

bleibt zunächst unbekannt. Ebenso wenig läßt sich voraussagen, welche Zwischenstufe bei einer bestimmten Verschiebung des Stoffverhältnisses gebildet werden wird. Um ein konkretes Beispiel zu nehmen, so war in *cren<sub>2</sub>med<sub>1</sub>*-Transplantaten zwar zu erwarten, daß die Hüte stärker nach *cren* neigten als die der *cren<sub>1</sub>med<sub>1</sub>*-Transplantate, aber sie hätten durchschnittlich auch weniger oder stärker nach *cren* neigen können, als es tatsächlich der Fall war.

Es muß versucht werden, die näheren Ursachen der Hutlosigkeit der *cren<sub>1</sub>med<sub>2</sub>*-Transplantate und, soweit möglich, auch die Frage des Grades der

Stoffverschiebung an vierkernigen Kombinationen weiter zu klären, also an *cren<sub>3</sub>med<sub>1</sub>*-, *cren<sub>1</sub>med<sub>3</sub>*- und *cren<sub>2</sub>med<sub>2</sub>*-Transplantaten. Für die letzten liegen bereits unveröffentlichte Versuche von Maschlanka vor, aus denen sich mit großer Wahrscheinlichkeit ergibt, daß auch diese Kombination nicht zur Hutbildung fähig ist, obwohl die Kernzahl in demselben Verhältnis wie bei *cren<sub>1</sub>med<sub>1</sub>*-Transplantaten steht. An der Vierkernigkeit als solcher kann das wiederum nicht liegen, da vierkernige artreine *cren<sub>4</sub>*- und *med<sub>4</sub>*-Transplantate Hüte bildeten, anscheinend ohne Schwierigkeit.

## Die Züchtung von Polyploiden mit positivem Selektionswert

Von JOSEF STRAUB

Aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Abteilung von Wettstein, Hechingen-Boll

(Z. Naturforsch. 1, 342—345 [1946]; eingegangen am 29. März 1946)

Der Bastard aus *Antirrhinum majus* Sippe 50 und *Antirrhinum glutinosum* Wildsippe *orgiva* ist durch Heterosis und volle Fertilität gekennzeichnet. Er wird tetraploid gemacht. In den diploiden und tetraploiden Nachkommenschaften werden jeweils die wüchsigsten und fertilsten Typen selektioniert. Die stärkste Heterosis tritt in einzelnen Linien der tetraploiden Nachkommenschaften auf. Die wüchsigsten tetraploiden Linien stellen gegenüber den diploiden auch Frühblüher dar. Das Auftreten der frühblühenden Heterosistypen steht im Gegensatz zu allen Befunden an Tetraploiden aus reinen Linien, denn diese sind durch eine Verzögerung der Gesamtentwicklung charakterisiert. In den tetraploiden Nachkommenschaften läßt sich auch die ursprünglich niedere Fertilität durch Selektion erhöhen. Damit ist die Methode aufgezeigt, wie man Polyploide mit positivem Selektionswert auslösen kann. Es ist hierzu notwendig, daß Bastarde, deren Eltern sich in einer großen Zahl von Genen unterscheiden, der Polyploidisierung unterworfen werden. Doch braucht die Verschiedenheit der Bastardeltern nicht so extrem zu sein, daß dadurch im diploiden Bastard Sterilitätserscheinungen bedingt sind.

Die Wirkung der Genomvermehrung auf die morphologischen und physiologischen Eigenschaften der Pflanzen ist eingehend untersucht worden. Die Grundlage für die morphologischen Änderungen ist durch das erhöhte Zellvolumen gegeben. Vergrößerte Organe folgen daraus. Die „Gigastypen“ haben jedoch eine verringerte Zellteilungsrate, ihre Stoffproduktion ist nicht erhöht, ihr osmotischer Wert erweist sich in der Mehrzahl der untersuchten Fälle als gesenkt. Angesichts dieser Eigenschaften der künstlich ausgelösten Polyploiden bleibt die erhöhte Anpassungsfähigkeit der natürlichen Polyploiden und die gegenüber den

diploiden Wildarten gesteigerte Leistung der polyploiden Kulturpflanzen unverständlich. Einige qualitative Änderungen, die als Folge der quantitativen auftreten, vermögen den künstlich ausgelösten Autopolyploiden zwar Vorteile zu verschaffen<sup>1</sup>, doch fallen sie sicher nicht ins Gewicht. Schließlich wirkt noch die Fertilitätssenkung, die bei der Polyploidisierung mehr oder minder reiner Arten stets eintritt, als ein starker negativer Faktor. Man könnte dagegen einwenden, daß sekundäre Genmutationen die alten Fertilitätsverhältnisse wiederherzustellen vermögen<sup>2 3 4</sup>. Aber dieser Vorgang

<sup>1</sup> J. Straub, Biol. Zbl. 60, 559 [1940].

<sup>2</sup> F. von Wettstein, Z. ind. Abst.- u. Vererbungslehre 74, 35 [1937].

<sup>3</sup> F. von Wettstein, Ber. dtsh. bot. Ges. 58, 374 [1940].

<sup>4</sup> F. von Wettstein u. J. Straub, Z. ind. Abst.- u. Vererbungslehre 80, 271 [1942].



ist schwerlich als allgemeine Erklärung für die hohe Fertilität der Polyploiden in der Natur und der polyploiden Kulturpflanzen heranzuziehen. Dasselbe gilt für die Fertilitätssteigerung bei der Genomverdoppelung steriler Bastarde. Wir kennen nämlich zahlreiche fertile, natürlich vorkommende Polyploide, die sicher nicht aus extremen Bastarden hervorgegangen sind.

Die experimentellen Befunde zweier Arbeitsrichtungen innerhalb der Polyploidieforschung konnten indes wenigstens ungefähr den Weg weisen, auf dem Polyploide mit positivem Selektionswert entstehen können. Die *Genomanalyse* von natürlich vorkommenden oder seit altersher gezüchteten Polyploiden zeigte in vielen Fällen, daß die Genese jener Polyploiden von einer Bastardierung begleitet sein mußte. Andererseits hatte die physiologische Erfassung der künstlich erhaltenen Polyploiden ja bewiesen, daß durch die Genomvermehrung allein keine selektionsfähigen Polyploiden entstehen können. Damit stand fest, daß die Züchtung von Polyploiden mit positivem Selektionswert von Bastarden ihren Ausgang nehmen mußte. Fraglich blieb jedoch, welchen Grad der genetischen Verschiedenheit die Eltern eines solchen Bastardes besitzen müssen. Die Antwort darauf konnte aus den Ergebnissen schon durchgeführter Genomanalysen nicht entnommen werden. Auf Grund unserer Kenntnisse von dem Verhalten der Gene durfte man eine extremere Merkmalsausbildung eines tetraploiden Bastardes nur erwarten, wenn in den Nachkommen des tetraploiden  $F_1$ -Bastardes Genkombinationen auftreten, deren Wirkung auf die Ausbildung eines bestimmten Merkmals größer ist als die Wirkung jeder möglichen Kombination der gleichen Gene in den diploiden Bastardnachkommen. Um das Eintreten einer solchen Situation wahrscheinlich zu machen, wird man tunlichst als Eltern des Bastardes Pflanzen benutzen, die sich in einer großen Zahl von Genen unterscheiden. Für eine selektionsfähige Form ist neben einem verbesserten vegetativen Merkmal vor allem auch eine gute Fertilität zu fordern. Damit ist die zweite wesentliche Frage bei der Auswahl des Bastardes, der die Grundlage der Polyploidisierung bilden soll, gestellt. Müssen die Eltern dieses Bastardes so sehr voneinander verschieden sein, daß der diploide Bastard Sterilitätserscheinungen aufweist, und der tetraploide dann vollfertil sein kann? Das würde praktisch bedeuten, daß sich die Herstellung von Polyploiden mit

positivem Selektionswert auf eine recht geringe Zahl von Arten oder Gattungen beschränken müßte. Allgemeinere Bedeutung hätte eine Methode, bei der die gute Fertilität von Tetraploiden durch Selektion von fertilitätsfördernden Genen zu erreichen versucht wird, wobei also auch der diploide Bastard gut fertil sein kann.

Auf Grund dieser Überlegungen versuchten wir, von einem Antirrhinum-Bastard ausgehend, dessen Eltern sich in einer großen (mindestens 10) Zahl von Genen unterscheiden, und der fertil ist, zu Tetraploiden mit positivem Selektionswert zu gelangen. Es ist der Artbastard aus *Antirrhinum majus* Sippe 50 und *Antirrhinum glutinosum* Wildsippe *orgiva*. Das Merkmal, das in den Eltern, den di- und tetraploiden Bastarden sowie in deren Nachkommenschaften messend verfolgt wurde, ist die *Wuchsleistung*. In gleicher Weise erfaßten wir den *Fertilitätsgrad*. Der diploide Bastard ist durch *Heterosis* und *gute Fertilität* gekennzeichnet. Das gestellte Problem lautete also: Lassen sich in der tetraploiden Bastardnachkommenschaft stärker wachsende Pflanzenlinien erzielen als in der diploiden, und kann man durch entsprechende Selektion die bei den tetraploiden  $F_1$ -Bastarden zunächst gesenkte Fertilität in den folgenden Generationen erhöhen?

### 1. Die Selektion nach der stärksten Heterosis

Das diploide *Antirrhinum majus* Sp. 50 ähnelt dem normalen Gartenlöwenmaul. Die *Wildsippe orgiva* von *Antirrhinum glutinosum* ist kleiner und am gesamten Sproß stark behaart. Der Bastard

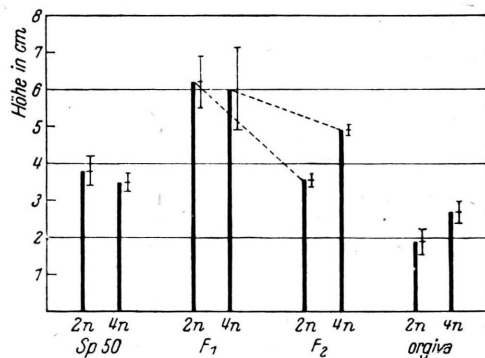


Abb. 1. Größenverhältnisse der Diploiden und Tetraploiden von *Antirrh. majus* Sp. 50, *Antirrh. glutinosum* Wsp. *orgiva* sowie deren  $F_1$  und  $F_2$  am 44. Tag nach der Aussaat. Der dreifache mittlere Fehler ist jeweils nach oben und unten aufgetragen.

trägt in den meisten Eigenschaften majus-Habitus. Er ist durch *starke Heterosis* ausgezeichnet, die durch Messung der Sproßlänge im Alter von etwa 40 Tagen erfaßt wird. Die zugehörigen Tetraploiden tragen die üblichen Gigasmerkmale. Abb. 1 zeigt die Größenverhältnisse im Alter von 44 Tagen. Die Tetraploiden von majus und dem Bastard ( $F_1$ ) sind nicht größer als die zugehörigen Diploiden. Bei der Wildform ist die Tetraploide größer, doch ist der Unterschied nur gerade eben gesichert. Die Heterosis der  $2n$ - und  $4n$ - $F_1$  springt ins Auge. In der  $F_2$  sinkt die Wüchsigkeit der Diploiden stark ab. Bei den Tetraploiden ist der Abfall geringer, so daß diese in der zweiten Generation größer sind als die Diploiden (Abb. 1). Durch Selektion nach den wüchsigsten Typen erhält man in der  $F_3$  und  $F_4$  noch stärkere Unterschiede (Tab. 1). Vergleicht man die durchschnittliche Wüchsigkeit der tetraploiden  $F_4$  (1945) (= 6,1) mit dem diploiden  $F_1$ -Bastard (= 5,79), der im gleichen Jahr aus gleich alten Samen gezogen ist, so erkennt man, daß die durchschnittliche Heterosis der  $4n$ - $F_4$  zum mindesten die Größe (wieder) erreicht hat, welche der tetraploide  $F_1$ -Bastard besaß (vergl. Abb. 1). Dem Absinken der Heterosis in der tetraploiden  $F_2$  ist also ein neuerlicher Anstieg gefolgt. Dieser Erfolg ist der Selektion zuzuschreiben. Darüber hinaus gibt es in der  $4n$ - $F_4$  einzelne Linien (z. B. die Linie U 161, Tab. 1), deren Heterosis größer ist als die des diploiden  $F_1$ -Bastardes (8,3 gegenüber 5,79) und jedes diploiden Bastardnachkommens. Die künstliche Selektion hat also in der tetraploiden Nachkommenschaft stärker wüchsige Typen ergeben, als sie mit der diploiden Genomaufgabe jemals möglich sind.

Jahr	Generation	Wuchshöhe in cm bei		Verhältnis der Wuchshöhen = $4n/2n$
		2 n $M \pm 3 m$	4 n $M \pm 3 m$	
1942	$F_2$	$3,56 \pm 0,2$	$4,90 \pm 1,15$	1,38
1944	$F_3$	$3,91 \pm 0,7$	$5,95 \pm 0,8$	1,52
1945	$F_4$	$3,98 \pm 0,8$	$6,1 \pm 1,1$	1,53
1945	$F_1$	$5,79 \pm 0,6$	—	—
1945	aus $F_4$ 4 n-Linie U 161	—	$8,3 \pm 1,7$	—

Tab. 1. Mittelwerte der Wuchshöhen in den diploiden und tetraploiden  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$ - u.  $F_4$ -Bastarden.

Das Absinken der Heterosis in den diploiden Generationen und ihr Erhaltenbleiben bzw. ihre

Steigerung in den entsprechenden Tetraploiden bringen auch andere Unterschiede in den Eigenschaften der tetraploiden Linien mit sich. Mit der größeren oder geringeren Wüchsigkeit ist ein früheres oder späteres Aufblühen zu einem gewissen Grade verknüpft. Dadurch haben wir einzelne tetraploide Linien erhalten, die *ausgesprochene Frühblüher* sind. Die Aufblühkurven der gesamten  $F_3$ - und  $F_4$ -Pflanzen, die in Abb. 2 und 3 wiedergegeben sind, zeigen dies am besten. Während für Tetraploide aus reinen Linien die verzögerte Gesamtentwicklung charakteristisch ist, hat die Selektion nach der Wüchsigkeit in den tetraploiden Bastardnachkommen also gerade das Gegenteil ergeben.

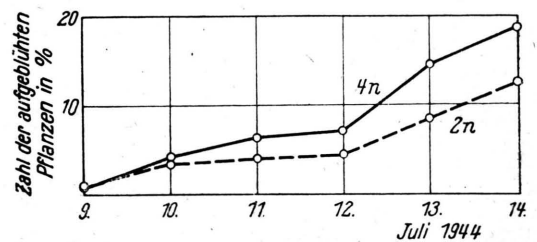


Abb. 2. Aufblühkurven der diploiden und tetraploiden  $F_3$  (1944).

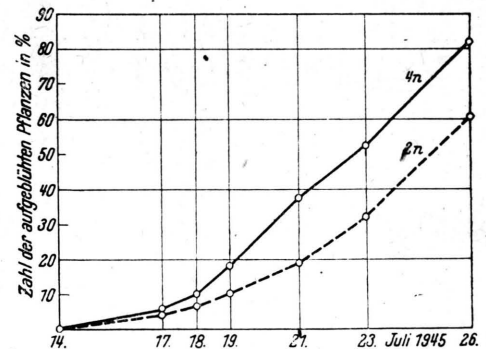


Abb. 3. Aufblühkurven der diploiden und tetraploiden  $F_4$  (1945).

## 2. Die Selektion nach der Fertilität

Der Fertilitätsgrad wurde durch Bestimmen der Samenzahl (pro Kapsel) ermittelt. Die Fertilität der  $4n$ - $F_2$  ist 0,57, wenn man die der  $2n$ - $F_2$  gleich 1 setzt. Durch Selektion nach den fertilsten Typen steigerte sich die durchschnittliche Fertilität in der  $F_3$  auf 0,65, in der  $F_4$  auf 0,69 (Tab. 2). Dabei ist wesentlich, daß die Fertilität einzelner tetraploider Pflanzen der  $F_4$  gegenüber dem tetraploiden Durchschnitt höher liegt als die Fertilität der besten tetra-



ploiden  $F_3$ -Pflanzen gegenüber dem  $F_3$ -Durchschnitt. Damit sind wir auf dem Wege zu absolut fertileren Typen.

Jahr	Gene- ration	Durchschnittliche Samenzahl pro Kapsel		Verhältnis des Fertili- tätsgrades von $4n/2n$
		2n	4n	
		$M \pm 3m$	$M \pm 3m$	
1942	$F_2$	$145 \pm 11$	$83 \pm 7$	0,57
1944	$F_3$	$132 \pm 18$	$86 \pm 9$	0,65
1945	$F_4$	$85 \pm 8$	$59 \pm 5$	0,69

Tab. 2. Die Fertilitätsverhältnisse der diploiden und tetraploiden  $F_2$ ,  $F_3$  und  $F_4$ .

Unsere Versuche lassen erkennen, daß die Genomvermehrung allein keine selektionsfähigen Polyploiden schaffen kann. Wohl aber kann sie solche entstehen lassen, wenn beim Vorliegen genischer Unterschiede im vervierfachen Genom der

Nachkommen neue Zusammenstellungen der Gene sonst nicht erreichbare Wirkungen auslösen. So zeigt sich uns die Polyploidisierung nur als ein Mittel, durch das den Genen zukommende Potenzen bei der Merkmalsbildung ausgiebiger benützt werden können. Das mag sich in positivem wie negativem Sinne auswirken. In unseren Versuchen ließen sich neben den dargestellten solche Merkmale verfolgen, die in den tetraploiden Nachkommenchaften keine extremere Ausbildung zeigten. Von besonderer Bedeutung waren andererseits tetraploide Pflanzen, die bezüglich der Zellgröße eine in „negativem“ Sinne extremere Merkmalsbildung besitzen, bei denen also mit der verringerten Zellgröße der Gigascharakter vermindert ist. Die Darlegung dieser Befunde wird später erfolgen.

Die Versuche wurden im Jahre 1940 begonnen. Ihre Fortsetzung in fast allen Kriegsjahren wurde mir durch die Hilfe von Hrn. Professor F. von Wettstein ermöglicht. Ich gedenke seiner in herzlicher Dankbarkeit.

## Mutations- und Selektionsdruck beim *Pelger*-Gen des Menschen

Von KLAUS PÄTAU und HANS NACHTSHEIM

Aus den Kaiser-Wilhelm-Instituten für Biologie und Anthropologie, Berlin-Dahlem

(Z. Naturforsch. 1, 345—348 [1946]; eingegangen am 21. März 1946)

Die Mutationsrate des autosomalen *Pelger*-Gens scheint von der Größenordnung 1 : 10000 zu sein. Die Berechnung basiert auf einer Schätzung des Selektionsdruckes, die aus dem Häufigkeitsverhältnis neu entstandener zu sämtlichen *Pelger*-Allelen gewonnen wird. Der Selektionsnachteil heterozygoter *Pelger* wird auf 20% geschätzt. Wegen der Spärlichkeit der Daten sind die Zahlen freilich noch sehr ungenau.

Die unseres Wissens bisher einzige Abschätzung einer Mutationsrate beim Menschen stammt von J. B. S. Haldane<sup>1</sup>. Er fand, daß die Häufigkeit einer Mutation zum Hämophilie-Allel von der Größenordnung 1 : 50000 ist. Diese Zahl ergab sich aus der Häufigkeit des Allels in der Bevölkerung und aus der Benachteiligung der Bluter, die zu einem Verschwinden dieser Erbkrankheit führen müßte, wenn diesem Prozeß nicht durch mutative Neuentstehung das Gegengewicht gehalten würde. Es soll hier in ähnlicher Weise versucht werden, die Mutationsrate des Gens der *Pelger*-Anomalie abzuschätzen. Die Genauigkeit dürfte in unserem Fall allerdings noch geringer sein als in dem Hal-

dane's, da nicht nur die Verbreitung der erst 1928 entdeckten *Pelger*-Anomalie weniger bekannt ist als die der Hämophilie, sondern auch der *Pelger*-Erbgang für unsere Zwecke ungünstiger ist als der geschlechtsgebundene der Bluterkrankheit. Der von uns eingeschlagene Weg der Berechnung mag vielleicht ein gewisses methodisches Interesse beanspruchen.

Die *Pelger*-Anomalie äußert sich in einer charakteristischen Hemmung der Kernsegmentierung in den Leukozyten. Sie wird durch ein dominantes autosomales Gen *Pg* vererbt. Der eine von uns (Nachtsheim<sup>2,3,4</sup>) hat gezeigt, daß bei der von

<sup>3</sup> Die *Pelger*-Anomalie bei Mensch und Tier. Ein aufschlußreiches Kapitel der vergleichenden Erbpathologie. Umschau 47, 187 [1943].

<sup>4</sup> Die *Pelger*-Anomalie und ihre Vererbung bei Mensch und Tier. II. Die homozygoten *Pelger* und ihr Schicksal. Erbarzt 11, 129 [1943].

<sup>1</sup> The rate of spontaneous mutation of a human gene. J. Genet. 31, 317 [1935].

<sup>2</sup> Die *Pelger*-Anomalie und ihre Vererbung bei Mensch und Tier. I. Erbarzt 10, 175 [1942].