

(Aus dem Institut für allgemeine Botanik, Hamburg.)

Ergebnisse der Forschungen über Genmutationen.

Von **Eckhard Kuhn.**

I. Einleitung.

Die Mutationsforschung hat sich in den letzten Jahren, etwa 1928 beginnend mit dem von dem amerikanischen Forscher MULLER erbrachten Nachweis einer experimentellen Mutationslösung durch Röntgenstrahlen, zu einer besonderen, nach Breite und Tiefe gleich fruchtbaren Arbeitsrichtung der Vererbungswissenschaft entwickelt. Im folgenden soll versucht werden, einen kurzen Überblick über ihre Ergebnisse und Probleme zu geben.

Als Mutation bezeichnen wir heute jede Änderung des Erbgutes oder Idiotypus, ohne Rücksicht auf das Ausmaß des entstandenen Unterschiedes. Die durch den Vorgang der Mutation entstehenden, abgeänderten Individuen werden Mutanten genannt.

Die am besten bekannte Komponente des Idiotypus¹ ist der Genotypus, die Gesamtheit der Erbfaktoren oder *Gene*, die nach den MENDELSchen Gesetzen verteilt werden. Die Gene liegen linear angeordnet und in ganz bestimmter Reihenfolge in den *Chromosomen*. Jedem Organismus kommt nun eine bestimmte Zahl qualitativ verschiedener Chromosomen zu, einen solchen Chromosomensatz mit den in ihm enthaltenen Genen nennen wir *Genom*. Bei diploiden Organismen ist jeder Chromosomensatz doppelt vorhanden, je einer stammt vom Vater und von der Mutter. Je nach der Einheit, die von der Mutation betroffen wird, kann man also zwischen Gen-, Chromosomen- und Genommutationen unterscheiden.

Unter einer *Genmutation* verstehen wir die Abänderung eines einzelnen Gens, wobei dieses in einen anderen Zustand, in ein anderes Allel, übergeht. Genmutationen sind also durch ihre monofaktorielle Mendelspaltung charakterisiert. Als *Chromosomenmutationen* bezeichnen wir Abänderungen in der Struktur der Chromosomen, denen wohl meist Chromosomenbrüche zugrunde liegen. Dabei wird entweder nur die Anordnung der Gene im Chromosom verändert, oder es werden Chromosomenteile und somit Gene vermehrt oder vermindert. Bei *Genommutationen* handelt es sich entweder um Ver-

änderung der Zahl der ganzen Chromosomensätze, also um Polyploidiemutationen oder um Vermehrung bzw. Verminderung einzelner ganzer Chromosomen, d. h. um Heteroploidiemutationen.

Wir beschränken uns im folgenden auf die monofaktoriell spaltenden Mutationen, weil über diese die umfangreichsten und am besten analysierten Versuchsergebnisse vorliegen, aus denen sich schon allgemeine Gesetzmäßigkeiten ableiten lassen. *Für die monofaktoriell spaltenden Mutationen kann zunächst gemäß der oben gegebenen Definition angenommen werden, daß es sich um Genmutationen handelt.*

II. Spontane Genmutabilität.

Wir wenden uns zunächst den spontanen, d. h. ohne erkennbare Ursachen entstehenden, Genmutationen zu. Einleitend soll auf die Methodik der Mutationsforschung ganz kurz eingegangen werden, dann betrachten wir die durch Genmutationen betroffenen Merkmale und schließlich Art und Zeitpunkt des Auftretens von Mutationen sowie die Mutationshäufigkeit und ihre Abhängigkeit von Außenfaktoren und Genen.

Es ist selbstverständlich, daß für Mutationsuntersuchungen in ihrer genetischen Konstitution gut bekannte und durch lange Inzucht homozygot gewordene Sippen verwendet werden müssen¹. Wenn das untersuchte Material genetisch nicht rein ist, kann nie mit Sicherheit behauptet werden, ob es sich bei einer neu auftretenden Form wirklich um eine Mutante oder nur um ein Herausspalten schon vorhandener Gene handelt. Demgemäß hat sich das Studium der Mutationsforschung auf einige wenige, günstige Objekte konzentriert. Bei Tieren sind es vor allem die Taufliege *Drosophila melanogaster* sowie einige weitere *Drosophila*-Arten, bei Pflanzen der Mais (*Zea Mays*) und das Löwenmäulchen (*Antirrhinum majus*). Wegen der bekannten großen zuchttechnischen und methodischen Vorzüge von *Drosophila* sind bei ihr die umfangreichsten und sichersten Ergebnisse gewonnen worden, die wir daher in erster Linie berücksichtigen müssen.

¹ Da die Mehrzahl der Mutationsarbeiten diese Voraussetzung erfüllt, ist die gelegentlich (z. B. von HERIBERT-NILSSON u. SIRKS) geäußerte Skepsis gegen die Mutationsforschung völlig unbegründet.

¹ Von der genetischen Bedeutung des Cytoplasmas und der Plastiden kann hier abgesehen werden.

1. Die durch Genmutation erzeugten Merkmale.

Durch Genmutation können *alle* Eigenschaften eines Organismus, von groben morphologischen Charakteren, wie etwa Form und Farbe, bis zu solchen, die mehr oder weniger tief in die physiologischen Vorgänge eingreifen, verändert werden.

Die meisten Mutationen bewirken eine *Herabsetzung der Lebensfähigkeit* unter den natürlichen Umweltbedingungen des betreffenden Organismus. Das gilt auch für solche Mutationen, die scheinbar nur irgendwelche Form- oder Farbcharaktere beeinflussen. Die Herabsetzung der Lebensfähigkeit kann nun bei vielen Mutationen so weit gehen, daß sie den Tod des Individuums auf irgendeinem Entwicklungsstadium bedingen. Wir sprechen dann von Letalmutationen. Im Versuch erfaßbar sind natürlich nur die recessiven Letalgene, die erst im homozygoten Zustand letal wirken. Es kann aber angenommen werden, daß auch dominante Letalfaktoren vorkommen.

Außer solchen regressiven Mutationen sind aber auch, allerdings nur selten, Mutationen beobachtet worden, die von Vorteil für den Organismus sind und eine Erhöhung der relativen Lebensfähigkeit bewirken. Die Seltenheit progressiver Mutationen ist leicht zu verstehen. Es leuchtet ein, daß im Laufe der Evolution infolge von Selektionsvorgängen nur diejenigen Mutationen erhalten blieben, welche die bestmögliche Anpassung des betreffenden Organismus an seine Umwelt bedingen. Daher wird nur eine geringe Wahrscheinlichkeit dafür bestehen, daß eine neu auftretende Mutation eine weitere Verbesserung bewirkt.

Sehr bemerkenswert ist weiter die Tatsache, daß der größte Teil der Mutationen Merkmale erzeugt, die sich gegenüber dem Ausgangszustand *recessiv* verhalten. Dominante Mutationen treten nach den bisherigen Beobachtungen sehr viel seltener auf. Eine allgemein angenommene Erklärung für diese auffallende Erscheinung hat sich bisher noch nicht finden lassen. Die von R. A. FISHER im Rahmen seiner Dominanztheorie entwickelte Vorstellung nimmt an, daß im Laufe der Evolution durch Selektionsvorgänge Modifikationsgene in den Genbestand aufgenommen worden sind, welche die Dominanz der — vorwiegend vitalitätsherabsetzenden — Mutationen abschwächen.

Schließlich hat sich gezeigt, daß Mutationen, die nur sehr *gerinfügige Unterschiede* hervor-

rufen (sog. „Kleinmutationen“ nach E. BAUR), sehr viel häufiger vorzukommen scheinen als sog. „große“.

2. Art des Auftretens der Genmutationen.

Bei diploiden Organismen betreffen Genmutationen in der Regel nur eines der beiden Allelen, an entsprechenden Stellen der homologen Chromosomen sitzenden Gene. Das mutierte Individuum enthält also die Mutation in der Regel im *heterozygoten Zustande*. Eine Mutation kann sich daher nur manifestieren, wenn sie dominant ist, oder wenn ihr als recessiver Mutation kein Allel im homologen Chromosom gegenüber steht. Wenn bei einem Individuum eine recessive Mutation aufgetreten ist, wird sich diese im allgemeinen nicht in der F_1 -Generation, sondern frühestens (bei Selbstbefruchtung) in der F_2 -Generation zeigen.

Bei *Antirrhinum* traten in ganz vereinzelt Fällen aber auch Mutanten auf, die von vornherein das mutierte Allel im homozygoten Zustand enthielten und daher sofort phänotypisch erkennbar waren (BAUR, STUBBE). Ähnliche Beobachtungen wurden neuerdings auch bei anderen Objekten gemacht. Da solche Fälle sehr selten sind, läßt sich zunächst nicht entscheiden, wie diese Erscheinung zu erklären ist. Wir können jedenfalls als Regel betrachten, daß Genmutationen unabhängig vom jeweiligen Allel auftreten.

3. Zeitpunkt der Entstehung von Genmutationen.

Die Frage nach dem Zeitpunkt der Entstehung von Genmutationen während der individuellen Entwicklung ist nicht leicht zu entscheiden. Mutationen können in allen Stadien der Entwicklung und in allen Zellen auftreten. Man unterscheidet zwischen generativen und somatischen Mutationen. Im ersten Falle sind die Gameten bzw. Gonen, im letzten vegetative Zellen des Ausgangsindividuum abgeändert. Somatische oder vegetative Mutationen („Knospenmutationen“) ergeben also Individuen, bei denen nur einzelne Organe oder Organteile den mutierten Faktor enthalten. Je später eine somatische Mutation im Laufe der Entwicklung auftritt, desto kleiner wird der mutierte Gewebebezirk sein. Die meisten erfaßbaren Mutationen sind solche, bei denen die Keimzellen abgeändert sind. Somatische Mutationen können im allgemeinen nur festgestellt werden, wenn sie sich — im Falle

der Dominanz oder bei Fehlen des normalen Allels in dem homologen Chromosom — unmittelbar auswirken.

Während früher die Auffassung vorherrschend war, daß Mutationen vorwiegend bei der Bildung der Keimzellen entstehen, muß heute angenommen werden, daß durchschnittlich die generative und somatische Mutabilität etwa gleich hoch ist. Wenn auch Mutationen prinzipiell in allen Stadien der Entwicklung auftreten können, so sprechen doch eine Reihe von Beobachtungen dafür, daß jedenfalls manche Gene bevorzugt in bestimmten Entwicklungsstadien oder Geweben mutieren.

4. Mutationsfähigkeit (Mutationsrate).

Wir wenden uns nun der Frage zu, wie häufig spontane Mutationen vorkommen. Als Maß wird im allgemeinen die „Mutationsrate“ benutzt, worunter der Hundertsatz mutierter Individuen (Gameten, Zellen) einer Generation verstanden wird. Da aber jedes Individuum in verschiedenen Genen mutieren kann, ist die Mutationsrate der Mutationshäufigkeit — auf deren Feststellung es ja ankommt — nicht proportional. Darauf hat neuerdings DÖRING (1937, S. 365) hingewiesen:

„Zwischen ‚Hundertsatz mutierter Individuen‘ und ‚Anzahl der auf 100 Individuen entfallenden Mutationen‘ ist also eine scharfe Unterscheidung möglich und notwendig, was nicht immer beachtet worden ist.“

Es ist nicht möglich, die *Gesamtmutationsrate* einer Art oder Sippe genau zu bestimmen, da viele Mutationen wegen ihrer letalen Wirkung gar nicht oder nur schwer festgestellt werden können. Außerdem kommen subjektive Fehlerquellen hinzu: die sog. Kleinmutationen bewirken so geringfügige Veränderungen, daß sie oft übersehen werden. Es ist daher zweckmäßig, sich bei der Untersuchung von Mutationen entweder auf bestimmte Merkmale zu beschränken oder aber — wie das bei *Drosophila* möglich ist — nur die Mutabilität einzelner Chromosomen zu untersuchen. Bei *Drosophila* werden vorwiegend die geschlechtsgebundenen Gene im X-Chromosom geprüft. Sichtbare Mutationen können bei diesem Objekt wegen des Fehlens der homologen Gene im Y-Chromosom bei den Männchen sofort in der F_1 -Generation beobachtet werden. Mittels besonderer Kreuzungsmethoden ist es hier auch möglich, die recessiven Letalmutationen in nachfolgenden Generationen festzustellen.

Für *Drosophila* kann die Gesamtmutabilität zu etwa 1—2% für die erfassbaren (also sicht-

baren und letalen) Mutationen geschätzt werden. Bei der „Sippe 50“ von *Antirrhinum* läßt sich die Gesamtmutationsrate — wobei hier nur die sichtbaren Mutationen erfaßt werden können — zu etwa 1% bestimmen. Wenn auch die Gesamtmutationshäufigkeit bei diesen beiden und den meisten anderen bisher geprüften Arten ungefähr den gleichen Wert zu haben scheint, kann jedoch heute schon mit Sicherheit behauptet werden, daß sich die einzelnen Arten und Sippen nicht unerheblich in der Höhe der Mutationsrate unterscheiden (vgl. unten).

Wenn man die *Mutationsraten für einzelne Gene* bestimmt, ergibt sich, daß sehr erhebliche Unterschiede in der Mutationshäufigkeit vorhanden sind. Am seltensten sind Gene, bei denen die Mutationsrate so groß ist, daß man sie einigermaßen genau bestimmen kann. Es sind dies die sog. mutablen oder labilen Gene, die Mutationsraten von über 1% aufweisen können. Es kommen nun offenbar alle Abstufungen der Mutationshäufigkeit vor. Wir kennen Mutationen, die relativ häufig — also fast in jedem Versuch mit größerem Zahlenmaterial — auftreten und andere, die unter Millionen geprüfter Gameten bisher nur einmal beobachtet worden sind. Schließlich müssen wir annehmen, daß es auch bei den genetisch gut untersuchten Organismen noch zahlreiche Gene gibt, die wir nicht kennen, weil eben bisher noch niemals eine Mutation entstanden ist.

5. Abhängigkeit der Mutationsrate von Außenfaktoren.

Es erhebt sich nun die Frage, ob und in welcher Weise die Mutationshäufigkeit von Außenbedingungen abhängig ist. Bisher wurde nur der Einfluß der Zeit und der Temperatur untersucht.

Es kann als sicher gelten, daß die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von Mutationen im Laufe der *Zeit* steigt. Bei *Drosophila* konnte die Mutationsrate von Spermien verschiedenen Alters verglichen werden. 20 Tage alte Spermien hatten eine deutlich höhere Mutationsrate als Spermien von eben geschlüpften Tieren (TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1935).

Bei Pflanzen wurde die Mutationsrate von gealterten Samen und Gonen geprüft. In den Versuchen von CARTLEDGE und BLAKESLEE (1934) mit verschieden alten Samen von *Datura stramonium* wurde eine annähernde Proportionalität zwischen Samenalter und Mutabilität gefunden. In Versuchen von STUBBE (1935) mit alten Samen von *Antirrhinum* ergab sich

dagegen keine so eindeutige Beziehung. Es ist noch nicht endgültig geklärt, ob bei alternden Samen nicht besondere, durch das Altern hervor-

gerufene physiologische Veränderungen eine Rolle spielen.

(Fortsetzung folgt.)

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung, Erwin Baur-Institut, Müncheberg/Mark.)

Ein Versuch über Fremdbestäubung bei zwei gelben Süßlupinenstämmen.

Von **J. Hackbarth.**

Für die Auswahl der Züchtungsmethoden ist bei jeder Pflanzenart die Kenntnis der Bestäubungsverhältnisse von grundlegender Bedeutung. Diese wiederum hängen eng zusammen mit dem morphologischen Bau der Blüte, dem Ablauf des Blühvorganges sowie den physiologischen Eigenschaften der Art, der Sorte oder des Einzelindividuums. Außerdem spielt das Vorhandensein von Insekten für die Ausführung der Bestäubung bei den dafür eingerichteten Pflanzenarten eine Rolle. Die Lupinenarten und vor allem die gelbe Lupine haben im Laufe der Zeit eine wechselnde Beurteilung in dieser Hinsicht erfahren, und es soll der Zweck der folgenden Ausführungen sein, zur Klarstellung der Bestäubungsverhältnisse der letzterwähnten Art beizutragen.

Als erster hat sich wohl DARWIN (2) mit den Bestäubungsverhältnissen bei der gelben Lupine befaßt, indem er feststellte, daß man normale Samen bei künstlicher Selbstung der Pflanzen erhalten kann, somit Selbstbestäubung also zum mindesten möglich ist. Zu derselben Ansicht kam FRUWIRTH (4) durch ausgedehntere Isolierungsversuche. Einige Jahre später (5) stellte er jedoch fest, daß neben der Selbstbestäubung auch in ziemlich großem Umfange Fremdbestäubung vorkommen müsse, denn einige schwarz-samige Pflanzen hatten, in einem Bestand von normalsamigen Pflanzen angebaut, in etwa 38 % der Fälle eine Fremdbestäubung herbeigeführt. Über größere Versuche in Rußland (Landw. Versuchsstation Novosybkov) berichteten dann ERMAKOFF u. Mitarbeiter (3). Sie kamen zu dem Ergebnis, daß der Grad der Fremdbestäubung bei *L. luteus* mit 13 % angenommen werden könne. In demselben Jahre sprach auch ROEMER (9) die Ansicht aus, daß man bei der gelben Lupine „aus der Inkonzanz der Zuchtstämme auf Fremdbefruchtungsmöglichkeit schließen könne.“

Von besonderer Bedeutung ist die Frage nach dem Grad der Fremdbestäubung bei der Vermehrung der „Süßlupine“¹ und der weiteren züchterischen Arbeit an ihnen geworden. Da

aus den vorhandenen Literaturangaben mit der Möglichkeit der Fremdbestäubung bei *L. luteus* gerechnet werden muß, schreiben die verantwortlichen Stellen eine Mindestentfernung von 50 m von dem nächsten Bitterlupinenbestande vor. V. SENGBUSCH (11) ging sogar soweit, eine Fremdbestäubungsquote bis zu 50 % anzunehmen. Daraufhin teilte WUTTKE (12) aus der Zuchtstation Leichhardt Ergebnisse der Jahre 1933 und 1934 bei den gelben Süßlupinenstämmen 8, 80 und 102 mit, nach denen bei Anbau von kleinen Parzellen nebeneinander nur etwa 3 % Fremdbestäubung nachgewiesen worden sind. Soweit die heute vorliegende Literatur über diese Frage.

Es ergibt sich daraus, daß bei *L. luteus* zum mindesten mit der Möglichkeit der Fremdbestäubung gerechnet werden muß, über ihr Ausmaß lassen sich jedoch wegen des Fehlens genügend ausgedehnter geeigneter Versuche keine verlässlichen Angaben machen. Bevor wir jedoch zur Besprechung der eigenen Versuche übergehen, wollen wir uns kurz den Bau der Lupinenblüte sowie den Blühvorgang vergegenwärtigen und die Insekten anführen, die für eine Pollenübertragung bei den Lupinen in Frage kommen.

Die Lupinenblüte besitzt 10 Staubblätter, die verschieden gestaltet sind. Die 5 äußeren Antheren sind groß und länglich, während die fünf inneren wesentlich kleiner und rund sind. Die Filamente sind im Knospenstadium etwa gleich lang. Im Laufe der Blütenentwicklung strecken sich diejenigen der größeren Antheren zuerst und stehen zur Zeit des Aufklappens der Fahne auf gleicher Höhe mit der Narbe. Nunmehr beginnen auch die Filamente der 5 kleineren Staubgefäße mit dem Streckungswachstum und pressen den Pollen der großen und ihren eigenen in der Schiffchenspitze zusammen. Bei Besuch eines Insektes tritt er in Form einer Nudel aus der Spitze heraus und legt sich an den Körper des Tieres. Der Griffel beginnt sich schon früher zu strecken und erreicht die Schiffchenspitze vor den großen Antheren. Er ist unterhalb des Narbenkopfes von einem Kranz nach oben stehender Haare umgeben. Der Pollen ist schon

¹ Ges. gesch. Warenzeichen.