber Samen in 2 Teilmengen: a etwa 25%, b etwa 50%

Die restlichen 8 Nachkommenschaften gehören zu einer dritten Population mit dem Mittelwert von etwa $\mu = 0,5$ (Abb. 2). Genauere Angaben über Mittelwert und Umfang der Teilpopulationen sind nicht möglich, weil sich die Variationsbereiche der drei Teilpopulationen überschneiden. Die beiden letzten Teilpopulationen können dahingehend interpretiert werden, daß hier in der Mutterpflanze eine Heterozygotie für Gene mit letaler oder vitalitätsmindernder Wirkung vorhanden war.

2.3. *Nachkommen der Kreuzung von Pollen der behandelten Pflanzen auf unbehandelte Geschwisterpflanzen.* Mit dem Pollen von zehn behandelten Pflanzen, die nicht geselbstet waren (je 5 von zwei verschiedenen Stellen des Versuchsgeländes mit unterschiedlicher Feldstärke), wurden kastrierte Blüten unbehauelter Pflanzen bestäubt.

Der Samenansatz war gut. Die erste Gruppe, bei der die Pollenpflanzen einer höheren Feldstärke ausgesetzt waren, ergab 17,7% tauber Samen und 40% Ausfall zwischen Keimung und Auszählung der blühenden Pflanzen (Umfang der Aufzucht: von 4 Pflanzen je 120 Samen, von einer Pflanze 85 Samen). Bei der Kreuzung mit dem schlechtesten Samenansatz war sowohl der Anteil der tauben Samen als auch der Ausfall während der Aufzucht am größten. Aus den Nachkommenschaften des Pollens der zweiten Gruppe wurde von 5 Eltern Stichproben von je 120 Samen ausgesät, darunter waren 9% tauber Samen und 32,2% Ausfälle zwischen Keimung und Blühbeginn. Morphologisch wurden in der M_1 keine besonderen Auffälligkeiten gefunden.

In je vier dieser M_1 -Aufzuchten wurden alle blühenden Pflanzen geselbstet. In Stichproben von 100 Samen aus

der Nachkommenschaft jeder Pflanze wurde in dieser M_2 -Generation die Häufigkeit der tauben Samen bestimmt. Es ergibt sich dasselbe Bild wie bei der Nachzucht aus kurzzeitbehandelten Pollen (Harte 1972b) und bei der durch Selbstung gewonnenen M_2 , nämlich eine Mehrgipfligkeit der Verteilung. Mit Hilfe der beschriebenen Methode der Auftragung der Summenprozentkurve im Wahrscheinlichkeitsnetz nach Winkeltransformationen der Häufigkeit tauber Samen läßt sich auch diese Menge der Nachkommenschaften zerlegen in drei Teilmengen. Die erste, mit einem Mittelwert von etwa 6–7% tauber Samen, umfaßt den größten Teil der Nachkommenschaften. Der Mittelwert der zweiten Teilmenge liegt etwa um 30% tauber Samen, der Mittelwert der dritten Teilmenge über 50%.

Das Ergebnis der Kreuzung des Pollens behandelter Pflanzen auf unbehandelte Blüten stimmt somit völlig mit den Beobachtungen an durch Selbstung der M_0 -Pflanzen gewonnenen Nachkommenschaften überein. Der Gehalt der Population an dominanten und rezessiven Letalgelen und vitalitätsmindernden wirkenden Genen ist wesentlich höher als in unbehauelten Pflanzen der Art *Oe. hookeri*.

3. Spaltung für morphologische Merkmale in der M_2

3.1. *Selbstungsfamilien.* Die morphologische Variabilität der M_1 -Pflanzen war größer als in Normalzuchten von *Oe. hookeri*. Um zwischen Modifikation und Mutation zu unterscheiden, wurden von jeder Selbstungsnachkommenschaft der M_1 -Pflanzen aus einer weiteren Probe von 50 Samen 30 Keimlinge aufgezogen. In dieser M_2 wurden alle morphologisch auffälligen Pflanzen wiederum geselbstet und aus deren Samen die M_3 -Generation aufgezogen.

Sechs der 23 Selbstungsfamilien (= Nachkommenschaften einer M_0 -Pflanze) enthielten eine Mutation, aus 2 Familien spalteten je 2 Mutationen heraus (Familie 24 und 26). In den übrigen Familien war die Variabilität, insbesondere für quantitative Merkmale wie Blattgröße und Blattbreite, stärker als in Nachkommenschaften unbehauelter Pflanzen, ohne daß eindeutige Mendelspaltungen auszuzählen waren. Vor allem in Familie 6 zeigte sich eine erhebliche Variabilität der Blattbreite in Richtung auf breitere Blätter als normal. Es liegt die Vermutung nahe, daß die Ursache für diese vergrößerte Variabilität in Mutationen in polygenen Systemen zu suchen ist, in denen sich infolge der geringen Wirkung des einzelnen Gens die phänotypischen Variationsbereiche der Genotypen soweit überschneiden, daß nur die vergrößerte Variabilität des Merkmals, aber nicht die einzelnen Gene zu erfassen sind.

In den Familien 16 und 24 traten die Mutanten in mehreren Nachkommenschaften auf, so daß auf Heterozygotie der M_0 -Pflanzen infolge einer somatischen Mutation geschlossen werden muß. Für die übrigen muß es offen bleiben, in welchem Stadium (M_0 -Gameten oder M_1 -Embryonen) die Mutation ausgelöst wurde.

3.2. *Nachkommenschaften aus Pollen behandelter Pflanzen.* Die Aufzucht von 207 Nachkommenschaf-

ten aus 8 Familien dieser M_2 -Generation ergab in beiden Gruppen Spaltungen für morphologische Merkmale. In der ersten Gruppe (4 Familien) fanden sich aus drei verschiedenen Pollenpflanzen zwei verschiedene Breitblattmutanten (b_1 und b_2) und eine Mutante mit geschlängeltem Hauptsproß, morphologisch an die Mutante *serpentina* von *Antirrhinum majus* erinnernd und entsprechend benannt. Die zweite Gruppe ergab in einer Familie die Spitzblattmutante Sp-1. Die Spaltung hierfür zeigte sich in mehreren M_2 -Aufzuchten, deren M_1 -Eltern aus derselben Pollenpflanze der M_0 -Generation stammten. Dies läßt auf eine somatische Mutation in der betreffenden M_0 -Pflanze schließen.

4. Beschreibung der Mutanten

4.1. *Mutanten aus Selbstungsfamilien.* mut 17: gelappte Rosettenblätter, kahnförmig gefaltete Stengelblätter (aus Familie 2).



Abb. 3. Mutante 13, *praecox* (*pr*), frühblühend, 10 Wochen alte Pflanze

mut 12: Kleinblatt, Blätter nur wenig schmaler als normal, aber deutlich kürzer, bereits an der Rosette zu erkennen, Pflanze nur wenig verzweigt, die meisten Knospen vertrocknen, in dieser Region verminderte Streckung der Achse und kurze, schmale Brakteen; in einzelnen Internodien normale Streckung, dann größere Brakteen, Ausbildung fertiler Blüten und normaler Kapseln (aus Familie 5) (Abb. 4 a, b).

mut 13: frühblühend, *praecox*, *pr*, Entwicklung ohne Rosettenstadium, Beginn der Streckung des Stengels unmittelbar nach der Ausbildung der ersten Blätter, Bildung der ersten Blüten sofort nach dem Schossen, Blätter kleiner, Pflanzen sehr niedrig, aus den unteren Blattachseln stark verzweigt (aus Familie 8) (Abb. 3).

mut 20: veränderte Blatt- und Gipfform, Blätter im Gipfel sehr hell, junge Blätter mit leicht gebuckelter Blattspreite, ältere Blätter stark glänzend, gedreht, Blätterhälften von der Mitte aus nach oben gebogen, Blätter dadurch im Querschnitt kahnförmig (aus Familie 9).

mut 9: Schmalblatt, *sm-7*, schmale, gelappte Rosettenblätter; die ersten Rosettenblätter sind sehr schmal, Blattbreite unregelmäßig, gelappter Blattrand, verspätetes Schossen des Hauptsprosses, die Pflanzen bleiben niedriger als normal. Sproßgipfel sehr flach durch steif abstehende Brakteen, viele Blüten vertrocknen. Blätter

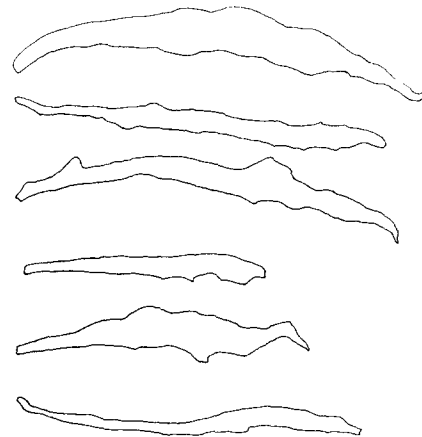


Abb. 5. Stengelblätter der Mutante *sm-4*

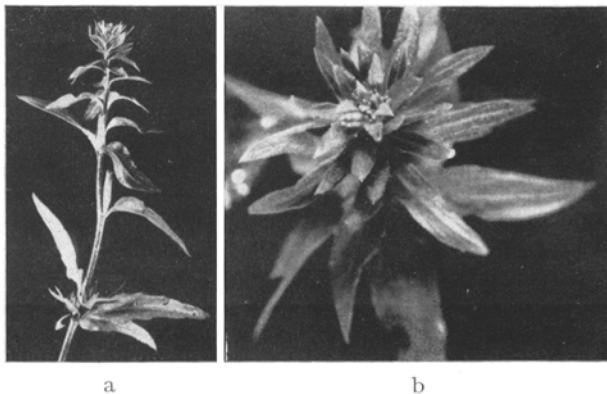


Abb. 4. Mutante 12, Kleinblatt. a Seitensproß, den Wechsel zwischen gestreckten Internodien mit normalen Brakteen und Früchten und gestauchten Internodien mit kurzen Hochblättern ohne Knospen zeigend; b Aufsicht auf den Sproßgipfel, Blütenknospen nur in den Achseln der jüngsten Brakteen, darunter kleine, steife Hochblätter ohne Blütenknospen

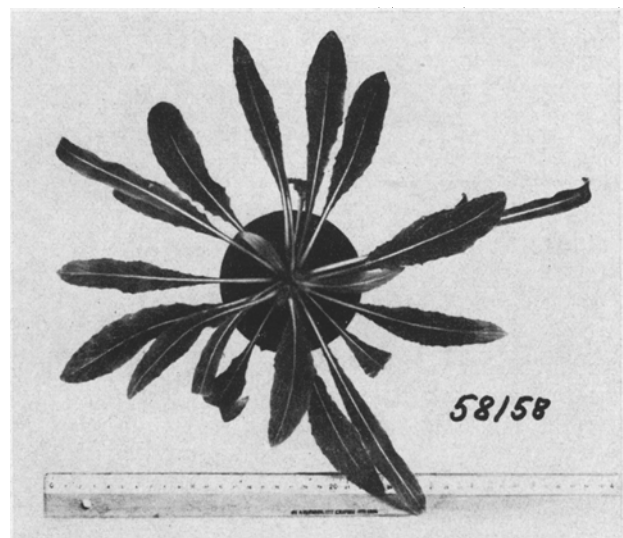


Abb. 6. Rosette der Mutante *sm-3*

normal groß, aber dunkelgrün und glänzend, zwischen den sterilen Brakteen ist die Achse nicht normal gestreckt, Stauchung aber geringer als bei *Gi-1*. Sterile Brakteen schmal und spitz, Pflanzen wenig verzweigt, Seitensprosse nur aus der Basis und dem unteren Teil des Stengels, sehr steif (aus Familie 16).

mut 3: Schmalblatt, *sm-3*, Blätter schmäler als normal (aus Familie 18) (Abb. 6).

mut 10: veränderte Gipfform, *Gi-1*, Höhe der Pflanzen etwas geringer als normal, Blätter etwas schmäler, Sproßgipfel des Hauptsprosses und der meisten Seitensprosse mehrfach gegabelt, Blüten kleiner als normal, Petalen oft mit Defekten, Knospen rot mit breiten gelbgrünen Streifen, viele Knospen vertrocknen bei einer Länge zwischen 5 mm und 2 cm und werden abgeworfen. In dieser Region Brakteen verkümmert, Streckung des Sprosses unterbleibt fast ganz, dazwischen normale Streckung einiger Internodien mit normalen Brakteen und fertilen Blüten. Gleichartige Phänotypen in mehreren M_3 -Aufzuchten, d. h. somatische Mutation in der M_0 -Pflanze (aus Familie 24).

mut 19: Schmalblatt, *sm-8*, Blätter schmäler, Pflanzen etwas früher blühend als normal (aus Familie 24).

mut 23: Breitblatt, *b-3*, Blätter deutlich breiter als bei der Normalform (aus Familie 26).

mut 4: Schmalblatt, *sm-4*, Rosettenblätter mit reduzierter Blattspreite, viele Pflanzen gehen als kleine Sämlinge ein, die später gebildeten Rosettenblätter meist normal, Hauptsproß spät schossend, meist fast normale Blätter (aus Familie 26) (Abb. 5).

4.2. Mutanten aus Pollennachkommenschaften. mut 15: Breitblatt, *b-1*, Blätter deutlich breiter als normal (aus Familie P 10) (Abb. 7).

mut 16: Breitblatt, Blätter deutlich breiter als normal (aus Familie P 12).

mut 8: Spitzblatt, *Sp-1*, lange, lanzettliche Blätter (aus Familie P 4).

mut 24: *serpentina*, geschlängelter Hauptsproß (aus Familie P 11).

5. Genetische und cytologische Untersuchung der Mutanten

Die Mutanten *b-1*, *Sp-1*, *Gi-1* und *sm-4* wurden bereits von Baumgarten und Harte (1964, 1965 a, b) beschrieben und für entwicklungsgeschichtliche und morphogenetische Untersuchungen verwendet.

Neben den eindeutigen Spaltungen traten sowohl in den Selbstungs- wie in den Pollennachkommenschaften die schon aus den Nachkommenschaften von kurzzeitbehandeltem Pollen bekannten Mosaikpflanzen auf, die gesondert besprochen werden sollen (Harte 1973, in Vorbereitung).

Alle Mutanten haben in der Meiose der PMZ sieben Bivalente, ebenso die Heterozygoten mit der Stammart *Oe. hookeri*. Die relative Chiasmenhäufigkeit in den PMZ, berechnet aus jeweils 100–900 Zellen, liegt zwischen 0,95 und 0,99. Der Bindungsfall ist also sehr gering. Die Unterschiede zwischen den Mutanten sind in dieser Hinsicht nicht größer als sie auch zwischen Stichproben von verschiedenen Tagen innerhalb der Art *Oe. hookeri* gefunden werden.

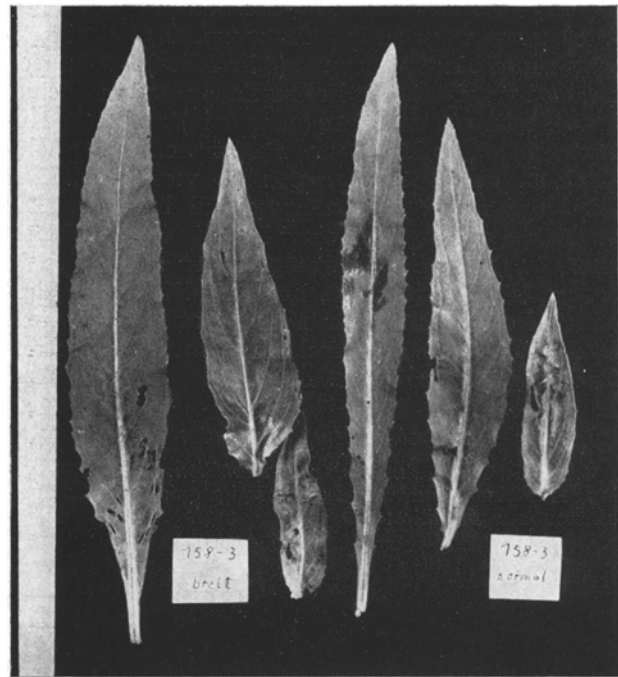


Abb. 7. Stengelblätter und Brakteen der Mutante „breitblättrig“ *b-1* neben Blättern entsprechender Stellung einer normalblättrigen Geschwisterpflanze

Die Bastarde der Mutanten mit den Komplexen ^h*franciscana* aus *Oe. franciscana* Emerson u. Sturtevant, *flavens* aus *Oe. suaveolens sulfurea*, *excellens* aus *Oe. chicaginensis*, *stringens* aus *Oe. strigosa* und *velans* aus *Oe. lamarckiana velataurea* zeigten in der Meiose dieselbe Chromosomenkonfiguration, wie sie die entsprechenden Bastarde mit der Stammart *Oe. hookeri* aufweisen.

In der F_2 dieser Bastarde ließen sich keine Kopplungen der mutierten Gene mit den Loci *sulf* und *vet* feststellen. Um die Lokalisation in bestimmten Chromosomen zu untersuchen, wurden von einer ausreichenden Anzahl von Pflanzen Knospen in nummerierten Gläschen fixiert, so daß eine Zuordnung von Phänotyp und Chromosomenkonfiguration dieser Pflanzen möglich war. Die F_2 aus den genannten Bastarden ergibt eine polygene Spaltung für viele quantitative Merkmale, zu denen auch Blattbreite und Blattgröße gehören. Die Allele, die nur die Blattform verändern (breiter oder schmäler als normale *Oe. hookeri*) ohne Anomalien hervorzurufen, bedingen in der F_2 eine Vergrößerung der Variabilität, ohne daß in der Vielfalt der Formen die einzelnen Genotypen genau zu bestimmen sind. Für die Mutanten, die erhebliche Veränderungen des Phänotyps hervorrufen, sind in der F_2 meist die der Erwartung einer monogenen Spaltung entsprechenden Zahlenverhältnisse zu finden. Die Befunde gestatten es, über die Lokalisation einiger dieser Gene Aussagen zu machen.

mut 13 *praecox*, *pr*. Das Merkmal ist rezessiv. In der F_2 aus *Oe.* (mut 13 × *strigosa*) ^h*hookeri* · *stringens*

treten die frühblühenden Pflanzen mit einem geringen Defizit gegenüber der Erwartung 3:1 auf. Bei einer Lage des Locus *pr* in den Chromosomenenden 1 bis 4 müßte der dem *hookeri*-Anteil des Bastards entsprechende Phänotyp „frühblühend“ wegen der starken Gonenkonkurrenz dieser Chromosomen im Überschuß auftreten (Harte 1948, 1961). Bei einer Lage im zweiten Viererring, der die Enden 5, 6, 9 und 10 umfaßt, wäre wegen des Letalfaktors von *stringens* eine 1:1-Spaltung zu erwarten. Der Befund ist mit beiden Erwartungen nicht in Einklang zu bringen, so daß diese Chromosomenenden für die Lokalisation ausgeschaltet werden können.

In der Nachkommenschaft aus *Oe. (chicaginensis* × mut 13) *excellens* · ^h*hookeri* ergibt sich eine 1:1-Spaltung (54 spätblühend : 65 frühblühend). Bei Koppelung eines Gens mit dem +-Allel des Pollen-inaktivierungsgens aus *excellens* tritt im Pollen, mit Ausnahme der cross-over-Chromosomen, nur das aus *hookeri* stammende Allel auf, so daß die F₂ de facto eine Rückkreuzung darstellt. Das gefundene Zahlenverhältnis entspricht dieser Erwartung. Es kann also eine Koppelung zwischen *pr* und dem Polleninaktivierungsfaktor angenommen werden. Die Gruppen der früh- und spätblühenden Pflanzen unterscheiden sich nicht in der Häufigkeit, mit der die Chromosomenkonfigurationen „7 Bivalente“ und „Viererring + 5 Bivalente“ gefunden werden. Unter Berücksichtigung der für den Komplex *excellens* gegebenen Chromosomenformel (Renner u. Cleland 1934) kann die *pr* enthaltene Koppelungsgruppe nicht in den Chromosomenenden 7, 8, 9 oder 10 enthalten sein. Es verbleiben die Chromosomenenden 11 bis 14 für die Lokalisation von *pr*.

mut 8 Spitzblatt, *Sp-1*: die F₁ der Bastarde mit dieser Mutante zeigen einen deutlich intermediären Phänotyp. In der Nachkommenschaft von *Oe. (suaveolens sulfurea* × mut 8) *flavens* · ^h*hookeri* zeigt dieses Gen eine normale Spaltung. Eine Lokalisation in den Chromosomenenden 1 bis 4, die Gonenkonkurrenz mit Überwiegen der *hookeri*-Chromosomen zeigen, und dem Chromosom 5–6, das den Letalfaktor von *flavens* enthält, ist damit ausgeschlossen.

mut 9 Schmalblatt, *Sm-7*: (dominant) in der F₂ aus *Oe. (mut 9* × *strigosa*) ^h*hookeri* · *stringens* tritt das Merkmal auf. Eine Korrelation zwischen Chromosomenkonfiguration und Mutantenmerkmal ist nicht zu erkennen, so daß die Chromosomenenden 1 bis 4, 5, 6, 9 und 10 für die Lokalisation ausgeschlossen werden können.

mut 10 *Gi-1*: dies dominante Gen läßt in der F₂ aus *Oe. (suaveolens sulfurea* × mut 10) *flavens* · ^h*hookeri* keine Kopplung des Mutantenmerkmals mit der Blütenfarbe und der Chromosomenkonfiguration erkennen. In der F₂ aus *Oe. (franciscana* × mut 10) ^h*franciscana* · ^h*hookeri* tritt das Mutantenmerkmal

unabhängig von der Chromosomenkonfiguration (7 Bivalente oder 1 Viererring + 5 Bivalente) auf. Damit scheiden die Chromosomenenden 1–4, 5, 6, 7 und 8 für die Lokalisation aus.

IV. Zusammenfassung

Aus Pflanzen von *Oenothera hookeri*, die vom Rosettenstadium an unter der Dauereinwirkung eines UKW-Senders gestanden hatten (M₀-Generation), wurden durch Selbstung und durch Kreuzung des Pollens auf unbehandelte Pflanzen M₁-Nachkommen erhalten, aus denen durch Selbstung weitere Generationen gewonnen wurden. Die M₁- und M₂-Generationen zeigen eine Häufigkeit letaler Embryonen und von Ausfällen während der Entwicklung, die auf einen erheblichen Anteil an dominanten und rezessiven Letalgenen und vitalitätsmindernden Genen schließen lassen. Dieser liegt soweit über den Erfahrungswerten für *Oe. hookeri*, daß er nur durch Mutation infolge der Behandlung in der M₀-Generation, bei der Meiose oder der Entwicklung der M₁-Embryonen zu erklären ist. In der M₂-Generation erweist sich ein erheblicher Anteil der untersuchten Familien als spaltend für Veränderungen morphologischer Merkmale, die auf Punktmutationen zurückzuführen sind. In mehreren Fällen ist mit Sicherheit eine somatische Mutation in der M₀-Pflanze anzunehmen (*Gi-1*, *b-1* und *Sp-1*). Durch diese Beobachtungen wird die mutagene Wirkung der Meterwellenstrahlung, die schon aus dem Auftreten von Chromosomenmutationen in Wurzelspitzen (Zinecker-Brauer 1948), in behandeltem PMZ (Harte 1949, 1972a) und aus der Untersuchung der Nachkommenschaften von kurzzeitbehandeltem Pollen (Harte 1972b) erschlossen war, bestätigt.

Literatur

1. Baumgarten, G., Harte C.: Histologische und histogenetische Untersuchungen an *Oenothera hookeri* und einigen ihrer Mutanten. Z. Bot. **52**, 222–244 (1964).
2. Baumgarten, G., Harte, C.: Quantitative Untersuchungen zur Genwirkung bei der Blattformentwicklung von *Oenothera hookeri* de Vries und einigen Mutanten. Genetica **36**, 11–53 (1965a).
3. Baumgarten, G., Harte, C.: Untersuchung der Morphogenese der Blätter an *Oenothera hookeri* de Vries und einigen ihrer Mutanten. Genetica **36**, 286–300 (1965b).
4. Gaul, H.: Über die Chimärenbildung in Gerstenpflanzen nach Röntgenbestrahlung von Samen. Flora **147**, 207–241 (1959).
5. Harte, C.: Zytologisch-genetische Untersuchungen an spaltenden *Oenothera*-Bastarden. Z. Vererbungslehre **82**, 495–640 (1948).
6. Harte, C.: Mutationsauslösung durch Ultrakurzwellen. Chromosoma (Berl.) **3**, 440–447 (1949).
7. Harte, C.: Cytological and genetic studies on mutants of *Oenothera* originating after irradiation with radio waves. Proc. IX International Botanical Congress, Montreal 1959 Bd. II, S. 152.
8. Harte, C.: Untersuchungen über die Gonenkonkurrenz bei *Oenothera* unter Verwendung der Testloci *fr*, *s* und *de*. Z. Vererbungslehre **92**, 142–164 (1961).
9. Harte, C.: Auslösung von Chromosomenmutationen durch Meterwellen in Pollenmutterzellen bestrahlter Pflanzen. Chromosoma **36**, 329–337 (1972a).
10. Harte, C.: Auftreten von Mutationen bei

Oenothera hookeri nach Behandlung des Pollens mit Meterwellen. Theoret. Appl. Genetics, 42, 297–305 (1972b). — 11. Harte, C.: Genetische Mosaik in der M_2 bei *Oenothera hookeri* nach Behandlung mit Meterwellen. Theoret. Appl. Genetics, im Druck (1973). — 12. Van der Mey, J. A.: Een cytologisch onderzoek over somatische selectie en chimeer formatie na neutronen bestraling in de tomaat. Dissertation Nijmegen 1970. — 13. Renner, O., Cleland, R. E.: Zur Genetik und Cytologie der *Oenothera chicaginensis* und ihrer Abkömmlinge. Z. induct. Abst.- u. Vererbungslehre 66, 275–318 (1934). — 14. Zinecker-Brauer, I.: Auslösung von Chromosomenmutationen in Wurzelspitzen von *Vicia faba* nach Behandlung mit Meterwellen (persönliche Mitteilung 1948).

Eingegangen am 21. März 1972

Angenommen durch W. Seyffert

Frau Professor Dr. Cornelia Harte
Institut für Entwicklungsphysiologie
Universität zu Köln
Gyrhofstr. 17
D-5 Köln-Lindenthal (Germany/BRD)