

DER ZÜCHTER

1. JAHRGANG

APRIL 1929

HEFT 1

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem.)

Züchtung und Cytologie.

Von **Karl Bělař.**

(Mit 7 Abbildungen.)

Man kann Genetik ohne Zuhilfenahme der Cytologie gewiß mit Erfolg treiben. Und dasselbe gilt erst recht für die angewandte Genetik. Andererseits hat aber die cytologische Untersuchung schon in so manchem Falle dem Genetiker zur Lösung eines Rätsels, welches mit den klassischen Methoden der Faktorenanalyse nicht lösbar war, verholfen. Man wird daher wohl mit Recht vermuten dürfen, daß die Cytologie dann und wann auch dem Züchter gute Dienste wird leisten können.

Wenn im folgenden einige dieser Verwendungsmöglichkeiten der Cytologie skizziert werden, so geschieht dies nur vom Standpunkt des Cytologen, der die reine Genetik nur als unbeteiligter, wengleich interessierter Zuschauer kennt und von der Praxis des Züchters so gut wie nichts weiß.

Die in so vielen Fällen erfolgreiche Zusammenarbeit von Cytologie und Genetik fußt bekanntlich auf der Chromosomentheorie der Vererbung. Diese Theorie, die heute als bewiesen angesehen werden kann, sei zunächst kurz ins Gedächtnis gerufen. Sie besagt, daß die Chromosomen Träger oder Behälter der mendelnden Erbanlagen sind. Ein Blick auf die Abb. 1—3 zeigt, daß die Spaltung der Allelomorphenpaare und die unabhängige Kombination der Gene ihre vollkommene Parallele in dem Verhalten der Chromosomen bei der Keimzellbildung¹ und Befruchtung findet. Wenn wir um die Buchstaben, welche auf Abb. 1 die Gene symbolisieren, Konturen herumzeichnen, so stellt das — ursprünglich und ausschließlich auf der Faktorenanalyse beruhende —

Schema mit einem Male auch das Schicksal eines Paares homologer Chromosomen bei der Keimzellbildung und Befruchtung dar; aller-

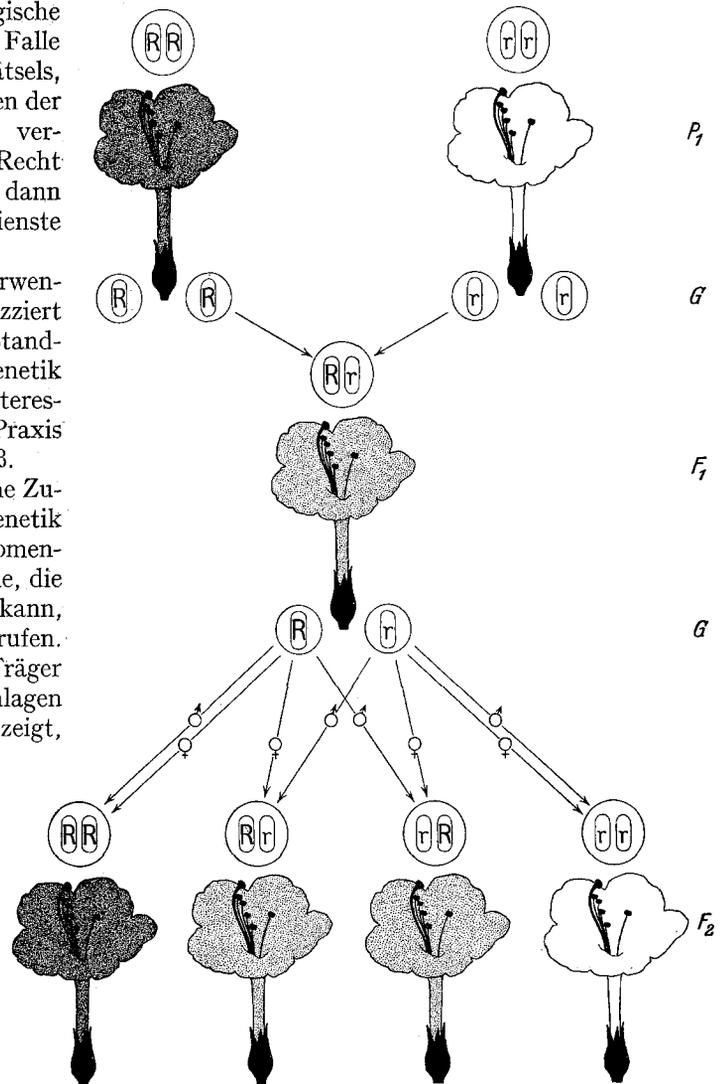


Abb. 1. Schema der monohybriden Mendelspaltung bei Kreuzung der rotblühenden Rasse von *Mirabilis jalapa* mit der weißblühenden Rasse. Oberhalb jeder Blüte: Genotypus des Individuums. G = Gameten. Die ♂- und ♀-Zeichen, welche die von den Gameten zu den F₂-Individuen führenden Linien unterbrechen, bedeuten, daß der betreffende Gamet als Pollenkorn resp. Eizelle zu denken ist. In Anlehnung an Correns 1912.

¹ Dies gilt nur für die vielzelligen Tiere und Blütenpflanzen; eigentlich müßte es heißen: Chromosomenreduktion.

dings in äußerst vereinfachter aber nichts destoweniger korrekter Form.

Und wenn wir die Abb. 3 mit irgendeinem der bekannten Beispiele dihybrider Mendelspaltung in Gedanken kombinieren, so sehen wir die Parallele zwischen dem Verhalten der Gene und dem der Chromosomen noch vollständiger durchgeführt.

Diese Parallele hat allerdings nur zur *Aufstel-*

lung der Chromosomentheorie der Vererbung hingereicht; *bewiesen* wurde die Theorie erst durch eine Reihe von Untersuchungen, in denen entweder ein von der Regel abweichendes Verhalten der Chromosomen aus einem ungewöhnlichen Erbgang zunächst erschlossen und dann tatsächlich nachgewiesen wurde, oder aber umgekehrt ein ungewöhnlicher Erbgang aus einem bekannten atypischen Verhalten der Chromosomen prophezeit und nachher auch gefunden wurde.

Diese Beweise können hier nicht geschildert werden; es ist auch nicht nötig, da es hier ja nur auf das Prinzip der Chromosomentheorie der Vererbung ankommt.

Was kann man nun mit dieser Theorie anfangen? In Fällen, in denen man es mit einfachen und klaren Mendelspaltungen zu tun hat, eigentlich nichts. Denn für die Praxis des Züchters (wie auch für die des Genetikers) ist es in diesen Fällen ganz gleichgültig, ob er den Sachverhalt in der Symbolsprache der Faktorenanalyse beschreibt oder auf das Spiel der Chromosomen zurückführt. Die Chromosomentheorie erklärt hier nur einen Vorgang, den man auch ohne Kenntnis dieser Erklärung experimentell ausünnen kann. In solchen Fällen bedeutet die cytologische Analyse des Versuchsmaterials wenig mehr als eine formale Abrundung der Untersuchung. Allerdings empfiehlt es sich doch auch in diesen Fällen wenigstens die Chromosomenzahl festzustellen; was ja sehr oft mit Hilfe der bequemen Essigkarminmethode ohne viel Mühe gelingt. Diese Feststellung der Chromosomenzahl kann für eine spätere Verwendung des analysierten Materials für Kreuzungsversuche eine gewisse Bedeutung haben und zwar aus folgendem Grunde: Es ist bekannt, daß verschiedene Rassen und Varietäten mancher Kulturpflanzen verschiedene Chromosomenzahlen haben, und erst recht gilt dies für verschiedene Arten. Aus der Chromosomentheorie der Vererbung folgt aber, daß eine typische Mendelspaltung nur dann unter allen Umständen erwartet werden kann, wenn die Eltern des Bastards gleich große Chromosomenzahlen haben. Kreuzt man z. B. eine Pflanze, deren Haploidzahl gleich 3 ist, mit einer, deren Haploidzahl gleich 7 ist, so hat der Bastard diploid 10 (3+7) Chromosomen (Abb. 4). Und bei der Reduktionsteilung dieses Bastards können nun folgende Möglichkeiten realisiert sein: 1. Die drei Chromosomen des einen Elters paaren sich mit 3 Chromosomen des anderen Elters, während die übrigbleibenden 4 Chromosomen ungepaart in die Reifungsteilung eintreten. Infolgedessen

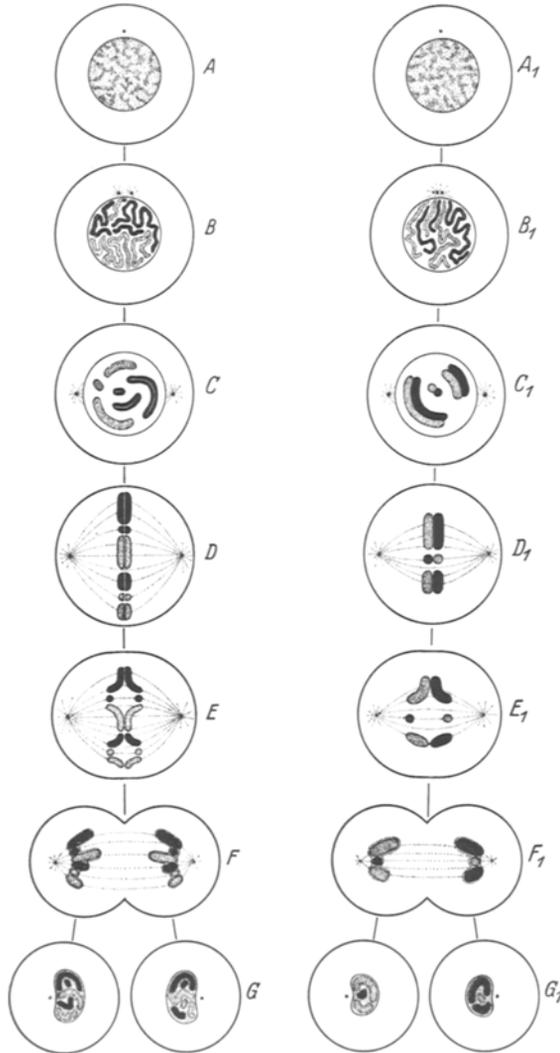


Abb. 2. Schema der somatischen Mitose (A—G) und der Reduktionsteilung (A₁—G₁).

A, A₁: sog. ruhende Zelle; in der Mitte der Zellkern, darüber das Zentrosom.

B, B₁: Ausbildung der Chromosomen (in B₁ beginnende Paarung), Teilung des Zentrosoms.

C, C₁: Ende der Prophase (in C₁: ausgebildete Gemini).

D, D₁: Metaphasestadium der Kernteilung; die Chromosomen liegen im Spindeläquator.

E, E₁, F, F₁: Anaphasestadium. Auseinanderweichen der Spalt-hälften (resp. Ganzchromosomen [auf E₁, F₁]).

G, G₁: Telophasestadium. Umwandlung der Tochterchromosomen in die Tochterkerne.

Chromosomen väterlicher Herkunft schwarz, Chromosomen mütterlicher Herkunft punktiert. Original.

werden nur die 6 gepaarten Chromosomen regelrecht reduziert, während die 4 überzähligen Chromosomen entweder rein zufallsmäßig auf die beiden Tochterkerne der Reduktionsteilung verteilt werden oder aber wie bei einer gewöhnlichen Kernteilung gespalten werden, so daß dann jeder Tochterkern 7 Ganzchromosomen und 4 Spalhhälften enthält. 2. Die Paarung kann ganz ausbleiben; es treten dann 10 Chromosomen in die Reduktionsteilung ein und werden dann entweder zufallsmäßig auf die beiden Tochterkerne verteilt; sie können sich aber auch spalten, und ihre Spalhhälften werden dann gleichmäßig auf beide Tochterkerne verteilt (vgl. Abb. 6 links).

Zwischen den Fällen 1 und 2 gibt es alle möglichen Übergänge (z. B. 1 Chromosomenpaar + 8 ungepaarte Einzelchromosomen, oder: zwei Paare + 6 Einzelchromosomen). Eine einfache Überlegung zeigt, daß eine typische Mendelspaltung in diesen Fällen nur dann eintreten kann, wenn das Gen, dessen Erbgang man verfolgt, in einem der gepaarten Chromosomen liegt, daß dagegen anderenfalls alle möglichen Abweichungen von der Norm zu erwarten sind. Die cytologische Untersuchung der zu Kreuzung gewählten Sippen kann also unter Umständen den Züchter vor unliebsamen Überraschungen bewahren. Sie kann aber auch umgekehrt in manchen Fällen trotz einer festgestellten Ungleichheit der Chromosomenzahlen beider Eltern einen möglichen Erfolg in Aussicht stellen. Nämlich dann, wenn die haploide Chromosomenzahl des einen Elters (*A*) nicht nur ein ganzzahliges Vielfaches der Haploidzahl des anderen Elters (*B*) ist, sondern wenn überdies die cytologische Untersuchung zeigt, daß der haploide Chromosomenbestand von *A* mehreren Haploidgarnituren des Elters *B* entspricht. Wenn also *A* ganzzahlig polyploid ist. In solchen Fällen kann die cytologische Untersuchung des polyploiden Elters bereits darüber Aufschluß geben, ob man eine uniforme F_1 -Generation zu erwarten hat oder nicht. Ist z. B. der eine Elter triploid, so treten reine Chromosomen meistens zu Dreier-

gruppen zusammen, und die Reduktion teilt dann diese Dreiergruppen zufallsmäßig auf; d. h. jeder der beiden Tochterkerne bekommt auf alle Fälle eine vollständige Haploidgarnitur und außerdem eine variable Zahl von Chromosomen der dritten Haploidgarnitur (maximal *n*, minimal 0 Chromosomen) (Abb. 5). Einerseits kann infolgedessen schon die F_1 -Generation nicht uniform werden (nämlich dann, wenn auch hete-

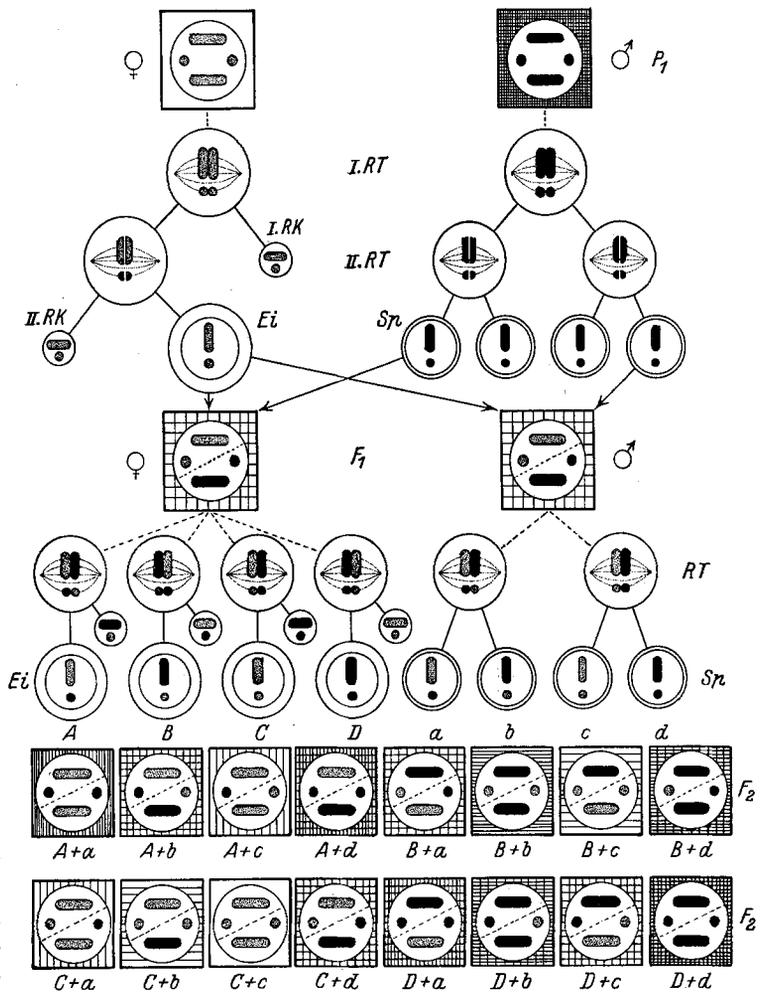


Abb. 3. Schema des Chromosomenformwechsels eines vielzelligen Tieres und des Mendels bei dihybrider Kreuzung. Keimzellen durch Kreise, Individuen durch Quadrate dargestellt. „Väterliche“ Chromosomen schwarz, „mütterliche“ punktiert. Die langen Chromosomen als Träger der Allelomorphen *A* (schwarzes Chromosom) und *a* (punktiertes Chromosom), die kugelförmigen als Träger der Allelomorphen *B* (schwarzes Chromosom) und *b* (punktiertes Chromosom) gedacht. Horizontale dichte Schraffierung: Phänotypische Ausprägung des Genotypus *AA*; horizontale lockere Schraffierung: Phänotypische Ausprägung des Genotypus *Aa*. Vertikale dichte und lockere Schraffierung: *BB* resp. *Bb*. Weiß: *aa* und *bb*. Die in den diploiden Kernen schrägverlaufende gebrochene Linie trennt die väterlichen und mütterlichen Kernanteile. Sechste Reihe: die vier (Oocyte) resp. zwei (Spermatocyte) möglichen Einstellungen der Gemini zur Reduktionsebene. Siebente Reihe: die vier möglichen Kategorien von Eizellen (*A-D*) und Spermien (*a-d*). Achte und neunte Reihe: die 16 möglichen Zygoten. *I RT* und *RT* = Reduktionsteilung. *II RT* Äquationsteilung. *RK* = Richtungskörper. Original.

roiploide Keimzellen befruchtungsfähig sind), andererseits kann man aber auch erwarten, in der F_1 -Generation diploide Individuen zu

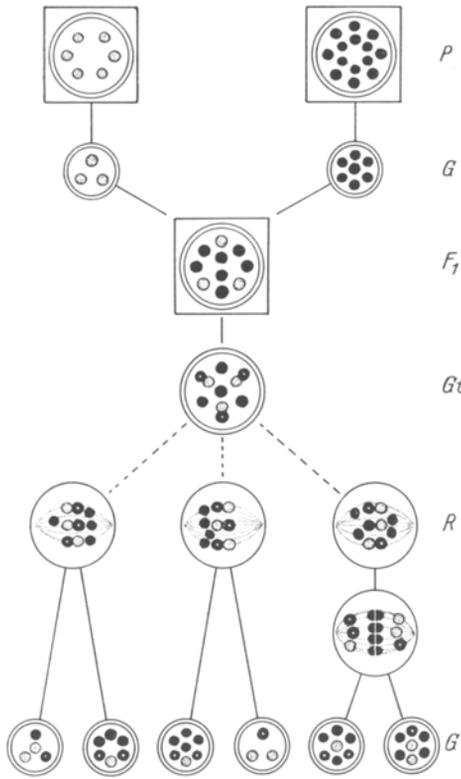


Abb. 4. Schema des Verhaltens der Chromosomen bei Kreuzung zweier Rassen mit verschiedenen Chromosomenzahlen.

Individuen durch Quadrate, Zellen durch Kreise dargestellt. *g*=Gameten, *gt*=Gonotokont (=Zelle, an der sich die Reduktionsteilung abspielt), *R*=Reduktionsteilung. Hier sind nur drei der zahlreichen möglichen Fälle dargestellt; an erster und zweiter Stelle steht der Fall, in dem die ungepaarten überzähligen Chromosomen zufallsmäßig auf die beiden Tochterkerne aufgeteilt werden; an dritter Stelle steht der Fall, in dem die überzähligen Chromosomen sich nach dem Auseinanderweichen der gepaarten Chromosomen in den Spindeläquator begeben und da äqual geteilt werden. NB.: die zweite Reifungsteilung ist hier weggelassen! Original.

finden¹, kann diese durch cytologische Untersuchung eruieren und zur Weiterzucht verwenden.

Alles das gilt mutatis mutandis auch für Fälle, in denen der eine Elter nicht nur eine oder mehrere vollständige Chromosomengarnituren zu viel hat, sondern nur ein oder einige Chromosomen in mehr- oder zweifacher „Auflage“ enthält.

Noch eine weitere Eventualität, in der die Cytologie dem Züchter behilflich sein kann, sei erwähnt. Es gibt Fälle von nichtmendelnder Vererbung (also Konstantbleiben der Bastardcharaktere in F_2 , F_3

¹ Entstanden durch Kombination einer reinen haploiden Keimzelle des triploiden Elters mit einer Keimzelle des normalen diploiden Elters (Abb. 5).

usw.), in denen das Ausbleiben der Spaltung darauf beruht, daß der Bastard nur Keimzellen bildet, die je eine vollständige Haploidgarnitur jedes Elters enthalten. Dies kann entweder dadurch zustande kommen, daß 1. die Chromosomen überhaupt nicht konjugieren, sondern in beiden Reifungsteilungen äqual geteilt werden (Abb. 6 links) oder 2. dadurch, daß die Reifungsteilung in einer Reifungsteilung vollständig rückgängig gemacht wird (sog. Restitutionsbildung, Abb. 6 rechts). Oder endlich 3. dadurch, daß schon die somatische Chromosomenzahl des Bastards irgendwann, sei es schon bei der ersten Teilung der Eizelle, sei es in einer Zelle, aus der dann eine größere Menge von Urkeimzellen entsteht, verdoppelt wird² (Abb. 7). Dann konjugieren die beiden Garnituren jedes Elters untereinander, werden regelrecht reduziert, und es entstehen diploide Keimzellen, die je eine Garnitur jedes Elters enthalten. Der Effekt ist in allen diesen Fällen derselbe: der Bastard bildet diploide (heterozygote) Keimzellen, die F_2 -Individuen sind daher tetraploid und bei ihrer Keimzellbildung paaren sich

² Eine solche Verdoppelung ist meistens die Folge der Rückbildung einer bereits begonnenen Kernteilung; die bereits gespaltenen Chromosomen werden dann wieder in einem Kern vereinigt, der bei seiner nächsten Teilung dann die doppelte Normalzahl von Chromosomen ausbildet (Abb. 7).

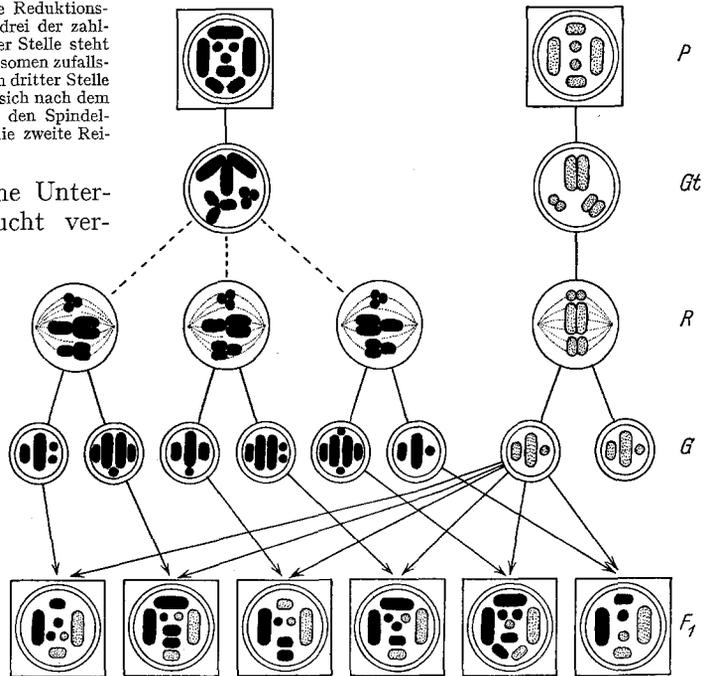


Abb. 5. Schema des Verhaltens der Chromosomen bei Kreuzung eines triploiden und diploiden Individuums. Die figürlichen Symbole und Buchstabenbezeichnungen sind dieselben wie auf Abb. 4. Die zweite Reifungsteilung ist auch hier weggelassen worden. In der dritten Reihe sind nur drei der vier möglichen Arten der Einstellung der Drillinge zur Reduktionsebene dargestellt. Original.

die beiden Garnituren des Elters A untereinander und ebenso die beiden Garnituren des Elters B; es gibt also wieder diploide heterozygote Keimzellen, und das Spiel kann von neuem beginnen.

Die cytologische Untersuchung kann also in Fällen, in denen die Aufspaltung der F_2 -Generation ausgeblieben ist, zeigen, ob dies auf der Bildung heterozygoter Gameten beruht. Ist dies der Fall, so kann man damit rechnen, daß die neue Mischrasse konstant weiterzuchtet.

Vereinigung zweier Chromosomen der Haploidgarnitur zu einem sog. Sammelchromosom den Erbgang abändern kann und in einem Fall (doppeltgelber *Drosophilastamm*) zur Entstehung einer in eigenartiger Weise konstanter Rasse geführt hat. Auch diese Eventualität ist also

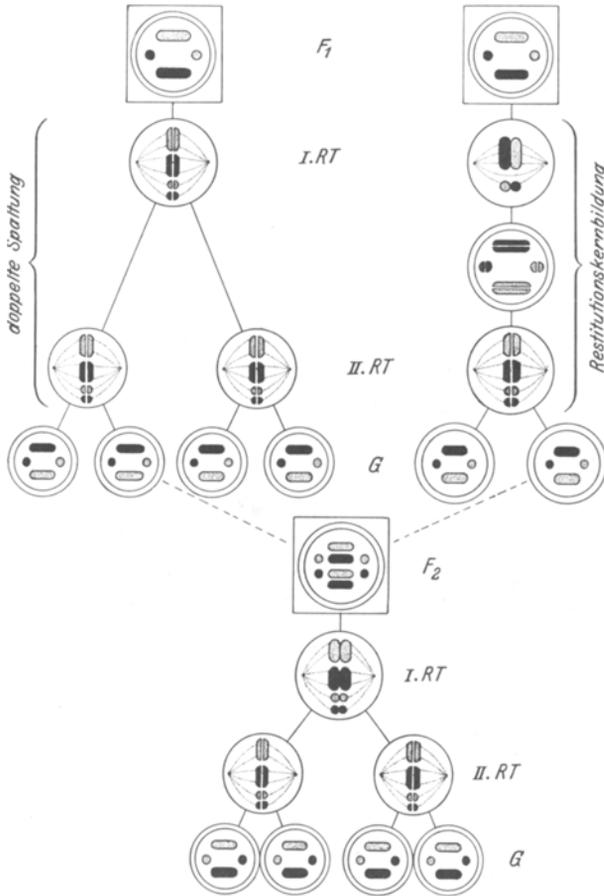


Abb. 6. Schema des Konstantbleibens eines heterozygoten Chromosomenbestandes infolge Ausfalls der Reduktion. Die Individuen sind durch Quadrate, die Gameten durch doppelt konturierte Kreise dargestellt; väterliche Chromosomen schwarz, mütterliche punktiert. Stab- und kugelförmige Chromosomen sind als Träger je eines Allelomorphenpaars zu denken. Links ist der Ausfall der Reduktion infolge doppelter Spaltung (Pygaera-Typus), rechts Ausfall infolge Restitutionskernbildung (Hieracium, Brassica) dargestellt. RT=Reifungsteilung. Original.

Umgekehrt kann die cytologische Untersuchung der F_1 -Bastarde zeigen, ob man, falls unverträgliche Chromosomengarnituren im Spiel sind, mit dem Entstehen einer konstanten Mischrasse rechnen kann.

Mehr der Vollständigkeit halber sei noch erwähnt, daß in manchen Fällen auch noch die

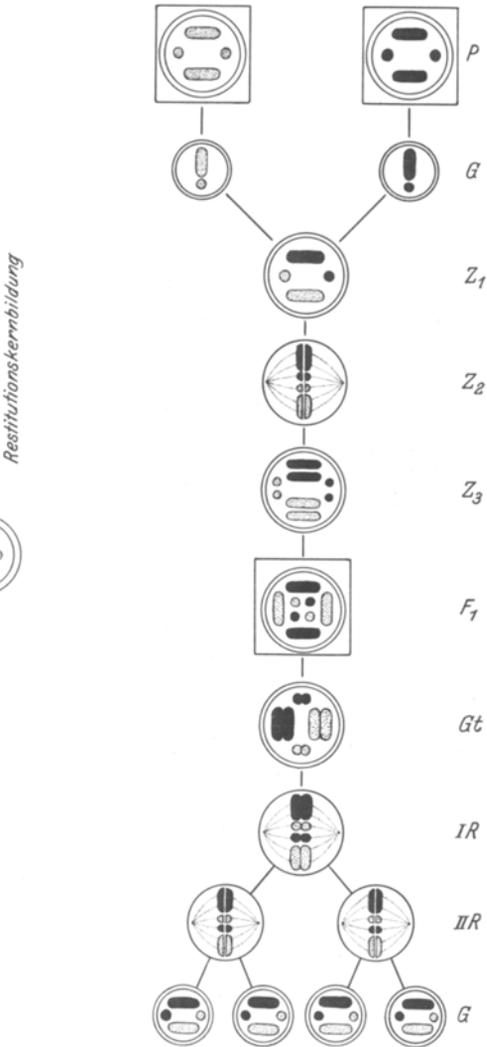


Abb. 7. Schema der Entstehung heterozygoter Gameten infolge Rückbildung der ersten Kernteilung des befruchteten Eies, aus dem das F_1 -Individuum entsteht. Vergleiche mit Abb. 6. Z_1 =Zygote kurz nach der Befruchtung, Z_2 =erste Kernteilung in der Zygote, Z_3 =nach der Rückbildung der ersten Kernteilung. Original.

im Auge zu behalten. Und in manchen Fällen wird endlich auch die Entscheidung, ob ein Bastard sich bisexuell oder parthenogenetisch fortpflanzt, der cytologischen Untersuchung zufallen. Allerdings ist eine Untersuchung dieser Art meistens eine sehr mühevoll und zeitraubende Angelegenheit.

Zum Schluß muß noch eines bemerkt werden. Die Bedeutung der Cytologie für die angewandte Genetik beruht, wie ich im Vorausgegangenen zu zeigen versucht habe, in erster Linie auf dem Vorkommen verschiedener Atypieen des Chromosomenformwechsels.

Es hat nun — wenigstens heutzutage — ganz den Anschein, als ob diese Atypieen bei Pflanzen viel häufiger sind als bei Tieren, oder besser gesagt, häufiger verwertbare Konsequenzen haben. Wir kennen eine Unzahl von polyploiden Pflanzenrassen, aber nur ganz wenige polyploide Tiere.

Schon aus diesem Grund wird die praktische Anwendung der Cytologie vorläufig wohl hauptsächlich auf die Pflanzenzüchtung beschränkt bleiben. Aber auch aus einem anderen Grund; die Hauptobjekte der Tierzucht sind Wirbeltiere: Säugetiere, Vögel, Fische. Und die cyto-

logische Untersuchung dieser Organismen stellt an das technische Können und die Beobachtungsgabe des Untersuchers sehr hohe Anforderungen und ist auf alle Fälle sehr zeitraubend. Es ist vielleicht voreilig, solchen Untersuchungen jeden praktischen Wert abzuspochen, aber man kann wohl soviel sagen, daß sie in den Routinebetrieb des rationellen Züchters wohl schwerlich aufgenommen werden dürften und zunächst dem „reinen“ Cytologen vorbehalten bleiben werden; etwaige praktische Ergebnisse werden dann, wie so oft, ihren Weg aus dem Laboratorium in die Praxis schon finden. Anders steht die Sache jedoch, falls die praktische Insektenzüchtung einen Aufschwung erfährt (ich denke dabei an die Züchtung von Insekten im Dienste der Schädlingsbekämpfung); hier kann die Cytologie viel leichter und vielleicht auch mit mehr Aussicht der Praxis dienstbar gemacht werden.

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung, Müncheberg.)

Über die Möglichkeiten der experimentellen Erzeugung neuer Pflanzenrassen durch künstliche Auslösung von Mutationen.

Von **H. Stubbe.**

Die großen Erfolge, welche die Pflanzenzüchtung in den letzten Jahrzehnten erzielt hat, finden ihre Grundlage in der Erkenntnis einer Gesetzmäßigkeit der Vererbung einzelner Merkmale. Die praktische Auswirkung dieser Vererbungsgesetze hat zu den Methoden der Transgressions- und der Kombinationszüchtung geführt, die im Laufe der nächsten Jahrzehnte noch eine bedeutende Rolle spielen werden. Mit Hilfe dieser beiden Züchtungsmethoden besteht die Möglichkeit, neue Pflanzenrassen zu erzeugen, welche wirtschaftlich gute Eigenschaften, — also etwa Widerstandsfähigkeit gegen Krankheiten oder Ertragreichtum —, die ursprünglich das Charakteristikum verschiedener Rassen und Arten waren, auf einem Individuum zu vereinen. Einer der ersten und bekanntesten Versuche, um auf dem Wege der Kombinationszüchtung zu leistungsfähigeren Kulturpflanzen zu kommen, ist die Arbeit des schwedischen Forschers NILSSON-EHLE, der die Winterfestigkeit schwedischen Landweizens mit dem hohen Ertrag des englischen Squarehead vereinigte. Es handelt sich hier also um eine einfache Kombination von zwei bereits vorhandenen Eigenschaften. Die Möglichkeiten aber, neue widerstandsfähige und ertragreiche Sorten zu züchten, sind mit diesen Methoden nicht erschöpft. In den letzten Jahren haben nämlich Untersuchungen ganz

anderer Art eine weitere Perspektive für die Erzeugung neuer Kulturpflanzen eröffnet.

Es ist allgemein bekannt, daß in jeder Spezies, die in großem Maßstab kultiviert wird, hin und wieder Individuen auftreten, die von der Stammform verschieden sind. Erweist sich diese Abweichung als erblich, und ist sie nicht durch Bastardspaltung entstanden, so sprechen wir von einer Mutation. Die Spontan-Mutationen, die also auf einer Änderung der Faktorenkonstitution beruhen, haben in vielen Fällen wichtiges Ausgangsmaterial in der Züchtung geliefert. Über den Ursprung dieser Spontan-Mutationen können nur Vermutungen geäußert werden.

Man weiß nun seit ziemlich langer Zeit, daß durch chemische und physikalische Reizung die Erbmasse in irgend einer Weise beeinflusst werden kann. Als erste haben F. WOLFF 1909 und E. SCHIEMANN 1912 Versuche über Mutationsauslösung bei Bakterien, Algen und niederen Pilzen ausgeführt und festgestellt, daß die Höhe der Mutationsrate durch bestimmte Chemikalien wesentlich erhöht werden kann. Im Jahre 1919 hat E. STEIN im Institut für Vererbungsforschung in Dahlem mit Radiumbestrahlungen am Löwenmaul *Antirrhinum majus* zum Zwecke der Mutationsauslösung begonnen. Bei diesen Arbeiten traten neben einer Anzahl von Mutationen in erster Linie sogenannte Radio-Morphosen auf,