

**EUR 947.d**

REPRINT

TEIL II

ASSOZIATION

Europäische Atomgemeinschaft - EURATOM  
Instituut voor Toepassing van Atoomenergie in de Landbouw - I.T.A.L.

QUANTITATIVE PIGMENTUNTERSUCHUNGEN  
AN STRAHLENINDUZIERTEN  
CHLOROPHYLLMUTANTEN VON PISUM SATIVUM  
II. DIE FERTILEN UND STERILEN  
CHLOROPHYLLMUTANTEN

von

W. GOTTSCHALK und F. MÜLLER (Universität Bonn)

1964



Arbeit erstellt beim Institut für  
Landwirtschaftliche Botanik der Universität Bonn, Deutschland

Assoziation Nr. 003-61-5 BIAN

Sonderdruck aus  
PLANTA  
Bd. 62, Heft 1 - 1964

## HINWEIS

Das vorliegende Dokument ist im Rahmen des Forschungsprogramms der Kommission der Europäischen Atomgemeinschaft (EURATOM) ausgearbeitet worden.

Es wird darauf hingewiesen, dass die Euratomkommission, ihre Vertragspartner und alle in deren Namen handelnden Personen:

- 1<sup>o</sup> — keine Gewähr dafür übernehmen, dass die in diesem Dokument enthaltenen Informationen richtig und vollständig sind oder dass die Verwendung der in diesem Dokument enthaltenen Informationen oder der in diesem Dokument beschriebenen technischen Anordnungen, Methoden und Verfahren nicht gegen gewerbliche Schutzrechte verstößt;
- 2<sup>o</sup> — keine Haftung für die Schäden übernehmen, die infolge der Verwendung der in diesem Dokument enthaltenen Informationen oder der in diesem Dokument beschriebenen technischen Anordnungen, Methoden oder Verfahren entstehen könnten.

*This reprint is intended for restricted distribution only. It reproduces, by kind permission of the publisher, an article from "PLANTA", Bd. 62, Heft 1 - 1964, 1-21. For further copies please apply to Springer-Verlag — 69 Heidelberg 1, Neuenheimer Landstrasse 28-30 (Deutschland).*

*Dieser Sonderdruck ist für eine beschränkte Verteilung bestimmt. Die Wiedergabe des vorliegenden in „PLANTA“, Bd. 62, Heft 1 - 1964, 1-21 erschienenen Aufsatzes erfolgt mit freundlicher Genehmigung des Herausgebers. Bestellungen weiterer Exemplare sind an Springer-Verlag — 69 Heidelberg 1, Neuenheimer Landstrasse 28-30 (Deutschland), zu richten.*

*Ce tiré-à-part est exclusivement destiné à une diffusion restreinte. Il reprend, avec l'aimable autorisation de l'éditeur, un article publié dans «PLANTA», Bd. 62, Heft 1 - 1964, 1-21. Tout autre exemplaire de cet article doit être demandé à Springer-Verlag — 69 Heidelberg 1, Neuenheimer Landstrasse 28-30 (Deutschland).*

*Questo estratto è destinato esclusivamente ad una diffusione limitata. Esso è stato riprodotto, per gentile concessione dell'Editore, da «PLANTA», Bd. 62, Heft 1 - 1964, 1-21. Ulteriori copie dell'articolo debbono essere richieste a Springer-Verlag — 69 Heidelberg 1, Neuenheimer Landstrasse 28-30 (Deutschland).*

*Deze overdruk is slechts voor beperkte verspreiding bestemd. Het artikel is met welwillende toestemming van de uitgever overgenomen uit „PLANTA“, Bd. 62, Heft 1 - 1964, 1-21. Meer exemplaren kunnen besteld worden bij Springer-Verlag — 69 Heidelberg 1, Neuenheimer Landstrasse 28-30 (Deutschland).*

**EUR 947.d**

REPRINT

TEIL II.

QUANTITATIVE PIGMENTUNTERSUCHUNGEN AN STRAHLEN-INDUZIERTEN CHLOROPHYLLMUTANTEN VON PISUM SATIVUM - II. DIE FERTILEN UND STERILEN CHLOROPHYLLMUTANTEN von W. GOTTSCHALK und F. MÜLLER (Universität Bonn).

Assoziation : Europäische Atomgemeinschaft - EURATOM,  
Instituut voor Toepassing van Atoomenergie in de Landbouw - I.T.A.L.

Arbeit erstellt beim Institut für Landwirtschaftliche Botanik der Universität Bonn (Deutschland).

Assoziation Nr. 003-61-5 BIAN.

Sonderdruck aus „Planta“, - Bd. 62, Heft 1 - 1964 - Seiten 1-21.

Es wurden die Chloroplasten-Farbstoffe von 48 fertilen und vier sterilen röntgeninduzierten Mutanten von *Pisum sativum* analysiert. Hierbei wurden folgende Ergebnisse erhalten :

**EUR 947.d**

REPRINT

PART II.

QUANTITATIVE PIGMENT STUDIES ON RADIATION-INDUCED CHLOROPHYLL MUTANTS OF PISUM SATIVUM - II. FERTILE AND STERILE CHLOROPHYLL MUTANTS by W. GOTTSCHALK and F. MÜLLER (Universität Bonn).

Association : European Atomic Energy Community - EURATOM,  
Instituut voor Toepassing van Atoomenergie in de Landbouw - ITAL.

Work performed at the Institut für Landwirtschaftliche Botanik der Universität Bonn (Germany).

Association No 003-61-5 BIAN.

Reprinted from "Planta", Vol. 62, No 1 - 1964 - pp. 1-21.

Analyses were carried out of the chloroplast pigments of 48 fertile and four sterile X-ray-induced mutants of *Pisum Sativum*, the following results being obtained.

**EUR 947.d**

REPRINT

PART II.

QUANTITATIVE PIGMENT STUDIES ON RADIATION-INDUCED CHLOROPHYLL MUTANTS OF PISUM SATIVUM - II. FERTILE AND STERILE CHLOROPHYLL MUTANTS by W. GOTTSCHALK and F. MÜLLER (Universität Bonn).

Association : European Atomic Energy Community - EURATOM,  
Instituut voor Toepassing van Atoomenergie in de Landbouw - ITAL.

Work performed at the Institut für Landwirtschaftliche Botanik der Universität Bonn (Germany).

Association No 003-61-5 BIAN.

Reprinted from "Planta", Vol. 62, No 1 - 1964 - pp. 1-21.

Analyses were carried out of the chloroplast pigments of 48 fertile and four sterile X-ray-induced mutants of *Pisum Sativum*, the following results being obtained.

1. Nach Untersuchungen von 52 Mutanten lag die Gesamt-Chlorophyllmenge im Bereich von 12-107 % des Vergleichswertes der Ausgangsform. Das gegenseitige Mengenverhältnis von Chlorophyll a : b variierte zwischen 2,8 und 9,8. Bei vier Mutanten unseres Sortimentes konnte kein Chlorophyll b nachgewiesen werden.

2. Bei zehn Mutanten sind im Hinblick auf den Pigmentgehalt Gradienten vorhanden. Die gesetzmässigen Schwankungen der Pigmentmengen können sowohl innerhalb der Fiedern oder beim Vergleich von Fiedern und Nebenblättern als auch innerhalb der Blattfolge am Stengel in Erscheinung treten. Bei einigen Mutanten sinkt die Chlorophyllmenge der oberen Blätter auf 30 % des Vergleichswertes der unteren Blätter ab, bei anderen Genotypen steigt sie auf 250 % an.

3. In Ertragsbestimmungen wurde generell festgestellt, dass die Fertilität mit fallendem Chlorophyllgehalt absinkt. Die Mutante 150 A mit nur 12 % der normalen Chlorophyllmenge ist noch zur Durchführung einer annähernd normalen Ontogenese bis zur Samenbildung befähigt. Zwischen Chlorophyllgehalt und Frischgewicht konnte keine klare Korrelation gefunden werden.

---

1. After experiments in 52 mutants the total quantity of chlorophyll totalled 12-107 % of the reference value for the starting form. The mutual ratio for the chlorophyll content a : b varied between 2.8 and 9.8. In four mutants in our selection no chlorophyll b was detected.

2. In ten mutants gradients were observed with regard to the pigment content. The legitimate fluctuations in the pigment quantities can manifest themselves both inside the pinnae or in a comparison of the pinnae and stipules and inside the leaf sequence on the stalk. In some mutants the chlorophyll content in the upper leaves drops to 30 % of the reference value for the lower leaves, and in other genotypes rises to 250 %.

3. In the yield determinations it was generally found that the fertility drops with decreasing chlorophyll contents. The mutant 150A, containing only 12 % of the normal chlorophyll content, is still capable of approximately normal ontogenesis up to maturation. No clear correlation was found between the chlorophyll content and the gross weight.

---

1. After experiments in 52 mutants the total quantity of chlorophyll totalled 12-107 % of the reference value for the starting form. The mutual ratio for the chlorophyll content a : b varied between 2.8 and 9.8. In four mutants in our selection no chlorophyll b was detected.

2. In ten mutants gradients were observed with regard to the pigment content. The legitimate fluctuations in the pigment quantities can manifest themselves both inside the pinnae or in a comparison of the pinnae and stipules and inside the leaf sequence on the stalk. In some mutants the chlorophyll content in the upper leaves drops to 30 % of the reference value for the lower leaves, and in other genotypes rises to 250 %.

3. In the yield determinations it was generally found that the fertility drops with decreasing chlorophyll contents. The mutant 150A, containing only 12 % of the normal chlorophyll content, is still capable of approximately normal ontogenesis up to maturation. No clear correlation was found between the chlorophyll content and the gross weight.}}

Aus dem Institut für landwirtschaftliche Botanik der Universität Bonn

QUANTITATIVE PIGMENTUNTERSUCHUNGEN  
AN STRAHLENINDUZIERTEN CHLOROPHYLLMUTANTEN  
VON *PISUM SATIVUM*

II. DIE FERTILEN UND STERILEN CHLOROPHYLLMUTANTEN

Von

W. GOTTSCHALK und F. MÜLLER

Mit 5 Textabbildungen

(Eingegangen am 5. März 1964)

A. Einleitung

Nach Bearbeitung der großen Gruppe strahleninduzierter Chlorophyllmutanten der Species *Pisum sativum* sind die quantitativen Verhältnisse der assimilatorischen Farbstoffe letaler Mutanten bereits publiziert worden (GOTTSCHALK und MÜLLER 1964). Im vorliegenden II. Teil dieser Serie soll über die Ergebnisse analoger Untersuchungen an fertilen und sterilen Mutanten berichtet werden. Bei der überwiegenden Mehrzahl der Formen dieser Gruppe ist eine Herabsetzung, ganz vereinzelt auch eine Erhöhung des Pigmentgehalts gegenüber den Vergleichswerten der Ausgangsform zu beobachten, wobei der Chlorophylldefekt in allen grünen Pflanzenteilen etwa gleichartig in Erscheinung tritt. Es handelt sich bei diesem Material folglich um eine graduell abgestufte Serie von *chlorina*-Mutanten im Sinne von GUSTAFSSON (1940). Eine kleine Gruppe von Genotypen läßt im Ausprägungsgrad des Chlorophylldefekts gewisse Gradienten erkennen, die teils innerhalb des Blattes, teils beim Vergleich verschiedener Blätter der Blattfolge am Stengel in Erscheinung treten. Im empirischen Teil der Arbeit werden zunächst diese beiden Gruppen von Mutanten behandelt, anschließend werden die Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt und Fertilität diskutiert. Bezüglich der technischen Einzelheiten der zur Anwendung gekommenen physiologischen Methoden und des Materials sei auf die entsprechenden Angaben des Teils I verwiesen. Von *Pisum* sind bereits zahlreiche Chlorophyllmutanten bekannt, ihre physiologische Bearbeitung steht jedoch noch aus (Literatur bei BLIXT 1961).

B. Empirischer Teil

Die fertilen und sterilen Mutanten unseres Sortiments sind noch merkmalsärmer als die bereits behandelten letalen Formen. Neben Unterschieden im Pigmentgehalt können zu ihrer Charakterisierung noch einige Angaben über den Sproßaufbau (Internodienzahl und -länge)

und die Menge der produzierten Grünmasse verwendet werden. Hieraus können gewisse Rückschlüsse auf die physiologischen Potenzen dieser Mutanten gezogen werden. Darüber hinaus stehen uns von den fertilen Formen mehrjährige Fertilitätsbestimmungen zur Verfügung, so daß noch einige Aussagen über ihren Selektionswert gemacht werden können. Eine kleine Anzahl von Mutanten ist steril. Bei diesen Formen werden

Tabelle 1. Übersicht über den Pigmentgehalt von 40 fertilen und 4 sterilen Chlorophyllmutanten unseres Sortimentes von *Pisum sativum*. Die Mutanten sind nach steigendem Gesamtchlorophyllgehalt geordnet

Mutante	Pigmentgehalt ( $\gamma$ Pigment/g Frischgewicht)			Gesamt- Pigment- gehalt		Relativer Pigment- gehalt		Pigmentgehalt in % der Pig- mente der Stammform			Trockengewicht in % des Frischgewichtes	Fertili- tätsgrad
	Chl. a	Chl. b	Carot.	a + b	b + c + a	a:b	(a+b):c	a + b	Carot.	b + c + a		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
150 A	138 ± 1,4	45 ± 5,1	105 ± 1,4	183	288	3,07	1,74	12,2	19,3	14,1	9,51	gering
53	617 ± 18,1		372 ± 6,2	617	989		1,66	41,2	68,3	48,4	14,21	14%
165 A	714 ± 14,8		449 ± 16,5	714	1163		1,59	47,7	82,4	57,0	11,92	?
1206 A	733 ± 16,4		357 ± 14,1	733	1090		2,05	49,0	65,5	53,4	12,53	36—38%
130 A	780 ± 6,8		532 ± 3,5	780	1312		1,47	52,1	97,6	64,3	13,15	gering
109 A	553 ± 10,5	201 ± 5,6	437 ± 22,1	754	1191	2,75	1,73	50,4	80,2	58,3	11,30	gering
29	695 ± 10,2	79 ± 4,0	419 ± 11,7	774	1193	8,80	1,85	51,7	76,9	58,4	12,00	49%
3	697 ± 18,2	94 ± 4,6	469 ± 15,0	791	1260	7,40	1,69	52,8	86,1	61,7	12,58	36—55%
137	718 ± 4,1	73 ± 6,6	458 ± 5,6	791	1249	9,84	1,73	52,8	84,0	61,2	12,25	48—57%
131	635 ± 7,4	176 ± 3,0	386 ± 6,0	811	1197	3,61	2,10	54,2	70,8	58,6	13,08	32%
19 C	695 ± 12,7	190 ± 7,2	459 ± 9,9	885	1344	3,66	1,93	59,1	84,2	65,9	13,69	gz. gering
241	734 ± 12,9	180 ± 9,0	391 ± 6,9	914	1305	4,08	2,34	61,1	71,7	63,9	12,72	14—28%
312	708 ± 3,2	206 ± 15,8	428 ± 19,0	914	1342	3,44	2,14	61,1	78,5	65,7	13,78	?
333	829 ± 8,7	91 ± 8,7	519 ± 2,2	920	1439	9,11	1,77	61,5	95,2	70,5	12,22	39—52%
139 A	759 ± 13,4	210 ± 13,9	420 ± 17,0	969	1389	3,61	2,31	64,7	77,1	68,0	9,96	gering
138	769 ± 9,1	220 ± 3,3	430 ± 6,6	989	1419	3,50	2,30	66,1	78,9	69,5	13,16	29%
169	735 ± 13,3	263 ± 16,9	492 ± 9,7	998	1490	2,79	2,03	66,7	90,3	73,0	10,94	12—18%
198 E	760 ± 22,3	242 ± 15,1	423 ± 4,8	1002	1425	3,14	2,37	66,9	77,6	69,8	11,02	gering
105	811 ± 21,6	215 ± 7,4	483 ± 16,3	1026	1509	3,77	2,12	68,5	88,6	73,9	12,86	24—32%
212 A	826 ± 20,1	246 ± 9,0	414 ± 10,7	1072	1486	3,36	2,59	71,6	76,0	72,8	13,62	44—55%
372	869 ± 4,0	252 ± 5,4	485 ± 3,9	1121	1606	3,45	2,31	74,9	89,0	78,7	14,86	51—70%
145 A	930 ± 11,1	270 ± 7,3	467 ± 6,7	1200	1667	3,44	2,57	80,2	85,7	81,6	11,91	37—44%
168	931 ± 16,9	272 ± 10,4	477 ± 10,0	1203	1680	3,42	2,52	80,4	87,5	82,3	12,78	32—46%
52	933 ± 1,0	285 ± 6,4	451 ± 1,0	1218	1669	3,27	2,70	81,4	82,8	81,7	13,39	76—86%
30	971 ± 15,1	262 ± 7,2	394 ± 13,3	1233	1627	3,71	3,13	82,4	72,3	79,7	13,27	92—95%
1206 B	970 ± 18,3	270 ± 8,6	449 ± 13,0	1240	1689	3,59	2,76	82,8	82,4	82,7	13,51	?
1187	1002 ± 13,9	282 ± 17,0	490 ± 13,2	1284	1774	3,55	2,62	85,8	89,9	86,9	13,01	63—67%
173	1002 ± 18,8	284 ± 7,2	549 ± 5,0	1286	1835	3,52	2,34	85,9	100,7	89,9	13,53	67%
191	1031 ± 20,2	301 ± 17,8	519 ± 10,9	1332	1851	3,42	2,57	89,0	95,2	90,6	15,03	steril
104 A	1060 ± 3,6	303 ± 3,3	542 ± 10,1	1363	1905	3,50	2,51	91,1	99,5	93,3	12,55	steril
38 C	1065 ± 15,0	305 ± 5,0	533 ± 1,0	1370	1900	3,50	2,57	91,5	97,8	93,1	13,52	48%
106 B	1150 ± 15,3	312 ± 4,7	556 ± 8,3	1462	2018	3,69	2,63	97,7	102,0	98,8	14,16	mittel
486 A	1170 ± 20,4	321 ± 8,2	585 ± 16,7	1491	2076	3,64	2,55	99,6	107,3	101,7	14,10	61—70%
20 C	1295 ± 5,0	311 ± 0,7	642 ± 6,5	1606	1917	4,16	2,50	107,3	117,8	93,9	14,90	?
NF	1150 ± 15,6	347 ± 12,3	545 ± 10,2	1497	2042	3,31	2,73				14,17	100%
445 B	507 ± 4,2	105 ± 1,4	322 ± 2,0	613	935	4,78	1,90	39,4	46,5	41,6	16,73	?
214	582 ± 16,4	138 ± 0,7	365 ± 13,4	720	1085	4,21	1,97	46,3	52,7	48,3	12,60	gz. gering
429	685 ± 14,5	158 ± 3,6	481 ± 19,0	843	1324	4,34	1,75	54,2	69,4	58,9	12,99	gering
164	702 ± 1,0	154 ± 6,7	489 ± 7,3	856	1345	4,56	1,75	55,1	70,6	59,9	12,60	?
603	767 ± 11,6	259 ± 14,9	313 ± 13,1	1026	1339	2,96	3,28	66,0	45,2	59,6	14,17	?
1106	986	183	479	1069	1548	5,39	2,23	68,8	69,1	68,9	16,85	9%
235 B	850 ± 17,4	243 ± 10,6	392 ± 10,3	1093	1485	3,48	2,79	70,3	56,6	66,1	10,10	51—54%
227 A	942	244	538	1186	1724	3,86	2,20	76,3	77,6	76,7	14,67	steril
178	947 ± 8,6	264 ± 14,0	420 ± 9,1	1211	1631	3,58	2,88	77,9	60,6	72,6	11,44	steril
440 E	1223 ± 5,4	289 ± 11,7	530 ± 11,3	1512	2042	4,23	2,85	97,3	76,5	90,9	11,37	?
NF	1293 ± 13,6	261 ± 9,6	693 ± 6,4	1554	2247	4,29	2,35				17,00	100%

entweder pleiotrope Gene mit breiten Aktionsspektren wirksam, die neben vielfältigen morphologischen Anomalien auch einen Chlorophylldefekt verursachen, oder aber es handelt sich um kleinste Deletionen und damit um den Ausfall mehrerer unmittelbar benachbarter Gene.

Die Ergebnisse der Pigmentanalysen von 47 Mutanten sind in Tabelle I zusammengestellt, wobei als ordnendes Prinzip der Gesamtchlorophyllgehalt verwendet wurde (Spalte 5). Die beiden Chlorophyllkomponenten wurden jeweils einzeln bestimmt; eine zuverlässige Trennung der Carotinoide war aus methodischen Gründen nicht möglich, für die gelben Pigmente ist folglich nur ein Mittelwert angegeben. Außer den Mittelwerten und den mittleren Fehlern enthält die Tabelle noch Angaben über das Mengenverhältnis von Chlorophyll a : b sowie das Verhältnis der Chlorophylle zu den Carotinoiden; darüber hinaus sind die Trockengewichte und — soweit vorhanden — die Fertilitätsverhältnisse eingetragen. Bei der Mehrzahl aller Mutanten wurde der Pigmentgehalt der unteren vier Laubblätter bestimmt und als Mittelwert angegeben. Von einigen wenigen Formen dieser Gruppe konnten aus versuchstechnischen Gründen nur höher inserierte Blätter (4.—8. Blatt) ausgewertet werden. Das gleiche gilt für jene Mutanten, deren Chlorophylldefekt erst während des Ablaufs der Ontogenese erkennbar wird (Tabelle I, unterer Teil). Bei der Beurteilung dieser Analyseergebnisse ist zu berücksichtigen, daß das Kontrollmaterial dieser Serie gegenüber den zeitiger analysierten Kontrollen einen erhöhten Pigmentgehalt und ein größeres Trockengewicht aufweist. Die Werte des unteren Teils der Tabelle I sind folglich nur untereinander und nicht unmittelbar mit den Werten des oberen Teils vergleichbar.

### 1. Die chlorina-Gruppe

Die hellgrüne Mutante 150 A, eine zierliche, etwas gestauchte Form, besitzt die geringsten Pigmentmengen aller fertilen Mutanten unseres Sortiments. Ihre Gesamt-Pigmentmenge erreicht einen Wert von nur 14% des Vergleichswertes der Ausgangsform, der Chlorophyllgehalt liegt bei 12%. Während der Quotient von Chlorophyll a : b ungefähr dem der Stammform entspricht, ist das Verhältnis von grünen zu gelben Pigmenten zugunsten der Carotinoide verschoben. Die Mutante ist offenbar noch leistungsfähiger als bestimmte Formen von *Capsella* (CORRENS 1919) und *Hordeum* (DEMEREK 1935), die mit Chlorophyllmengen von nur 10% des Normalwertes ihre reproduktive Phase erreichen, denn sie ist in der Lage, eine vollwertige Ontogenese bis zum Abschluß der Samenreife zu durchlaufen. Ohne Zweifel handelt es sich bei unserer Mutante um eine Form, die an der untersten Schwelle der autotrophen Ernährungsweise überhaupt steht.

Die Mutanten 53, 130A, 165A und 1206A sind dadurch gekennzeichnet, daß weder mit Hilfe des angewandten spektralphotometrischen Verfahrens noch nach Anwendung chromatographischer Methoden Chlorophyll b nachgewiesen werden konnte (MÜLLER 1964). Die Pigmentwerte konnten daher nur mit der von NYBOM (1955) angegebenen graphischen Methode bestimmt werden. Die Chlorophyll a-Mengen dieser vier Formen lagen zwischen 53 und 68% des Kontrollwertes. Verwendet man als Bezugssystem nicht nur das Chlorophyll a, sondern den Gesamt-Chlorophyllgehalt der Ausgangsform, so reduzieren sich diese Werte auf 41—52%.

Die Mutanten 3, 29, 137 und 333 nehmen innerhalb der analysierten Formen ebenfalls eine deutliche Sonderstellung ein. Sie besitzen zwar Chlorophyll b, aber in so geringen Mengen, daß der Quotient von a:b stark zugunsten der blaugrünen Komponente verschoben ist. Während für die unteren Blätter der Stammform ein Quotient von 3,3 bestimmt wurde, lagen die Vergleichswerte dieser vier Mutanten zwischen 7,4 und 9,8.

Bei allen übrigen bearbeiteten Mutanten unterscheiden sich die gegenseitigen Mengenverhältnisse der verschiedenen Pigmentkomponenten nicht wesentlich von der Ausgangsform, die Unterschiede beziehen sich vielmehr auf die vorhandenen Gesamtmengen der Farbstoffe. Die Streubreite unseres Materials beläuft sich hierbei auf Chlorophyllmengen von 50 (Mutante 109A) bis knapp 110% (Mutante 20C) des Vergleichswertes der Stammform. Die Einzeldaten der analysierten Formen — geordnet nach steigenden Gesamtmengen von Chlorophyll a + b — können der Tabelle I entnommen werden. Bis auf wenige Ausnahmen, die im folgenden gesondert behandelt werden sollen, besteht die wesentlichste Anomalie dieser Mutanten im Chlorophylldefekt. Daneben sind bei einigen Formen noch geringfügige Unterschiede hinsichtlich der Internodienzahl und -länge sowie der allgemeinen Wüchsigkeit feststellbar, die anzeigen, daß den mutierten Genen ein relativ schmales Pleiotropiespektrum zuzuordnen ist, das sich aus mehreren physiologischen Komponenten zusammensetzt.

Die Mutanten 104A, 191A, 241A und 1206B weichen in einer ganzen Reihe spezifischer Anomalien von der Normalform ab, wobei sich ein hoher Grad von Übereinstimmung dieser Abweichungen feststellen läßt. Ihr gemeinsames Kennzeichen liegt neben dem Chlorophylldefekt in einer groben Zähnung der Stipeln, einer Verschiebung des Längen-Breiten-Index von Fiedern und Nebenblättern sowie einer abweichenden Gestaltung der Blattspreiten, die diesen Organen ein merkwürdig gekräuselttes Aussehen verleiht. Darüber hinaus unterbleibt bei den Mutanten 104B und 191A die Verwachsung der Carpellränder, sie sind daher weiblich-steril. Im Gynaeceum der anderen beiden Formen



tritt zwar prinzipiell die gleiche Anomalie auf, ein Teil der vorhandenen Fruchtknoten ist jedoch geschlossen. Die Mutanten 241 A und 1206 B sind daher fertil und konnten für Bastardierungen mit den anderen beiden Formen dieser Gruppe verwendet werden. Die Pigmentanalysen gestatten eine weitere Spezifizierung der Pleiotropiespektren der vier mutierten Gene. Die schon in der morphologischen Analyse erkennbare enge Verwandtschaft der Mutanten 104 A und 191 A wird durch die physiologischen Befunde noch bekräftigt: beide Formen zeigen einen relativ schwachen, aber übereinstimmenden Chlorophylldefekt; ihre Chlorophyllmengen liegen bei 91 bzw. 88% des Vergleichswertes der AF. Bei den anderen beiden Mutanten dieser Gruppe tritt der Chlorophylldefekt deutlicher in Erscheinung, sie erreichen nur Chlorophyllmengen von 82 bzw. 61%. Parallel hierzu sind deutliche Unterschiede im Fertilitätsgrad feststellbar. Die Samenproduktion schwankte bei der stark witterungsanfälligen Mutante 241 A im Verlauf von 3 Jahren zwischen 14 und 28% des Kontrollwerts der Stammform, während die Vergleichswerte der Mutante 1206 B in der Größenordnung von knapp 40% lagen. Testkreuzungen zeigten, daß die auffallend übereinstimmenden Anomalien der beiden Gruppen 104 A/191 A und 241 A/1206 B auf die Wirkung verschiedener polymerer Gene zurückzuführen sind, während für die geringfügigen graduellen Unterschiede zwischen 104 A und 191 A wahrscheinlich multiple Allelie verantwortlich ist (Näheres bei GOTTSCHALK 1964). Die Bastardierungen zwischen den fertilen Mutanten 241 A und 1206 B stehen noch aus.

Als fünfte Form dieser Gruppe kräuselblättriger Mutanten ist Nr. 178 zu nennen. Sie zeigt zwar in einigen Anomalien weitgehende Übereinstimmung mit den eben behandelten vier Mutanten, nimmt jedoch wegen ihrer spezifisch abweichenden Blattgestaltung eine deutliche Sonderstellung ein. Eine Teilwirkung des mutierten Gens besteht darin, daß auf der Blattunterseite Emergenzen ausgebildet werden. Während der Blattentwicklung kommen in Verbindung mit diesen Emergenzen lokale Verwachsungserscheinungen der Fiedern übereinanderliegender Joche zustande, die eine rechtwinkelige Abknickung der Rhachis zur Folge haben. Die Verwachsung der Fruchtknotenränder ist mangelhaft, die Samenanlagen sind häufig nicht turgeszent. Als Folge dieser Defekte ist die Mutante weiblich-steril. Ihre Chlorophyllmenge liegt bei knapp 80% der Ausgangsform. Aus Testkreuzungen mit der kräuselblättrigen Mutante 241 A muß geschlossen werden, daß die übereinstimmenden Anomalien der beiden Formen wiederum auf zwei verschiedenartige pleiotrope Gene mit partiell übereinstimmenden Wirkungsspektren zurückzuführen sind.

Die Mutante 214 A schließlich ist vornehmlich durch die Ausbildung kleiner fleckenartiger Degenerationszonen auf den Fiederspreiten, in

geringem Maße auch auf den Nebenblättern gekennzeichnet. Ihre Blätter sterben von der Stengelbasis her relativ zeitig ab. Die Mutante blüht, bringt jedoch kaum Samenansatz.

### 2. Mutanten mit ungleichmäßig verteiltem Pigmentgehalt

Außer der eben behandelten großen Gruppe gleichmäßig ausgefärbter Chlorophyllmutanten ist in unseren Versuchen noch eine kleine Gruppe von Mutanten aufgetreten, bei denen unterschiedliche Chlorophylldefekte innerhalb des Organismus feststellbar sind. Wir müssen in dieser Beziehung drei Untergruppen unterscheiden:

der Pigmentgehalt kann innerhalb der Fieder bzw. des Nebenblattes ungleichmäßig verteilt sein;

es können Unterschiede zwischen Fiedern und Nebenblatt des gleichen Blattes auftreten;

die Pigmentunterschiede können innerhalb der Blattfolge am Stengel in Erscheinung treten und kommen damit in strenger Abhängigkeit vom ontogenetischen Entwicklungsablauf zustande.

Bei allen drei Formen handelt es sich um genetisch und entwicklungsphysiologisch fixierte, also um gesetzmäßig unterschiedliche Verteilungen der Pigmentmengen, die in jedem Organ bzw. in jedem Organismus der betreffenden Mutationstypen regelmäßig in Erscheinung treten. Sie sollen im folgenden in der oben genannten Reihenfolge behandelt werden.

Die Fiedern und Nebenblätter der schwach vitalen Mutante 424 B zeigen auf relativ hellgrünem Grunde dunklere Flecken, die Mutante ist folglich der Gruppe der *maculata*-Formen zuzuordnen. Die in Tabelle 1 für diesen Genotypus angegebenen Pigmentmengen sind Mittelwerte, die für das Blatt in seiner Gesamtheit gelten, in denen das eigent-

Tabelle 2. Der Pigmentgehalt in den unterschiedlich gefärbten Fiederbezirken der Mutante 424 B (4.—8. Blatt)

Material	Pigmentgehalt in % Pigment/g Frischgewicht			Gesamtpigmentgehalt		Relativer Pigmentgehalt	
	Chl. a	Chl. b	Carot.	Chl. a + b	Chl. + Carot.	a:b	(a + b):Carot.
Ausgangsform	1293	261	693	1554	2247	4,29	2,35
Mutante 424 B, Mittelwert gesamte Fieder .	752	172	432	924	1356	4,37	2,14
424 B, helle Bezirke .	601	150	380	751	1131	4,01	1,98
dunkle Bezirke	905	195	485	1100	1585	4,64	2,27
hell in % von dunkel . . .	66,4	77,2	78,3	68,3	71,4	—	—

liche Charakteristikum der Mutante morphologisch also nicht zum Ausdruck kommt. Bei getrennter Analyse der unterschiedlich gefärbten Blattpartien erhielten wir für das dunkler gefärbte Gewebe Chlorophyllmengen von 71%, für die helleren Bezirke Werte von nur 48% des Vergleichswertes der Ausgangsform. Die realen Pigmentmengen der beiden Zonen sind in Tabelle 2 zusammengestellt.

Der Effekt tritt bei den höher inserierten Blättern deutlicher in Erscheinung als bei den unteren. Die wesentlichste Wirkung des mutierten Gens liegt also darin, daß sich innerhalb des gleichen Organs unterschiedliche Intensitätsgrade des Chlorophylldefekts manifestieren, daß also im Zuge der Ausdifferenzierung der Blattanlagen in benachbarten Regionen des Mesophylls unterschiedliche Chlorophyllmengen gebildet werden. Sie sind wohl als Folge unterschiedlicher Expressivitätsstufen des mutierten Gens aufzufassen, die offenbar in einer bestimmten Abhängigkeit von der Ausdifferenzierung und Entwicklung des Blattes stehen.

Bei der eben besprochenen Form lassen sich zwar deutliche Schwankungen des Chlorophyllgehalts innerhalb des gleichen Organs feststellen, es wird jedoch kein typischer Gradient erkennbar. Die Mutanten 7A und 58C sind durch eine unterschiedliche Ausfärbung von Fiedern und Nebenblättern gekennzeichnet. Bei der erstgenannten Form liegt die Chlorophyllmenge der Blätter im Bereich des 5.—8. Nodiums bei 78,4%, die Carotinoidmenge bei nur 59,5% der Kontrollwerte. Analysiert

man die Fiedern und Nebenblätter getrennt, so zeigt sich, daß der Chlorophylldefekt bei den Stipeln sehr viel stärker ausgeprägt ist: sie besitzen nur etwa drei Viertel der Pigmentmengen der Fiedern (Abb. 1). Ganz analoge Verhältnisse sind bei der Mutante 58C realisiert. Sie weicht wegen ihres geringfügigen Chlorophylldefektes so wenig von der Stammform ab, daß sie in spaltenden Familien nicht sicher identifiziert werden kann. In homozygoten Beständen tritt die Anomalie etwas deutlicher in Erscheinung. Aus Abb. 1 wird ersichtlich, daß die Chlorophyllmengen der Fiedern in der Größenordnung des Vergleichs-

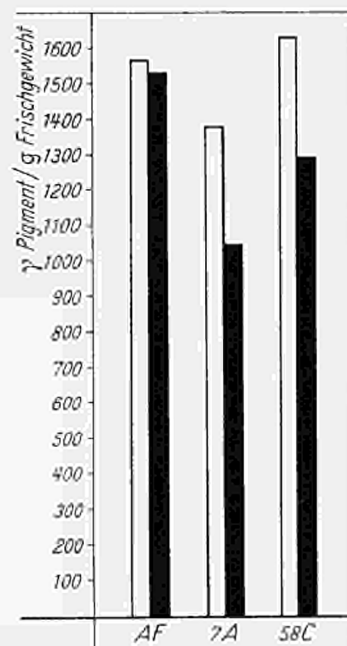


Abb. 1. Der unterschiedliche Chlorophyllgehalt von Fiedern und Nebenblättern bei der Stammform und den Mutanten 7A und 58C, ausgedrückt in  $\gamma$  Pigment/ Gramm Frischgewicht. Verwendet wurden Mittelwerte des 5.—8. (Stammform und Mutante 7A) bzw. 8.—11. Blattes (Mutante 58C). Innerhalb einer jeden Doppelsäule steht links der Wert für die Fiedern, rechts für die Nebenblätter

werts der Normalform liegen, während die Werte für die Nebenblätter um etwa 20% geringer sind. Ganz entsprechende Befunde erhielten wir für die Carotinoide. Bei dieser Mutante manifestiert sich also der Chlorophylldefekt überhaupt nur im Bereich der Nebenblätter.

Als letzte Gruppe sind nunmehr noch jene Mutanten zu behandeln, bei denen im Verlauf der Ontogenese im Hinblick auf den Pigmentgehalt ein mehr oder weniger deutlich ausgeprägter *Gradient* erkennbar wird, sei es, daß zunächst hell- oder gelbgrüne, später normalgrüne

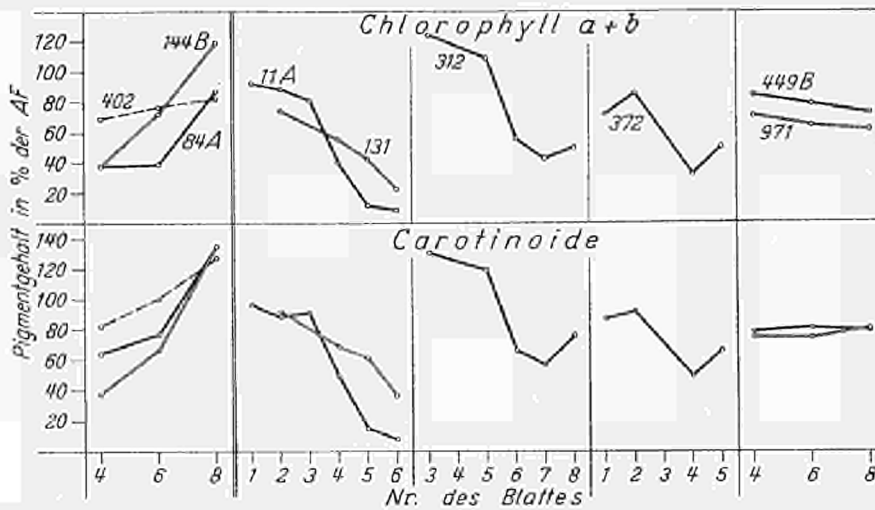


Abb. 2. Die Pigmentmengen von drei *virescens*- (linke Gruppe) und sechs *lutescens*-Mutanten (rechte Gruppe) in verschiedenen Regionen des Organismus. Abszisse: Nummer des Blattes in der Blattfolge. Ordinate: Pigmentgehalt in Prozent des Vergleichswerts entsprechender Blätter der Stammform. Oberer Teil: Chlorophyll a + b, unterer Teil: Carotinoide

Blätter zur Ausbildung kommen oder umgekehrt. Im ersten Falle sprechen wir nach GUSTAFSSON (1940) von *virescens*-, im letzteren Falle von *lutescens*- bzw. *albescens*-Typen. In Teil I unserer Untersuchungen wurde bereits die letale Chlorophyllmutante 11A als charakteristisches Beispiel einer *albescens*-Form geschildert; sie ist mit in die Abb. 2 und 3 des vorliegenden II. Teils aufgenommen worden. Die fertilen Mutanten 131, 312, 372, 449B und 971 zeigen mit zunehmender Insertionshöhe der Blätter ebenfalls einen deutlichen, wenn auch nicht so extremen Abfall ihrer Pigmentmengen. In Abb. 2 sind die Verhältnisse der eben genannten Genotypen graphisch dargestellt, wobei die Pigmentmengen der Mutanten in Prozent der jeweiligen Vergleichswerte entsprechender Blätter der Normalform angegeben sind. Bei den Mutanten 11A, 131, 312 und 372 sind für Chlorophylle und Carotinoide prinzipiell gleichartige Gradienten nachweisbar. Die Mutanten 449B und 971 zeigen hingegen den Abfall bei den Chlorophyllen in stark abgeschwächter Form, während er bei den Carotinoiden überhaupt nicht in Erscheinung tritt.

Die Gesetzmäßigkeiten der Beziehungen zwischen Pigmentmenge und Insertionshöhe des Blattes lassen sich noch deutlicher demonstrieren, wenn man nicht die Analysenergebnisse von Mutante und Normalform unmittelbar vergleicht, sondern den Pigmentgehalt der höher inserierten Blätter auf den Wert des jeweiligen untersten analysierten Blattes = 100% bezieht (Abb. 3). Wenn wir die Normalform nach Entfaltung von sechs Blättern in dieser Weise auswerten, so steigt der Pigmentgehalt zunächst an und erreicht beim 4. Blatt ein Maximum (Chloro-

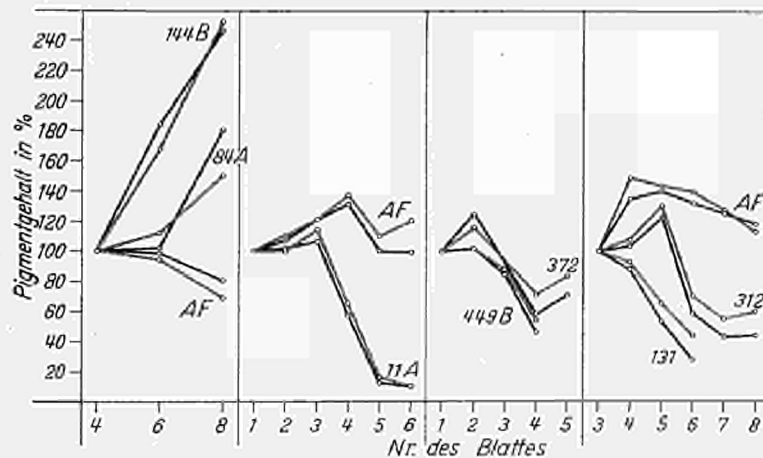


Abb. 3. Die Beziehungen zwischen Pigmentgehalt und Insertionshöhe der analysierten Blätter bei sieben Chlorophyllmutanten unseres Sortiments. Alle Daten sind Prozentwerte und sind auf die Daten des jeweiligen untersten analysierten Blattes der betreffenden Mutante = 100% bezogen. Linke Gruppe: *virescens*-Mutanten, rechte drei Gruppen: *lutescens*-Formen. Ausgezogene Kurven: Gesamtklorophyllgehalt; gestrichelte Kurven: Carotinoide (Erläuterung im Text)

phyll a + b = 121,2%, Carotinoide = 137,7% des Vergleichswertes des Primärblattes); anschließend sinkt er bis zur Größenordnung des Ausgangswertes ab. Die Ursachen dieser Verschiebung dürften vornehmlich in den unterschiedlichen Größen- und Differenzierungsverhältnissen der aufeinanderfolgenden Blätter zu suchen sein (vgl. EGLE 1960, p. 452, 453). Die Kurve der Mutante 11A zeigt für die unteren drei Blätter ebenfalls einen Anstieg, fällt dann jedoch steil ab, wobei die Werte des 5. und 6. Blattes nur noch in der Größenordnung von 10–15% des Wertes des Primärblattes liegen.

In analoger Weise sind in Abb. 3 die Gradienten für die Mutanten 131, 312, 372 und 449B dargestellt. Der schwächste Gradient ist bei 449B, der stärkste bei Nr. 11 realisiert; die restlichen Formen liegen in der Reihenfolge 372—312—131 zwischen diesen Extremen. Der Kurvenverlauf der in der Abbildung nicht enthaltenen dominanten Chlorophyllmutante 169 liegt zwischen den Kurven der Nummern 449B und 372. Es sei noch darauf hingewiesen, daß die Mutanten 312 und 971 außer

dem soeben dargelegten Gradienten noch eine unterschiedliche, fleckenartige Pigmentierung innerhalb der Fiedern aufweisen, die im einzelnen nicht analysiert worden ist. Den gleichen Effekt lernten wir bereits bei der *maculata*-Form 424 kennen. Bei den Mutanten 312 und 971 sind damit als Folge der Wirkung von Einzelgenen spezifische Chlorophylldefekte vereinigt, die normalerweise von zwei ganz verschiedenen Gengruppen hervorgerufen werden.

Die vireszenten Mutanten 84 A und 144 B sind im Gegensatz zu den bisher besprochenen Formen dadurch gekennzeichnet, daß sie in den frühen Stadien der Ontogenese einen sehr starken Chlorophylldefekt erkennen lassen, während sich der Pigmentgehalt der höher inserierten Blätter dem Kontrollwert nähert (Mutante 84 A) oder ihn sogar übersteigt (Mutante 144 B). Die Chlorophyllmengen des 4. Blattes dieser beiden Formen liegen in der Größenordnung von nur 40% des Vergleichswertes der Ausgangsform. Eine ganz entsprechende Korrelation ist für die Carotinoide feststellbar (Abb. 2). Bei der Mutante 402 tritt der gleiche Gradient in stark abgeschwächter Form in Erscheinung. Die Bildung unterschiedlicher Pigmentmengen in strenger Abhängigkeit vom Ablauf der Ontogenese wird noch deutlicher erkennbar, wenn wir die Pigmentmengen der höher inserierten Blätter wiederum auf den Wert der unteren Blätter beziehen (Abb. 3, links). Beim Vergleich des 4. und 8. Blattes der Mutante 144 B z. B. liegt die Zunahme des Pigmentgehaltes in der Größenordnung von 150%.

### *3. Die Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt, Substanzproduktion und Fertilität der Mutanten*

Bei normalen Pflanzen ist Chlorophyll im Überschuß vorhanden (SEYBOLD und WEISSWEILER 1942, 1943); ein geringer, genetisch bedingter Chlorophyllmangel braucht sich also nicht nachteilig auf die physiologische Leistungsfähigkeit einer Mutante auszuwirken. Unterhalb eines bestimmten Schwellenwertes wird die Assimilationsleistung einer Chlorophyllmutante jedoch so absinken, daß gegenüber der Normalform eine Vitalitätsminderung erkennbar wird, die sich sowohl in einer Herabsetzung der Stoffproduktion als auch einer Fertilitätsminderung äußert. Die Höhe dieses Schwellenwertes läßt sich nicht sicher bestimmen, weil die direkte Beziehung zwischen Chlorophyllgehalt und physiologischer Leistungsfähigkeit durch die pleiotrope Wirkung der Mehrzahl aller mutierten Gene in vielfältiger Weise überlagert und gestört wird. Es ist daher nicht zu erwarten, daß die eben formulierte Korrelation bei allen fertilen Chlorophyllmutanten unseres Sortimentes in Erscheinung tritt, bei einem Teil des analysierten Materials sollte sie jedoch erkennbar werden.

Wir haben durch Wägungen zunächst festzustellen versucht, ob unmittelbare *Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt und Stoffproduktion*

bestehen. Hierzu wurden von 21 verschiedenen fertilen Chlorophyllmutanten unseres Sortimentes jeweils 20 normal entwickelte Individuen kurz vor Beginn der Samenabreife gewogen. Die Mittelwerte lagen zwischen 25 und 132% des Vergleichswertes der Ausgangsform und sind in Abb. 4 graphisch dargestellt. Eine positive Korrelation zwischen Chlorophyllgehalt und Substanzproduktion läßt sich zwar für die Mehrzahl der bearbeiteten Mutanten, nicht aber generell feststellen. Die Mutante 109A z. B. enthält nur die Hälfte der für unsere Kontrollpflanzen ermittelten Chlorophyllmengen, trotzdem lag ihr Frischgewicht im Sommer 1963 um etwa 30% über dem Mittelwert der Stammform. Eine exakte Beurteilung der Leistungsfähigkeit verschiedener Stämme ist zwar erst nach Berücksichtigung mehrjähriger Leistungsprüfungen möglich, es lassen sich aus unseren Befunden jedoch gewisse Rückschlüsse auf die Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt und Stoffproduktion ziehen. Wenn Mutanten mit einer auf die Hälfte reduzierten Pigmentmenge so hohe physiologische Potenzen entfalten können, muß der Chlorophyllüberschuß der Species *Pisum sativum* beträchtlich sein. Trotz ihrer guten Assimilationsleistung kann der eben genannten Form jedoch kein positiver Selektionswert zugeschrieben werden, weil sie eine reduzierte Fertilität aufweist. Ihr Samenertrag ist so gering, daß ihre unmittelbare Erhaltung über Saatgut homozygoter Pflanzen gerade noch gewährleistet ist.

Das Charakteristikum der eben besprochenen Mutationstypen besteht darin, daß trotz relativ geringer Chlorophyllmengen im Verlauf der Ontogenese hohe Frischgewichte erreicht werden. Im Gegensatz hierzu waren im Sommer 1963 bei den Mutanten 38C und 106B Pflanzengewichte von nur 25—40% der Vergleichswerte der Stammform feststellbar, obwohl die Chlorophyllmengen mit 92 bzw. 98% nahezu den Kontrollwert erreichten. Auch in diesen Fällen ist offenbar ein Teil des Stoffwechsels der Mutanten einschließlich des Chlorophyllhaushalts gestört, ohne daß es bisher möglich war, die Störungsquellen im einzelnen zu erfassen. Die geringfügige Reduzierung der Chlorophyllmengen ist hierbei fraglos der unbedeutendste genetische Effekt. Als Haupt-

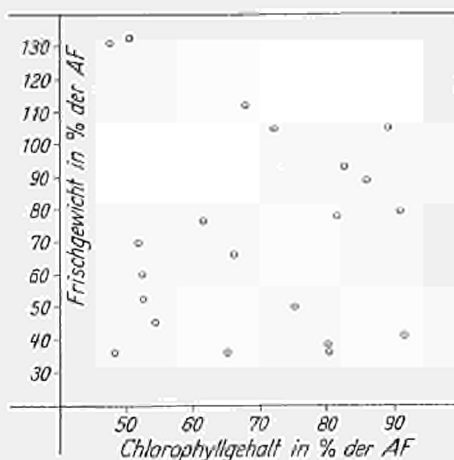


Abb. 4. Die Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt und dem Frischgewicht ausgewachsener Pflanzen bei 21 fertilen Chlorophyllmutanten unseres Sortimentes

wirkung ist vielmehr eine Störung anzunehmen, als deren Folge der hohe Chlorophyllgehalt der Mutanten physiologisch nur in geringem Maße ausgenutzt werden kann.

Wenden wir uns nunmehr den *Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt und Fertilität* unserer Mutanten zu. Hierbei muß zunächst prinzipiell festgestellt werden, daß auf diesen beiden Sektoren zwei ganz getrennte Gen-Gruppen des Genoms mit einer sehr großen Anzahl verschiedener Gene wirksam werden, zwischen denen keine Korrelationen bestehen. Unser Sortiment enthält mehr als 80 normalgrüne

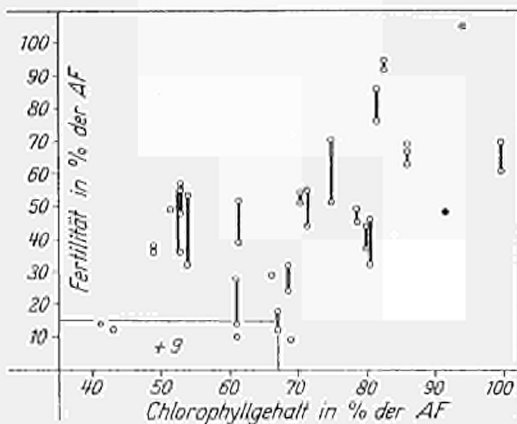


Abb. 5. Die Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt und Fertilitätsgrad bei 35 Chlorophyllmutanten unseres Sortiments

Mutanten mit einer graduell abgestuften Reduzierung der Fertilitätsverhältnisse, die auf meiotische Unregelmäßigkeiten zurückzuführen ist (GOTTSCHALK und JAHN 1964). Die Bearbeitung unserer Chlorophyllmutanten deutet jedoch darauf hin, daß innerhalb dieser Gruppe gewisse Korrelationen zwischen Chlorophyllmenge und Samenproduktion bestehen, ohne daß der meiotische Stadienablauf in diesem Zusammenhang eine Rolle spielt.

In Abb. 5 sind die Beziehungen zwischen diesen beiden Kriterien für 35 Chlorophyllmutanten graphisch dargestellt. Den Fertilitätsbestimmungen liegen zumeist zweijährige Ertragsbestimmungen zugrunde, wobei die Anzahl der berücksichtigten Pflanzen zwischen 30 und 400 je Genotypus variierte. Die Samenerträge sind auf der Ordinate als Prozentwerte angegeben, bezogen auf die Leistung der Ausgangsform = 100%. Die Abszisse enthält die Summe von Chlorophyll a + b, wiederum auf den Vergleichswert der Stammform = 100% bezogen. Wegen der großen Schwankungen der Individuenzahlen haben wir darauf verzichtet, den Regressionskoeffizienten für das in Abb. 5 dargestellte Material zu errechnen. Aus der Verteilung der Koordinationspunkte läßt sich jedoch zumindest der Trend ablesen, daß die Samenproduktion bei vielen Mutanten mit zunehmendem Chlorophyllgehalt ansteigt. Die Korrelation würde noch deutlicher in Erscheinung treten, wenn es möglich wäre, die genauen Werte einer Gruppe schwach fertiler Chlorophyllmutanten zu berücksichtigen. Infolge der geringen Samenproduktion konnten bei diesen Formen keine zuverlässigen Ertragsbestimmungen durchgeführt werden. Der Fertilitätsgrad von neun in



ihren Pigmentverhältnissen analysierten Mutanten dieser Gruppe lag in der Größenordnung von 5—15%, ihr Chlorophyllgehalt zwischen 12 und 67% des Vergleichswertes der Stammform. Die in Abb. 5 dargestellte Punktwolke würde also im linken unteren Teil im Bereich des eingezeichneten Rechtecks noch eine beträchtliche Verdichtung erfahren.

Die chlorophyllärmste fertile Form unseres Sortimentes ist die zierliche, gestauchte Mutante 150 A. Diese ganz hellgrüne Form ist trotz einer Chlorophyllmenge von nur 12,2% des Kontrollwerts in der Lage, die für unsere Ausgangsform typische Anzahl von 20—21 Internodien zu erreichen, häufig sogar zu überschreiten; außerdem bildet sie einige wenige Samen aus. Die Ausbildung verkürzter Internodien ist nicht als Folge des geringen Pigmentgehalts, sondern als hiervon unabhängige Teilwirkung der pleiotropen Gesamtwirkung des mutierten Gens aufzufassen. Die Mutanten dürften mit einigen Genotypen von *Capsella* (CORRENS 1919) und *Hordeum* (DEMEREK 1936) vergleichbar sein, die trotz eines Chlorophyllgehalts von nur 10% noch den Übergang in die generative Phase erreichten. Es ist anzunehmen, daß dieser Wert für die Mehrzahl aller Objekte als Minimum anzusehen ist.

Bei den im rechten oberen Teil der Abb. 5 angegebenen Mutanten handelt es sich um Gene mit einem sehr schmalen Wirkungsspektrum. Einige dieser Formen weisen bei völlig normalem Sproßaufbau einen so geringen Chlorophylldefekt auf, daß sie in spaltenden Familien kaum erkannt werden können (etwa Nr. 58 C); erst bei Aufzucht homozygoter Bestände tritt der Effekt deutlicher in Erscheinung. Bei anderen Mutanten dieser Gruppe ist der Chlorophyllmangel erst unmittelbar vor Eintritt in die Blühperiode an den Blättern der unteren Stengelhälfte erkennbar, während die oberen Blätter morphologisch nicht von der Stammform unterscheidbar sind. Die Mutanten weisen also einen stark abgeschwächten vireszenten Charakter auf (38 C, 486 A, 1187). Bei anderen Formen schließlich wird eine Überlagerung der Korrelation zwischen Chlorophyllgehalt und Fertilitätsgrad durch fertilitätsmindernde Nebenwirkungen des pleiotropen Gens erkennbar. So liegt der Chlorophyllgehalt der Mutante 1106 bei 73,2% des Kontrollwerts, es ist folglich eine gute Assimilationsleistung zu erwarten. Die Pflanzen zeigen jedoch eine sehr geringe Wachstumsgeschwindigkeit und bilden bis zum Ende ihrer Ontogenese nur 14—16 stark gestauchte Internodien (Ausgangsform 19—22 Internodien). Als mittlere Internodienlänge wurden 1,6 cm gegenüber einem Kontrollwert von 4,5 cm errechnet. Der Fertilitätsgrad lag nach Berücksichtigung von 52 Pflanzen bei nur 9%. Die geringe Samenproduktion ist bei dieser Mutante weder auf die eben erwähnten physiologischen Anomalien noch auf genetisch bedingte Störungen der Meiosis zurückzuführen, sie ist vielmehr im wesentlichen im Bau der Antheren begründet: zu einem Zeitpunkt, in dem die Narben

normaler Blüten dicht mit Pollen belegt sind, läßt sich bei der Mutante nur eine äußerst unvollkommene Bestäubung feststellen. Offenbar wird durch eine Teilwirkung des mutierten Gens eine Störung im Aufreißmechanismus der Theken bewirkt. Eine unmittelbare Beeinträchtigung der Pollen- und Eizellenfertilität war nicht zu beobachten.

Wie kompliziert die Beziehungen zwischen Gen, Chlorophyllbildung und Fertilität sein können, geht aus dem Verhalten der Mutante 227 A hervor. Die Pflanzen zeigen bei Freilandaufzucht einen sehr starken Chlorophylldefekt und sterben regelmäßig vor Eintritt in die generative Phase ab. Sie wurden daher jahrelang als Letalmutanten betrachtet. Der Grad des Chlorophylldefekts erwies sich später jedoch als lichtabhängig: Bei diffusem Licht im Gewächshaus wird genügend Chlorophyll für die Weiterführung der Ontogenese gebildet, und die Pflanzen blühen reichlich. Es kommt jedoch keine Samenbildung zustande, weil die Organismen infolge eines Defekts in der Meiosis steril sind. Das mutierte Gen ist also zunächst für einen lichtabhängigen Chlorophylldefekt verantwortlich, mit dem normalerweise Letalität verknüpft ist. Es greift jedoch außerdem noch in den Stadienablauf der Meiosis ein und verursacht Sterilität. Die zweite Teilwirkung der pleiotropen Gesamtwirkung (bzw. der Defizienz, falls die Anomalien der Mutante auf einen Chromosomenstückverlust zurückzuführen sein sollten) kann aber erst erfaßt werden, wenn die Schädigung der Chlorophyllsynthese durch die Wahl geeigneter Umweltbedingungen ausgeschaltet worden ist.

#### 4. Die Spaltungen der fertilen und sterilen Chlorophyllmutanten

Die Spaltungen von 39 fertilen bzw. sterilen Chlorophyllmutanten unseres Sortimentes sind in Tabelle 3 zusammengestellt; die restlichen in der vorliegenden Arbeit behandelten Formen sind bisher nur in homozygoten Reinbeständen angebaut worden. In nur 18 Fällen liegen die Spaltungszahlen nach Berücksichtigung des  $\chi^2$ -Tests noch im Fehlerbereich der 3:1-Spaltung; bei den übrigen 21 Mutanten ist ein unterschiedlich hohes Rezessivendefizit nachweisbar. Die Werte der Mutanten 20 C, 168 und 1206 A nähern sich nach Auswertung eines großen Zahlenmaterials den Erwartungswerten der 15:1-Spaltung; es besteht jedoch kein Zweifel, daß es sich hierbei um stark gestörte monomere Erbgänge handelt. Die Gesamtspaltung der fertilen und sterilen Chlorophyllmutanten beträgt nach Berücksichtigung von 679 spaltenden Familien 15853 normal:3467 mutiert, das entspricht einem Mutantenanteil von 17,9%. Es liegen in dieser Beziehung folglich ganz analoge Verhältnisse wie bei den letalen Chlorophyllmutanten unseres Sortimentes vor (vgl. Tabelle 3 des I. Teils der vorliegenden Arbeit). Die schwach fertile Mutante 169 zeigte eine Spaltung von 75 normal:193 chlorophylldefekt und erwies sich damit als eine der sehr seltenen *dominanten* Chloro-

Tabelle 3. Die Spaltungsverhältnisse von 39 fertilen und sterilen Chlorophyllmutanten unseres Sortiments in der  $X_3$ - $X_7$ -Generation

Nr. der Mutante	Normal	Mutiert	Gesamtzahl	Anzahl der Familien	Mutantenanteil in %	Grad der Übereinstimmung mit der 3:1-Spaltung <sup>2</sup>
3	235	36	271	14	13,3	+++
7 A	165	40	205	11	19,5	—
19 C	32	4	36	3	11,1	—
20 C	204	20	224	8	8,9	+++
38 C	117	22	139	7	15,8	+
84 A	3752	913	4665	112	19,6	+++
104 A	519	134	653	28	20,5	++
105	460	104	564	14	18,4	+++
130 A	229	34	263	13	12,9	+++
131	50	13	63	6	20,6	—
137	223	78	301	10	25,9	—
138	101	12	113	7	10,6	+++
139 A	513	128	641	28	20,0	++
144 B	65	5	70	3	7,1	+++
145 A	149	26	175	9	14,9	++
150 A	261	42	303	14	13,9	+++
165 A	37	7	44	3	15,9	—
168	731	72	803	32	9,0	+++
178	737	220	957	31	23,0	—
191	706	222	928	38	23,9	—
198 D	54	16	70	6	22,9	—
198 E	299	99	398	14	24,9	(—)
214 A	392	65	457	21	14,2	+++
227 A	330	74	404	15	18,3	++
235 B	31	17	48	2	35,4	—
241 A	1378	339	1717	54	19,7	+++
333	145	46	191	13	24,1	—
372	183	44	227	6	19,4	—
402	130	26	156	13	16,7	+
424 B	88	38	126	7	30,2	—
429	35	12	47	4	25,5	—
440 E	158	32	190	8	16,8	++
445 B	14	4	18	3	22,2	—
449 B	120	42	162	9	25,9	—
486 A	53	12	65	6	18,5	—
971 <sup>1</sup>	434	85	519	6	16,4	+++
1106	1006	203	1209	40	16,8	+++
1206 A	1717	181	1898	61	9,5	+++
Summe	15853	3467	19320	679	17,9	+++
169	75	193	268	10	72,0	—

<sup>1</sup> Aus Kreuzung mit den Linien 78 und 578, die mir Herr Professor Dr. LAMPRECHT für Genlokalisationsstudien freundlicherweise zur Verfügung stellte.

<sup>2</sup> Es bedeuten: — Abweichung nicht signifikant; (—) Abweichung signifikant,  $0,95 < P < 0,99$ ; + Abweichung signifikant,  $0,05 > P > 0,01$ ; ++ Abweichung signifikant,  $0,01 > P > 0,001$ ; +++ Abweichung signifikant,  $P < 0,001$ .

phyllmutanten. Nach Anwendung des Homogenitätstests konnten wir mit Ausnahme der Mutante 38C für alle Formen Homogenität des jeweiligen Materials feststellen. Die Ursachen der Inhomogenität der sieben spaltenden Familien der Mutante 38C sind nicht bekannt.

### C. Diskussion

#### 1. Die Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt und physiologischer Leistungsfähigkeit des Organismus

Im empirischen Teil der vorliegenden Arbeit wurde dargelegt, daß zumindest für einen Teil unseres Materials eine unmittelbare Korrelation zwischen Chlorophyllgehalt und Samenproduktion angenommen werden kann, daß die Fertilität also unterhalb eines bestimmten Chlorophyll-Schwellenwertes absinkt, ohne daß hierfür meiotische Störungen verantwortlich sind. Es ist schwierig, die Höhe dieses Schwellenwertes zuverlässig anzugeben, weil die obige Korrelation häufig durch cytologische oder sekundäre physiologische Störungen, die gleichfalls genetisch bedingt sind, überlagert wird. Aus der Literatur lassen sich einige Befunde zitieren, mit deren Hilfe man zunächst die Mindestmengen von Chlorophyll angeben kann, die zur Durchführung einer annähernd normalen Ontogenese benötigt werden. So beschrieb CORRENS (1919) eine Mutante von *Capsella*, die mit einem Zehntel der normalen Chlorophyllmenge langsames Wachstum erkennen ließ. Einer von DEMEREC (1935) bearbeiteten *Hordeum*-Mutante sowie unserer Mutante 150A müssen wir insofern höhere physiologische Potenzen zuerkennen, als sie mit einem Chlorophyllgehalt von 10 bzw. 12% des Kontrollwerts bereits in der Lage sind, ihre Ontogenese bis zur Ausbildung keimfähiger Samen durchzuführen. Ob diese Genotypen nun tatsächlich an der untersten Schwelle der Autotrophie überhaupt stehen, wird sich erst nach Bearbeitung eines wesentlich umfangreicheren Materials entscheiden lassen. Auf jeden Fall kann der Wert von 10% nicht weit vom „realen“ Schwellenwert entfernt liegen. Für *Arabidopsis* setzt RÖBBELEN (1957a) das Minimum bei 30% Chlorophyll an; eine Revision scheint uns aber nach Prüfung weiterer Mutanten auch bei diesem Objekt durchaus möglich.

Schwieriger ist die Frage zu beantworten, mit welcher Mindestmenge an Chlorophyll eine Ontogenese realisiert werden kann, die sich sowohl im Hinblick auf die photosynthetische Leistungsfähigkeit als auch die Samenproduktion nicht nennenswert von normalgrünen Formen unterscheidet. Es liegen hierüber zwar vereinzelt Befunde vor, die Autoren sind jedoch von ganz unterschiedlichen Bezugssystemen ausgegangen. Schon DRAUTZ (1935) und FLEISCHER (1935) haben den Standpunkt vertreten, daß zwischen Chlorophyllmenge einerseits und Photosynthese bzw. Wachstumsleistung andererseits gewisse quantitative Beziehungen bestehen, wenn man auch keine streng lineare Proportionalität annehmen kann. Wir haben diese Beziehung an unserem Material zwar nicht nachweisen können, zweifeln aber nicht daran, daß sie prinzipiell existiert.

Offenbar wird sie bei vielen Chlorophyllmutanten durch sekundäre Störungen überdeckt, so daß sie bei Berücksichtigung von nur 20 Genotypen nicht klar in Erscheinung tritt. Nach Untersuchungen von MICHAEL (1954) zeigen chlorophylldefekte *aurea*-Formen bestimmter Gehölze mit 45% Chlorophyll keinen Abfall ihrer Assimilationsleistung. Noch aufschlußreicher sind in dieser Beziehung die Befunde von WHITAKER (1952) an einer Mutante von *Cucurbita*, die bei einem Chlorophyllgehalt von nur 40% keinen Abfall der Wachstumsleistung und Samenproduktion erkennen ließ. Unser *Pisum*-Sortiment enthält Mutanten, die mit Chlorophyllmengen von 50% des Kontrollwerts Frischgewichte aufweisen, die weit über den Vergleichswerten der Ausgangsform lagen; annähernd normale Fertilitätsverhältnisse wurden jedoch erst von Mutanten mit etwa 80% des üblichen Chlorophyllgehalts erreicht. Es besteht kein Zweifel, daß der Schwellenwert auch für *Pisum* wesentlich niedriger angesetzt werden muß, die entsprechenden Mutanten sind jedoch noch nicht aufgetreten.

Wenn wir also die bisherigen Befunde zusammenfassen, so lassen sich über die Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt und physiologischer Leistungsfähigkeit des Organismus folgende begründete Aussagen machen: mit Chlorophyllmengen von 1,6% des Vergleichswertes normalgrüner Formen ist der Organismus existenzfähig, es findet jedoch kein Wachstum statt (RÖBBELEN [1957a], *Arabidopsis*). Chlorophyllmengen von 10% ermöglichen bereits die Durchführung einer vollständigen Ontogenese bis zur Samenreife; der Fertilitätsgrad derartiger Formen ist jedoch sehr gering (DEMEREK [1935], *Hordeum*; Mutante 150A von *Pisum*). Mit 40% Chlorophyll ist nicht nur eine völlig normale Stoffproduktion, sondern auch volle Fertilität möglich (WHITAKER [1952], *Cucurbita*); wir möchten jedoch annehmen, daß sich hierfür noch Mutanten mit geringerem Pigmentgehalt finden werden.

Wir sind bei unseren bisherigen Überlegungen stets vom Gesamtchlorophyll ausgegangen. Es muß in diesem Zusammenhang noch darauf hingewiesen werden, daß die beiden Chlorophyllkomponenten wahrscheinlich von unterschiedlicher Bedeutung für die photosynthetische Leistungsfähigkeit des Organismus sind. Kürzlich hat EGGLE (1960) die bereits von SEYBOLD (1940, 1941) postulierte Vorstellung über funktionelle Verschiedenheiten der beiden Komponenten bei der Photosynthese erneut diskutiert. Die Befunde an bestimmten Mutanten, die entweder das Chlorophyll b nur stark verzögert (SCHWARTZ 1949) oder gar nicht bilden können (HIGHKIN 1950), sind hierbei von besonderem Interesse. So ist die dominante Letalmutante L10 von *Arabidopsis*, der das Chlorophyll b fehlt, nicht in der Lage, Zucker zu Stärke zu polymerisieren (RÖBBELEN 1957b).

In unseren Versuchen sind vier fertile Mutanten aufgetreten, bei denen kein Chlorophyll b nachgewiesen werden konnte. Ihr Fertilitätsgrad ist mit 10—40% des Kontrollwerts zwar gering, das Frischgewicht der Mutante 165A lag jedoch deutlich über dem Vergleichswert der Ausgangsform, obwohl die Gesamtchlorophyllmenge nur 50% des Kontrollwertes betrug. Es besteht also kein Zweifel, daß mit der Hälfte des normalen Chlorophyllgehaltes auch dann noch eine hohe assimilatorische Leistungsfähigkeit erreicht werden kann, wenn dem Organismus nur Chlorophyll a zur Verfügung steht. Bei bestimmten Mutanten höherer Pflanzen scheint die gelbgrüne Komponente folglich zur Durchführung der Photosynthese entbehrlich zu sein. Zu ähnlichen Schlußfolgerungen gelangt man, wenn man die physiologische Leistungsfähigkeit derjenigen Mutanten betrachtet, die zwar Chlorophyll b enthalten, aber in so geringen Mengen, daß der Quotient a : b stark zugunsten von a verschoben ist (Maximalwert 9,84 bei der Mutante 137 unseres Sortiments). Das Problem der Stärkebildung der chlorophyll b-freien oder -armen Mutanten ist Gegenstand weiterer Untersuchungen (MÜLLER 1964).

Im empirischen Teil der vorliegenden Arbeit sowie in der Diskussion wurde wiederholt darauf hingewiesen, daß bei bestimmten Chlorophyllmutanten im Hinblick auf den Selektionswert positive und negative Eigenschaften vereinigt sind. Es wird hier ein Prinzip erkennbar, das für die Mehrzahl aller Mutanten unseres Sortiments charakteristisch und auf das engste mit einem der Kernprobleme der experimentellen Mutationsforschung verknüpft ist. Wir wissen noch immer nicht, ob die häufig recht vielfältigen Anomalien einer Mutante der Wirkung eines mutierten Einzelgens oder einer kleinen Defizienz zuzuschreiben sind. STADLER und ROMAN (1948) lehnen die Vorstellung, durch ionisierende Strahlen entstehenden Punktmutationen, grundsätzlich ab; sie vertreten den Standpunkt, daß alle Mutationsvorgänge mit kleinsten Veränderungen der Chromosomenstruktur verbunden sind. Demgegenüber wurden nach Bestrahlung von Mutanten vereinzelt Rückmutationen zum Ausgangszustand beobachtet, die sich kaum mit der Auffassung der eben genannten Autoren vereinbaren lassen (vgl. die Befunde von MÜLLER und OSTER [1957] an *Drosophila*). Es wird heute allgemein der Standpunkt vertreten, daß als Ursachen von monofaktoriell spaltenden Mutationen sowohl Punktmutationen als auch kleinste Chromosomenaberrationen anzunehmen sind, wobei kein prinzipieller Unterschied zwischen „Genmutationen“ im herkömmlichen Sinne und „Letalfaktoren“ im Sinne von HADORN (1955) besteht. Bei *Drosophila* sind die unterschiedlichen Mutationsursachen cytogenetisch gegeneinander abgrenzbar (WARD und ALEXANDER 1957 u. a.), bei höheren Pflanzen hingegen besteht diese Möglichkeit nicht. Wir können also nicht entscheiden, ob der Chlorophyllmangel der Mutante 109A und die starke Reduzierung ihrer Fertilität auf den pleiotropen Effekt eines mutierten Einzelgens oder auf den Ausfall zweier benachbarter Gene infolge eines Chromosomenstückverlusts zurückzuführen ist. Entscheidend für die Beurteilung dieser und mancher anderen Mutanten ist jedoch die Tatsache, daß eine genetisch bedingte Anomalie auf dem Chlorophyllsektor zwar die physiologische Leistungsfähigkeit der Mutante nicht zu beeinträchtigen braucht, daß die betreffende Form aber trotzdem keinen positiven Selektionswert im evolutionistischen Sinne aufweist, weil eine zweite genetisch bedingte Anomalie — etwa die Beeinträchtigung der Fertilität — ihren Selektionswert entscheidend herabsetzt.

## 2. Die Beziehungen zwischen Genom und Pigmentgehalt

Der große Reichtum von Chlorophyllmutanten in den Sortimenten günstiger Versuchsobjekte hat zu interessanten Einblicken in die Vielgestaltigkeit der Beziehungen geführt, die zwischen der Zusammensetzung des Genoms und dem Pigmenthaushalt der Pflanze bestehen. Zunächst können wir mit Berechtigung annehmen, daß ein sehr großer Teil der Gene eines jeden Genoms direkt oder indirekt in die Physiologie der Pigmente eingreift. Die Mehrzahl dieser Gene hat im mutierten Zustand eine Herabsetzung der Pigmentmengen zur Folge, die sich entweder gleichartig oder recht unterschiedlich auf die Chlorophylle und Carotinoide auswirken kann. Es kommt auf diese Weise häufig nicht nur eine starke Verschiebung des gegenseitigen Mengenverhältnisses von Chlorophyll a:b zustande, es kann vielmehr die Synthese der gelbgrünen Komponente völlig unterbleiben. Eine weitere Gengruppe läßt bestimmte Korrelationen zwischen Pigmentgehalt und dem Ablauf der Ontogenese erkennen, die in Form spezifischer Gradienten im Chlorophyllgehalt in Erscheinung treten. Die Wirkung derartiger Gene macht sich entweder bereits innerhalb der Fieder bzw. des Blattes oder erst innerhalb der Blattfolge am Stengel bemerkbar. Andere Gene entfalten ihre für den Pigmenthaushalt negative Wirkung nur in Abhängigkeit von bestimmten Außenfaktoren, wobei Licht und Temperatur zwar die wesentlichsten, nicht aber die allein wirksamen Faktoren darstellen. Schließlich ist noch jene große Gruppe von Genen zu nennen, die einen Stoffwechselblock verursacht, der zu einem völligen Zusammenbruch der Photosynthese und damit zur Letalität führt.

Die Kompliziertheit der Beziehungen zwischen der Zusammensetzung des Genoms und der physiologischen, speziell der assimilatorischen Leistungsfähigkeit des Organismus wird aber erst dann deutlich, wenn man berücksichtigt, daß der größte Teil der Gene der eben genannten Gruppen eine pleiotrope Wirksamkeit entfaltet, die weit über den Rahmen der Pigmentphysiologie hinausgeht. Ohne auf Einzelheiten einzugehen, sei erwähnt, daß diese Gene neben dem Chlorophylldefekt noch vielfältige andere physiologische und morphogenetische Anomalien verursachen, daß meiotische Störungen und damit volle Sterilität ebenso in ihrem Wirkungsbereich liegen können wie geotropische Umstimmungen. Die für den Pigmenthaushalt negative Wirkung ist im allgemeinen an den rezessiven Zustand der eben genannten Gene gebunden, nur in sehr wenigen Fällen wird der Chlorophylldefekt durch dominante Gene verursacht. Dies bedeutet, daß eine sehr große Anzahl spezifischer Gene des Genoms einer jeden Species in *dominanter*, einige wenige Gene jedoch in *rezessiver* Form vorliegen müssen, wenn die normale Grünfärbung und damit die volle assimilatorische Leistungsfähigkeit des Organismus gewährleistet sein soll.

### Zusammenfassung

Es wurden die Chloroplasten-Farbstoffe von 48 fertilen und vier sterilen röntgeninduzierten Mutanten von *Pisum sativum* analysiert. Hierbei wurden folgende Ergebnisse erhalten:

1. Nach Untersuchungen von 52 Mutanten lag die Gesamt-Chlorophyllmenge im Bereich von 12—107% des Vergleichswertes der Ausgangsform. Das gegenseitige Mengenverhältnis von Chlorophyll a:b variierte zwischen 2,8 und 9,8. Bei vier Mutanten unseres Sortimentes konnte kein Chlorophyll b nachgewiesen werden.

2. Bei zehn Mutanten sind im Hinblick auf den Pigmentgehalt Gradienten vorhanden. Die gesetzmäßigen Schwankungen der Pigmentmengen können sowohl innerhalb der Fiedern oder beim Vergleich von Fiedern und Nebenblättern als auch innerhalb der Blattfolge am Stengel in Erscheinung treten. Bei einigen Mutanten sinkt die Chlorophyllmenge der oberen Blätter auf 30% des Vergleichswertes der unteren Blätter ab, bei anderen Genotypen steigt sie auf 250% an.

3. In Ertragsbestimmungen wurde generell festgestellt, daß die Fertilität mit fallendem Chlorophyllgehalt absinkt. Die Mutante 150A mit nur 12% der normalen Chlorophyllmenge ist noch zur Durchführung einer annähernd normalen Ontogenese bis zur Samenbildung befähigt. Zwischen Chlorophyllgehalt und Frischgewicht konnte keine klare Korrelation gefunden werden.

Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung des „Bundesministeriums für wissenschaftliche Forschung“ und der „Association Euratom-Ital“ in Wageningen durchgeführt. Unser besonderer Dank gilt wiederum dem Direktor des Instituts für landwirtschaftliche Botanik, Herrn Professor Dr. H. ULLRICH, für die großzügige Förderung unserer Arbeiten.

### Literatur

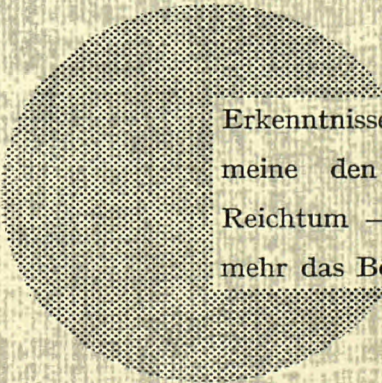
- BLIXT, S.: Quantitative studies of induced mutations in peas. V. Chlorophyll mutations. *Agri. Hort. Genet.* **19**, 402—447 (1961).
- CORRENS, C.: Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. I. S.-B. preuß. Akad. Wiss. Berlin **34**, 585—610 (1919).
- DEMEREK, M.: Behaviour of chlorophyll in inheritance. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* **3**, 80—86 (1935).
- DRAUTZ, R.: Über die Wirkung äußerer und innerer Faktoren bei der Kohlensäure-Assimilation. *Jb. wiss. Bot.* **82**, 171—232 (1935).
- EGLE, K.: Menge und Verhältnisse der Pigmente. In: W. RUHLAND, *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. V/1, S. 444—496. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1960.
- FLEISCHER, W. E.: The relation between chlorophyll content and rate of photosynthesis. *J. gen. Physiol.* **18**, 573—597 (1935).
- GOTTSCHALK, W.: Eine Gruppe pleiotroper Gene mit weitgehend übereinstimmenden Wirkungsspektren. Ein neuer Fall von Polymerie bei *Pisum*. *Radiat. Bot.* (im Druck) (1964).
- , u. A. JAHN: Cytogenetische Untersuchungen an desynaptischen und männlichsterilen Mutanten von *Pisum*. *Chromosoma (Berl.)* (im Druck) (1964).



- GOTTSCHALK, W., u. F. MÜLLER: Quantitative Pigmentuntersuchungen an strahleninduzierten Chlorophyllmutanten von *Pisum sativum*. I. Die Letalmutanten. *Planta* (Berl.) **61**, 259—282 (1964).
- GUSTAFSSON, Å.: The mutation system of the chlorophyll apparatus. *Lunds Univ. Arsskr.*, N.F. **36**, 1—40 (1940).
- HADORN, E.: Letalfaktoren. Stuttgart 1955.
- HIGHKIN, H. R.: Chlorophyll studies in barley mutants. *Plant Physiol.* **25**, 294—306 (1950).
- MICHAEL, K.: Untersuchungen über die photosynthetische Leistung gelbblättriger Gehölze. *Flora* (Jena) **141**, 389—431 (1954).
- MÜLLER, F.: Untersuchungen über Chloroplastenfarbstoffe und Assimilationsstärke chlorophyll b-freier röntgeninduzierter Mutanten von *Pisum sativum*. *Planta* (Berl.) (im Druck) (1964).
- MULLER, H. J., and I. I. OSTER: Principles of back mutation as observed in *Drosophila* and other organisms. In: HEVESY, FORSSBERG und ABBATT, *Advanc. Radiobiol.* Edinb. 407—415 (1957).
- NYBOM, N.: The pigment characteristics of chlorophyll mutations in barley. *Hereditas* (Lund) **41**, 483—498 (1955).
- RÖBBELEN, G.: Untersuchungen an strahleninduzierten Blattfarbmutanten von *Arabidopsis thaliana* (L). *Heynh. Z. indukt. Abstamm. u. Vererb.-Lehre* **88**, 189—252 (1957a).
- Eine Blattfarbmutante ohne Chlorophyll b von *Arabidopsis thaliana* (L). *Heynh. Naturwissenschaften* **44**, 288—289 (1957b).
- SCHWARTZ, D.: The chlorophyll mutants of maize. *Bot. Gaz.* **111**, 123—130 (1949).
- SEYBOLD, A.: Zur Physiologie des Chlorophylls. S.-B. Heidelberg. *Akad. Wiss., math.-nat. Kl.* **8**, 1—20 (1940).
- Über die physiologische Bedeutung der Chlorophyllkomponenten a und b. *Bot. Arch.* **42**, 254—288 (1941).
- , u. A. WEISSWEILER: Spektrometrische Messungen an grünen Pflanzen und an Chlorophyll-Lösungen. *Bot. Arch.* **43**, 252—290 (1942).
- Weitere spektrometrische Messungen an Laubblättern und an Chlorophyll-Lösungen sowie an Meeresalgen. *Bot. Arch.* **44**, 102—153 (1943).
- STADLER, L. J., and H. ROMAN: The effect of X-rays upon mutation of the gene A in maize. *Genetics* **33**, 273—303 (1948).
- WARD, C. L., and M. L. ALEXANDER: Cytological analysis of x-ray-induced mutations at eight specific loci in the third chromosome of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **42**, 42—54 (1957).
- WHITAKER, T. W.: Genetic and chlorophyll studies of a yellow-green mutant in muskmelon. *Plant Physiol.* **27**, 263—268 (1952).

Professor Dr. WERNER GOTTSCHALK,  
 Dr. FRANZ MÜLLER,  
 Institut für landwirtschaftliche Botanik der Universität,  
 53 Bonn, Meckenheimer Allee 176

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A.G., Würzburg



Erkenntnisse verbreiten ist soviel wie Wohlstand verbreiten — ich meine den allgemeinen Wohlstand, nicht den individuellen Reichtum — denn mit dem Wohlstand verschwindet mehr und mehr das Böse, das uns aus dunkler Zeit vererbt ist.

Alfred Nobel

CDNB00947DEC