

Über die durch chromosomale Aberrationen verursachte Sterilität

LEONORE DENNHÖFER

Institut für Entwicklungsphysiologie der Universität zu Köln (BRD)

Sterility Due to Aberrations

Summary. A decrease of fertility can be caused by chromosomal aberrations of two different types:

1) Inversions and transpositions —

Aneuploid gametes will only be formed, if crossingover had happened between the breakpoints. A possible regulation against this sterility is avoiding any crossingover in the organism. Especially mechanisms in oogenesis and spermatogenesis are developed against paracentric inversions only.

2) Reciprocal translocations —

Aneuploid gametes are the result of adjacent segregation of the chromosomes involved in the translocation. The percentage of sterility is correlated with the relation of alternate and adjacent segregation. At random segregation results a relation of 2:4 between euploid and aneuploid gametes resp. 66% sterility. But in literature there are described all possible relations between euploid and aneuploid gametes; this not only in different genera but also in populations of a species (per example in crossing experiments).

These facts, especially the results of crossing experiments beget the hypothesis, that segregation of the chromosomes involved in a translocation is under strict genetic control. We postulate, that it is attributable to a single, Mendelian factor, called "sg". This factor exists in a series of multiple alleles causing different relations between alternate and adjacent segregation. The allelomorph causing a higher fertility is dominant over the allelomorph, producing less euploid gametes.

The percentage of sterility resp. fertility due to a translocation is not constant, but can be changed by mutual events. The individuum possessing the allele for more fertile gametes — without respect whether homo- or heterozygotous — will produce more offspring than another individuum with lower regulating alleles. So the alleles for sterility will be lost in the course of evolution. Finally, only individuals of a species with complete fertility (sg^4/s_g^4) will survive in spite of segmental interchange (like *Oenothera* ssp., *Periplaneta americana* etc.).

These mechanisms of regulation against sterility due to chromosomal aberrations are of interest in view of pest control with genetic methods.

Mit der Einführung des DDT als Insektizid durch Paul Müller im Jahre 1938, der dafür 10 Jahre später den Nobel-Preis erhielt, meinte man ein Universalmittel gegen schädliche oder lästige Insekten gefunden zu haben. Doch bereits Ende der vierziger Jahre waren resistente Stämme von der Stubenfliege (*Musca domestica*) und der Hausstechmücke (*Culex pipiens*) bekannt. Die Liste der seitdem ebenfalls resistent gewordenen Arten und Populationen ist groß. Der gleiche Wechsel von Euphorie über den Erfolg eines neuen Pestizids bis zur Resignation wegen der Resistenz der Insekten dagegen läßt sich für viele Verbindungen aufzeigen. Resistenz bedeutet, daß das Mittel gegen die Schädlinge wirkungslos geworden ist, weil für diese durch einen mutativen Vorgang das Pestizid nicht mehr als Gift wirkt.¹ Zu diesem Problem der Resistenz kommt noch hinzu, daß fast alle Pestizide nicht artspezifisch wirken, d. h. den umgebenden Biotop stark schädigen. Der langsame chemische Abbau dieser Verbindungen, ihre Anreicherung in Boden, Wasser und Organismen spricht ebenfalls gegen die Anwendung.

¹ Eine zusammenfassende Darstellung der Resistenz bei Insekten gibt Brown (1967).

Ein neuer Versuch, Insektenpopulationen einzudämmen oder zu vernichten, ist die Methode des Aussetzens künstlich sterilisierter Männchen der betreffenden Schädlingsart. Schwierigkeiten treten dabei dadurch auf, daß chemosterilisierte Männchen den steril machenden Stoff an ihre Umgebung abgeben können — und damit den Biotop schädigen — bzw. daß strahlensterilisierte Männchen nicht mehr genügend konkurrenzfähig gegenüber denen der Wildpopulation sind. Vielleicht lassen sich jedoch diese beiden Nachteile der Methode durch weitere Untersuchungen und Entwicklungsarbeiten beseitigen.

Vielversprechend sind — neben einer Vielzahl biologischer Methoden (Übersicht bei Franz und Krieg 1972) — die artspezifischen Bekämpfungsmethoden auf genetischer Grundlage. Ein voller Erfolg wurde die Vernichtung der Stechmücke *Culex pipiens fatigans* in einem burmesischen Dorf durch die Inkompatibilität von Stämmen verschiedener Herkunft (Laven 1967). Da diese Form der Unverträglichkeit bei *Culex*-Stämmen jedoch ein ziemlich isoliert stehendes Phänomen ist, wurde nach anderen genetischen Kontroll-Methoden gesucht. Bereits Serebrowski (1940) schlug in einem Modell vor, bei *Drosophila* die durch eine reziproke Translokation verursachte Semisterili-

tät dazu zu benutzen. Diese Überlegungen wurden unabhängig davon von Laven (1968, 1969a, b) und Curtis (1968) erneut entwickelt. Durch das Aussetzen semisteriler Individuen wird der Vermehrungsquotient der Population verringert; manifestiert sich die Letalität bzw. die ihr zugrunde liegende Aberration heterozygot in der Population, so wird sie nach einmaligem Aussetzen diese von Generation zu Generation verringern. Modellvorstellungen (Laven 1969b, Laven und Aslamkhan 1970, Laven *et al.* 1971b; Curtis 1968; Whitten 1970, 1971a, b) und positiv abgeschlossene Freilandversuche (Laven *et al.* 1971c) überzeugen von dem Werte und den Erfolgsaussichten dieser streng artbezogenen Bekämpfungsmethode.

Aus cytologischer Sicht erhebt sich die Frage, welche Typen chromosomaler Aberrationen dafür geeignet sind und welche verwendet werden sollten. Weiter ist von großer Wichtigkeit, ob gegen die so bedingte Sterilität der heterozygoten Trägerindividuen eine Resistenz, d. h. ein Regulationsmechanismus wirksam werden kann.

Prinzipiell muß die Möglichkeit einer solchen Regulation gegen Aberrations-Sterilität bejaht werden. Jede Sterilität erzeugende Aberration ist ein Nachteil für die betreffende Population. Jedes Individuum, das von dem „Gebrechen“ nicht betroffen ist, hat einen selektiven Vorteil. Ein spontan entstandener oder latent vorhandener Regulationsmechanismus gegen diese Teilsterilität wird sich rasch in einer Population ausbreiten, wenn durch das Einschleusen von Aberrationen selektiver Druck entsteht.

Betrachten wir die Typen chromosomaler Aberrationen, die konstante erbliche Sterilität verursachen können, so lassen sich diese in zwei Gruppen einteilen:

1. Inversionen und Transpositionen — Nur durch einfachen Stückaustausch zwischen den Bruch-Kontaktpunkten kommt es zu aneuploiden Gameten und zu letalen Zygoten.

2. Reziproke Translokationen — Aneuploide Gameten entstehen hier durch Besonderheiten der meiotischen Segregation.

Zu 1. Je größer das invertierte Segment ist, desto öfter kann Crossing-over eintreten und desto höher ist die Rate unvollständiger Chromosomen. In pericentrischen Inversionen, die also das Centromer umfassen, bedingt Crossing-over im invertierten Segment Duplikation bzw. Defizienz im Chromosom. Bei Tieren sind diese Spermien funktionsfähig, führen jedoch zu letalen Zygoten. Bei Pflanzen stirbt der damit behaftete Gametophyt unmittelbar ab.

Bisher ist keine Regulation gegen diesen Aberrationstyp bekannt, außer der generellen Unterdrückung jeglichen Faktorenaustausches. In Männchen von *Drosophila* z. B. kann sich eine pericentrische Inversion nicht durch aneuploide Gameten auswirken, ebensowenig wie in Weibchen der Stechmücke *Culex tritaeniorhynchus* (Baker und Rabbani 1970, Sakai *et al.* 1971a, b).

Geschieht ein Stückaustausch im invertierten Bereich einer paracentrischen Inversion, resultiert daraus in der meiotischen Anaphase ein dicentrisches Chromosom und ein acentrisches Fragment. Eine mögliche Steuerung gegen diese Fertilitätsminderung ist ebenfalls die Unterdrückung jeglichen Faktorenaustausches. Zum anderen tritt gegen diese Art von Inversion eine echte gezielte Regulation während der Oogenese auf: die durch die dicentrische Brücke verbundenen Teilungsprodukte werden in die Polkörper abgeschoben. Man kennt diese Regulation von einigen Dipteren, so von *Drosophila melanogaster* (Sturtevant und Beadle 1936, Novitski 1952), *Sciara* (Carson 1946) und *Chironomus* (Acton 1956). Auch Ergebnisse an *Lilium spec.* und *Tulipa spec.* (Darlington und LaCour 1941), Gerste (Smith 1941) und Mais (Morgan Jr. 1950) werden in dieser Art gedeutet. Tragen Männchen von *Chironomus* oder *Dicranomyia* diese Aberration heterozygot, dann verschmelzen die durch die Inversionsbrücke verbundenen Zellen zu funktionsunfähigen Spermien (Philip 1942, Beermann 1956, Acton 1956; Wolf 1941). Vermutlich haben auch andere Organismengruppen parallel ähnliche oder gleiche Regulationsmechanismen entwickelt. Anders läßt sich das sehr häufige natürliche Auftreten paracentrischer Inversionen nicht verstehen.

Transpositionen, also intrachromosomale Verlagerung eines Chromosomenabschnittes, führen ebenfalls zu Sterilität durch einfachen Stückaustausch zwischen beiden Bruch-Kontaktpunkten (Denhöfer 1973a). Da man diesen Aberrationstyp außer mit gezielten Kreuzungen nur in Polytäncchromosomen mit Sicherheit nachweisen kann, ist wenig über die Häufigkeit seines Auftretens bekannt. Außer der Unterdrückung des Stückaustausches ist, wie bei pericentrischen Inversionen, kein Regulationsmechanismus wahrscheinlich.

Zu 2. Im Jahre 1914 beobachtete Belling, daß bei einigen Pflanzen von *Stizolobium* (*Papilionaceae*) und einem Teil ihrer Nachkommen nur die Hälfte der Pollen fertil waren; er nannte dieses Phänomen „semisterility“, ohne vorerst eine Deutung dafür geben zu können. Erst 1926 entwickelten Belling und Blakeslee die Theorie, daß dieser erblichen Teilsterilität — nun am Beispiel *Datura stramonium* — ein reziproker Segmentaustausch nicht-homologer Chromosomen zugrunde liegt.

Diese teilsterilen Linien mit reziproken Translokationen finden in den letzten Jahren die größte Aufmerksamkeit im Hinblick auf genetische Schädlingsbekämpfungsmethoden (Laven 1968, Curtis 1968). Solche Linien lassen sich sowohl in der Nachkommenschaft röntgenbestrahlter (Laven und Jost 1971a) als auch in der mit chemomutagenen Stoffen behandelte Männchen (Amirkhanian 1972) finden.

Die unvollständigen Spermien, die nach der Befruchtung normaler Eizellen zu lebensunfähigen Zygoten führen, entstehen durch Besonderheiten der

meiotischen Segregation des sogenannten Translokations-Kreuzes.

Cytologisch gesehen, handelt es sich bei einer Translokation um einen reziproken Segmentaustausch nicht-homologer Chromosomen. Ist eine solche Translokation heterozygot in einem Individuum vorhanden, dann paaren sich auch hier in der meiotischen Prophase die einander homologen Loci. Es entsteht eine kreuzförmige Anordnung der vier beteiligten Chromosomen. Nur wenn die beiden schräg gegenüberliegenden, alternierenden Chromosomen zu einem Pol gelangen, entstehen vollständige Gameten: der eine zeigt dann die normale Chromosomen-Konfiguration, der andere ist Translokationsträger.

Wandern hingegen benachbarte Chromosomen zu einem Pol, sind die daraus entstehenden Gameten aneuploid: sie tragen sowohl eine Duplikation als auch eine Defizienz. Bei der Segregation benachbarter Chromosomen wird noch unterschieden, ob sich die homologen Centromere trennen („adjacent-1“) oder nicht („adjacent-2“). Eine Reihe von Autoren konnte den Nachweis führen, daß adjacent-2 tatsächlich vorkommt, die Centromere also nicht allein für die Wanderung zu den Polen bestimmend sind (z. B. Muller 1930, Dobzhansky 1930, Sturtevant and Dobzhansky 1930, McClintock 1930, Garber 1948). Handelt es sich um einen inäqualen Stückaustausch und tritt in einem Arm des Kreuzes zwischen der Bruchstelle und dem Centromer interstitielles Crossing-over ein, dann ergibt dies bei alternativer Verteilung unvollständige Gameten, bei benachbarter Verteilung unter Trennung der homologen Centromere (adjacent-1) jedoch vollständige (Marquardt 1941). Von Sonderfällen, wie z. B. in einer Translokation beim Mais (Burnham 1932), wo auch durch benachbarte Segregation entstandene defiziente Gametophyten stets lebensfähig sind, weil die Defizienz nur drei unwesentliche Chromomere umfaßt, sei hier abgesehen.

Bei den Grundvorgängen von Mitose und Meiose handelt es sich um Phänomene, die bei allen Eukaryonten äußerlich weitgehend gleichartig verlaufen und deshalb auch von denselben genetisch bedingten Gesetzmäßigkeiten gesteuert werden dürften. Dies muß dann auch für die Regeln der meiotischen Segregation der an einer Translokation beteiligten Chromosomen gelten. Äußerliche, cytologisch sichtbare Erscheinungsformen, wie z. B. das Vorkommen eines geschlossenen Ringes (durch vier terminalisierte Chiasmata bedingt) oder nur einer Kette (ein Chiasma fehlt) in der Diakinese oder Metaphase sind von untergeordneter Bedeutung.

Das zahlenmäßige Verhältnis vollständiger zu unvollständigen Gameten in translokationsheterozygoten Individuen hängt in erster Linie von dem Verhältnis ab, in welchem alternierende und benachbarte Segregation stattfindet. Bei völlig willkürlicher Verteilung erwartet man bei einer einfachen reziproken Translokation sechs Gametentypen, von denen vier

einen unvollständigen Chromosomensatz und nur zwei einen vollständigen erhalten. Ist eine Regulation zugunsten eines höheren Anteils fertiler Gameten vorhanden, müssen auch die anderen Relationen (3:3, 4:2, 6:0) verwirklicht sein.

Tatsächlich sind diese vier Möglichkeiten der proportionalen Verschiebung zugunsten euploider, lebensfähiger Gameten in zahlreichen Arten bei Einzelindividuen aufgefunden worden.

Es sollen hier möglichst nur solche Beispiele angeführt werden, bei denen nicht nur die cytologisch sichtbare Segregation, sondern auch die Fertilität geprüft worden ist. Es sind deshalb in der Mehrzahl Pflanzen, weil dort die Fertilität direkt am Zustand der Pollen oder der Zahl der Samen abgelesen werden kann: aneuploide Gametophyten sind nicht lebensfähig. Bei Tieren hingegen erfordert das Nachprüfen der Fertilität großen, oft nicht durchführbaren Zuchtaufwand.²

Gehen wir von der Annahme aus, daß das Grundprinzip der meiotischen Segregation bei allen Organismen gleichartig ist und daß eine Regulation zugunsten fertiler Nachkommen durch Verschiebung des Verhältnisses der alternierenden zur benachbarten Verteilung zu erwarten ist, dann ergeben sich theoretisch vier quantitativ unterschiedene Stufen:

alternierend: benachbart		Fertilität in %	Sterilität in %
1.	2:4	33,3	↑ 66,6
2.	3:3	50	50
3.	4:2	66,6	33,3
4.	6:0	↓ 100	0

Ebenso denkbar ist auch die Verschiebung, ausgehend vom Verhältnis der willkürlichen Verteilung, zu Ungunsten euploider Gameten. Es tritt dann eine Regulation auf, die nur noch benachbarte Segregation zuläßt, und es entstehen nur noch aneuploide Gameten. Eine solche, selektiv gesehen, negative Regulation hat keinerlei Chancen zum Überleben.

In der Literatur ist ein Fall dieser Art bekannt. Haga (1943) analysiert eine reziproke Translokation in einem Exemplar von *Lilium Hansonii* (*Liliiflorae: Liliaceae*). In der Metaphase ist stets ein Ring der vier Chromosomen vorhanden, die Segregation dieser erfolgt immer benachbart. Es entstehen nur unvollständige Gametophyten. Die Kontrolle der Pollen ergab, daß 99,8% steril waren.

Doch nun zurück zu den Stufen einer positiven Regulation zugunsten fertiler Gameten, ausgehend von der Stufe der zufälligen Chromosomenverteilung.

Beispiele für diese Stufe sind selten (Tab. 1). Auf diese Segregationsart nimmt lediglich interstitielles Crossing-over Einfluß, und zwar in der Weise, daß — wie bei normalen Bivalenten (Bridges 1916) — sich

² Eine Vielzahl cytologisch gesicherter Translokationen bei Pflanzen referiert Burnham (1956).

Table 1. *Beispiele aus der Literatur für zufällige Verteilung der Chromosomen eines Translokationskreuzes*

Art	Autor	Segregation altern.:benachbart 2:4 (in %)		Fertilität (in %)
<i>Allium ammophilum</i> (Liliiflorae: Liliaceae)	Levan (1935)	selten	überwiegend	nicht nachgeprüft
<i>Triticum dicoccum</i> <i>Triticum durum</i> (Glumiflorae: Gramineae)	Hosono (1935)	29,4	70,6	nicht nachgeprüft
<i>Pisum</i> ssp. (Leguminosae: Papilionaceae)	Lamprecht (1939)	nicht nachgeprüft		34—37
<i>Strelitzia augusta</i> (Scitamineae: Musaceae)	Simmonds (1954)	24	86	34
<i>Physalis alkekengi</i> <i>Physalis francheti</i> (Personatae: Solanaceae)	Gottschalk (1954)	nicht auswertbar		15—20
<i>Gesonula punctifrons</i> (Orthoptera: Saltatoria)	Sarkar (1955)	33	76	34,8
<i>Chorthippus brunneus</i> (Orthoptera: Acrididae)	Lewis und John (1963) John und Hewitt (1963)	29 12,5	71 87,5	nicht nachgeprüft nicht nachgeprüft
Maus* (Rodentia)	Koller (1944)	24	76	30—39

* Genaue Angabe fehlt

durch Chiasmata verbundene Chromosomen trennen. Im Fall der von John und Hewitt (1963) beschriebenen Translokation bei *Chorthippus* sind die interstitiellen Segmente größer als in dem von Lewis und John (1963) analysierten; dieser Unterschied begünstigt im 1. Fall interstitiellen Stückaustausch und führt so, bei Verteilung ohne Regulation, zu einem nochmals erniedrigten Anteil vollständiger Chromosomen. In der Translokation bei *Gesonula punctifrons* ist keinerlei interstitielles Crossing-over festgestellt (Sarkar 1955), das Verhältnis alternierend : benachbart beträgt erwartungsgemäß 2:4.

Das Verhältnis 1:1, welches zur klassischen Semisterilität führt, wurde für ausnehmend viele Arten festgestellt. Eine kleine Auswahl gibt Tabelle 2. Da dieser Verteilungsmodus so oft gefunden und auch am besten untersucht ist (White 1954, Burnham 1962), herrscht die Ansicht vor, dies sei der „Normalfall“ und andere Verteilungsweisen nur kuriose Ausnahmen.

In dieser Gruppe sind die in Mais und bei *Drosophila* aufgefundenen oder induzierten Translokationen am genauesten analysiert.

McClintock (1930) gelang es erstmals, eine Translokation im Mais cytologisch nachzuweisen und damit die interchange-Hypothese von Belling und Blakeslee (1926) als Ursache der Semisterilität zu belegen. Ebenfalls beim Mais analysierte Burnham (1950) den Einfluß des interstitiellen Crossing-overs auf den Verteilungsmodus; das Verhältnis der alternierenden zur benachbarten Verteilung bleibt davon unberührt, nur die relativen Anteile von adjacent-1 und adjacent-2 können sich unter dem Einfluß des Stückaustausches verschieben.

Die Reihenfolge der Untersuchungen an Translokationsheterozygoten von *Drosophila melanogaster* verläuft in fast gleicher Form: Muller (1930) weist durch gezielte Kreuzungen nach, daß tatsächlich reziproker Stückaustausch stattgefunden hat und daß alle theoretisch erwarteten (markierten) Gametentypen auftreten. Eine zahlenmäßige Analyse der Segregationstypen, unter besonderer Berücksichtigung der adjacent-2-Verteilung, geben Sturtevant und Dobzhansky (1930). Auch die Einflußnahme interstitiellen Crossing-overs auf die Sterilitätsrate wurde von diesen Autoren geprüft.

Die Bedeutung des interstitiellen Stückaustausches sollte jedoch nicht überschätzt werden, weil durch die Bruch-Kontaktpunkte im Chromosom die Austauschrate ganz allgemein erniedrigt ist (u. a. Dobzhansky 1930, 1931; Sakai *et al.* 1971 a). Weitere Faktoren, die die Segregation in gewissem Maße beeinflussen sollen, analysiert Glass (1935). Einen umfassenden Überblick über die Kenntnisse der Segregation in dieser 2. Regulationsstufe gibt Burnham (1962).

Die 3. postulierte Stufe, in der das Verhältnis alternierend : benachbart 4:2 beträgt und zu einer Fertilitätsrate von ca. 66% führt, wurde bisher nur selten beschrieben (Tab. 3). So bei einer Linie von *Hordeum vulgare*, in der die Fertilität der Pollen auf 66,4% reduziert ist; die Segregation der Chromosomen ist zu 64,8% alternierend und nur zu 35,2% benachbart (L. Smith 1941). Bei cytologisch und formalgenetisch gesichertem heterozygoten Vorhandensein einer autosomalen, reziproken Translokation bei der „screw worm-fly“ (*Cochliomyia hominivorax*) zeigen die Geschlechter unterschiedliche Verteilungsraten. Bei den

Tabelle 2. Auswahl von Literatur-Beispielen für eine gerichtete Segregation im Verhältnis 3:3

Art	Autor	Segregation altern.:benachbart 3:3 (in %)	Fertilität in %
<i>Stizolobium</i> ssp. (Leguminosae: Papilionaceae)	Belling (1914)	nicht nachgeprüft	50
<i>Datura stramonium</i> (Personatae: Solanaceae)	Belling und Blakeslee (1926)	nicht nachgeprüft	50
<i>Rumex acetosella</i> (Polygonales: Polygonaceae)	Kihara (1927)	45—55	nicht nachgeprüft
<i>Pisum</i> ssp. (Leguminosae: Papilionaceae)	Hakansson (1929)	50	50
	Pellow und Richardson Sansome (1932)	nicht nachgeprüft	50
	Nilsson (1936)	nicht nachgeprüft	50
	Lamprecht (1939, 1954, 1955)	nicht nachgeprüft	50
<i>Zea mays</i> (Glumiflorae: Gramineae)	McClintock (1930)	50	50
	Burnham (1930, 1950)	50	50
	Anderson (1935)		50
<i>Tradescantia</i> ssp.	Sax und Anderson (1933)		
	Anderson und Sax (1936)	50	50
	Darlington (1929a)	50	50
<i>Petunia</i> ssp. (Personatae: Solanaceae)	Welzel (1954)	nicht nachgeprüft	50
<i>Hordeum vulgare</i> (Glumiflorae: Gramineae)	Burnham et al. (1954)	nicht nachgeprüft	50
<i>Drosophila melanogaster</i> (Diptera: Drosophilidae)	Muller (1930)	50	50
	Sturtevant und Dobzhansky (1930)	60	40
	Dobzhansky und Sturtevant (1932)	60	40
	Glass (1935)	nicht nachgeprüft	50
	Snell (1935, 1946)	nicht nachgeprüft	50
	Hertwig (1941)	nicht nachgeprüft	50
	Koller (1944)	44—48	52—56
Maus* (Rodentia)	Bouricius (1948)	nicht nachgeprüft	50
<i>Purpura lapillus</i> (Gastropoda: Prosobranchia)	Staiger (1955)	50	50
<i>Musca domestica</i> (Diptera: Muscidae)	Wagoner et al. (1969)	nicht nachgeprüft	50
<i>Aedes aegypti</i> (Diptera: Culicidae)	Rai et al. (1970)	nicht nachgeprüft	50
<i>Culex pipiens</i> (Diptera: Culicidae)	Jost und Laven (1971)	überwiegend	40—60
	Denhöfer (1973 a, b)	nicht nachgeprüft	50
<i>Culex tritaeniorhynchus</i> (Diptera: Culicidae)	Sakai et al. (1971 a)	nicht nachgeprüft	50
	Selinger (1972)	nicht nachgeprüft	50

* Genaue Angaben fehlen

Weibchen tritt alternierend : benachbart im Verhältnis 1:1 auf (Sterilität 50%), bei den Männchen jedoch finden sich alternierend : benachbart im Verhältnis 2:1 (Sterilität 33%) (LaChance *et al.* 1964). Bei strahleninduzierten, Männchen-gebundenen Translokationen der Stubenfliege *Musca domestica* zeigte ein Teil der Tiere 50% Sterilität, ein anderer Teil ($\frac{1}{3}$ der untersuchten Linien) jedoch nur 34%. Gleichzeitig damit ist in diesen Linien das Geschlechtsverhältnis ebenfalls mit 2:1 zugunsten der Männchen verschoben (Wagoner *et al.* 1969). Auch bei einigen autosomalen Translokationen in *Drosophila melanogaster* soll die Fertilität bei 65% liegen (Pipkin 1940).³

³ Leider stand uns die Veröffentlichung von Pipkin (1940) nicht zur Verfügung. Wir zitieren in Anlehnung an LaChance *et al.* (1964).

Sakai *et al.* (1971 a) finden bei $\frac{1}{5}$ der induzierten, geschlechtsgekoppelten Translokationen in *Culex tritaeniorhynchus* ebenfalls nur ca. 35% Sterilität.

Die 4. Stufe, die die völlig gerichtete Segregation zeigt, ist wiederum von vielen Arten bzw. Individuen bekannt (Tab. 4). Die bekanntesten Beispiele dafür sind die konstante Strukturheterozygotie zeigenden Arten der Gattungen *Oenothera* und *Rhoeo*, die so gut wie keinerlei Fertilitätsminderung zeigen (Belling 1927, Darlington 1929 a, b, Cleland 1929 a, b). Dies ist besonders bemerkenswert, weil in diesen Arten meist sämtliche Chromosomen des Satzes in einen Translokationskomplex einbezogen sind. Sind die Brüche, wie meist in den natürlich aufgefundenen Translokations-Populationen, nahe der Centromere, kann kein interstitielles Crossing-over auftreten. Da-

Tabelle 3. Beispiele für eine gerichtete Segregation im Verhältnis 4:2 zugunsten euploider Gameten

Art	Autor	Segregation altern.:benachbart 4:2 (in %)		Fertilität in %
<i>Campanula persicifolia</i> (Synandreae: Campanulaceae) Translokationskomplex \odot 8	Gairdner und Darlington (1931)	60—70	40—30	nicht nachgeprüft
	Darlington und LaCour (1950)	80	20	nicht nachgeprüft
<i>Briza media</i> (Glumiflorae: Gramineae)	Kattermann (1933)	68	32	nicht nachgeprüft
	Kattermann (1938 a, b)	60—70	40—30	nicht nachgeprüft
<i>Pisum</i> ssp. (Leguminosae: Papilionaceae)	Lamprecht (1939, 1954)	nicht nachgeprüft		64
<i>Hordeum vulgare</i> (Glumiflorae: Gramineae)	L. Smith (1941)	64,8	35,2	66,4
	Burnham et al. (1954)	nicht nachgeprüft		65
<i>Drosophila melanogaster</i> (Diptera: Drosophilidae)	Pipkin (1940)			66
<i>Cochliomyia hominivorax</i> (Diptera: Calliphoridae)	LaChance et al. (1964)	64	36	67
<i>Musca domestica</i> (Diptera: Muscidae)	Wagoner et al. (1969)	nicht nachgeprüft		66
<i>Culex tritaeniorhynchus</i> (Diptera: Culicidae)	Sakai et al. (1971 a)	nicht nachgeprüft		60—70
<i>Culex pipiens</i> (Diptera: Culicidae)	Dennhöfer (1973 b)	nicht nachgeprüft		ca. 66

Tabelle 4. Literaturbeispiele für völlig gerichtete Segregation, d. h. komplette Fertilität trotz vorhandener Translokation

Art	Autor	Segregation altern.:benachbart 6:0 (in %)		Fertilität in %
<i>Datura stramonium</i> (Personatae: Solanaceae)	Blakeslee (1929)	nicht nachgeprüft		100
	Bergner et al. (1933)	nicht nachgeprüft		100
<i>Brodiaea lactea</i> (Liliiflorae: Liliaceae)	F. H. Smith (1933)	100	0	100
<i>Tradescantia geniculata</i> (Farinoae: Commelinaceae)	Anderson und Sax (1936)	95	5	94
<i>Triticum monococcum</i> (Glumiflorae: Gramineae)	Thompson und Thompson (1937)	100	0	90—95
	L. Smith (1939)	100	0	89
	Thompson und Hutcheson (1942)	93	7	89
	L. Smith (1948)	82,5		90,6
<i>Pisum</i> ssp. (Leguminosae: Papilionaceae)	Yamashita (1951)	nicht nachgeprüft		fast 100
<i>Hordeum vulgare</i> (Glumiflorae: Gramineae)	Lamprecht (1939, 1954)	nicht nachgeprüft		fast 100
	Hanson und Kramer (1949)	100	0	75—100
<i>Datura meteloides</i> (Personatae: Solanaceae)	Burnham et al. (1954)	nicht nachgeprüft		70—80
	Snow und Dunford (1961)	nicht nachgeprüft		fast 100
<i>Secale</i> ssp. (Glumiflorae: Gramineae)	Lawrence (1963)	nicht nachgeprüft		100
<i>Rhoeo discolor</i> (Farinosae: Commelinaceae) Translokationskomplex \odot 12	Belling (1927)	100	0	100
	Darlington (1929 a)	fast 100		fast 100
	Darlington und LaCour (1950)	fast 100		fast 100
<i>Oenothera lamarckiana</i> (Myrtales: Onagraceae) Translokationskomplex \odot 12	Cleland (1926, 1929 a, b; 1936)	80—90	10—20	fast 100
	Darlington (1929 a)	fast 100		fast 100
	Catcheside (1935, 1954)	fast 100		fast 100
	Marquardt (1948)	fast 100		fast 100
<i>Oenothera muricata</i> (Myrtales: Onagraceae) Translokationskomplex \odot 14	Cleland (1926)	80—90	10—20	fast 100
<i>Periplaneta americana</i> (Orthoptera: Blattidae)	Lewis und John (1957)	100	0	nicht nachgeprüft
	John und Lewis (1958)	100	0	nicht nachgeprüft
<i>Blaberus discoidales</i> (Orthoptera: Blattidae)	John und Lewis (1959)	100	0	nicht nachgeprüft

durch wird verhindert, daß trotz alternierender Segregation aneuploide Gameten entstehen können.

Auch Linien von *Triticum monococcum* und *Hordeum* spec. verteilen die an einer Translokation beteiligten Chromosomen fast ausschließlich alternativ. Die geringe Sterilität wird auf interstitielles Crossing-over zurückgeführt (L. Smith 1939, 1948; Hanson und Kramer 1949). Mehrfache reziproke Translokationen verändern die Sterilitätsrate nicht wesentlich.

Bei Tieren wird diese Regulationsstufe bislang nur von zwei Schabenarten berichtet (*Periplaneta americana*: Lewis und John 1957, John und Lewis 1958; *Blaberus discoidalis*: John und Lewis 1959).

Nach Durchsicht der angeführten Beispiele ist zu erkennen, daß der genetischen Steuerung während der meiotischen Segregation der Chromosomen eines Translokationskreuzes bei allen Organismen das gleiche Grundprinzip zugrunde liegen muß. Es sind einige Versuche unternommen worden, diese Regulation klarer zu erkennen. Bereits Müntzing (1929) versucht für die Translokationslinien von *Galeopsis tetrahit* (*Tubiflorae*: *Labiatae*) eine Beziehung herzustellen zwischen gewissen morphologischen Unterschieden und wechselnden Sterilitätsraten. Sax und Anderson (1933) suchen die Sterilitätsraten in Beziehung zu setzen mit der Zahl der Chiasmata, Länge der Segmente u. a. m. Sie kommen letztlich zu dem Schluß, daß diese Raten artspezifisch sein müßten. Lamm (1948) untersucht die Auswirkungen von Translokationen bei *Pisum*-Pflanzen; es treten auch bei dieser Art nur feste Relationen der Segregationsmöglichkeiten untereinander auf. Gerichtete Segregation ist nach Darlington und LaCour (1950) ein Ergebnis selektiver Vorgänge.

Dem Vorgang muß eine jeweils artspezifische bzw. individualspezifische Regulation zugrunde liegen, die durch Crossing-over oder Centromerfunktion modifiziert, nicht aber bestimmt wird. Es dürfte sich bei allen Organismen um einen dafür verantwortlichen Faktor handeln, der durch mutative Vorgänge in verschiedenen Qualitätsstufen vorliegen kann; diese Stufen zeigen untereinander eine Hierarchiefolge. Formalgenetisch formuliert, ist eine Reihe multipler Allele eines Gens denkbar, von denen das höher regulierende Allel jeweils dominant über das andere wirkt. Der Faktor „völlig gerichtete Segregation“ ist dann entstanden durch stufenweise mutative Vorgänge im Locus „willkürlich-zufällige Segregation“.

Schematisch läßt sich die Hypothese so formulieren:

Allel	sg ¹	< sg ²	< sg ³	< sg ⁴
Verhältnis benachbarter : alternierender Segregation	4:2	3:3	2:4	0:6
Sterilität in %	66	50	34	0

Überzeugende Argumente für diese Hypothese liefern solche Arten, in denen Translokationslinien verschiedener Herkunft unterschiedliche Segregation und Sterilität zeigen. Um unsere Hypothese jedoch beweisen zu können, müßte man bei einem geeigneten Objekt durch gezielte Kreuzungen und parallel laufende cytologische Untersuchungen diesen regulativen Sachverhalt und seinen Vererbungsmodus aufdecken können.

In dieser Richtung begonnene Untersuchungen kamen bisher jedoch zu keinem Ergebnis, entweder weil das Objekt ungünstig war (genetisch zu einheitlich reagierte) oder eine andere Arbeitshypothese verfolgt wurde.

So versuchten Frolik und Burnham (1950) eine Beziehung zwischen Sterilitätsrate und Lage der Bruchstellen in Translokationslinien bei Mais herzustellen. Sie fanden in keinem Fall eine gerichtete Segregation der Stufe 4, geben aber auch keinen Hinweis für die Herkunft des Materials, welches vermutlich aus stark ingezüchteten Laborlinien stammte.

Bei *Triticum monococcum* beschreiben Thompson und Thompson (1937) eine Translokation, die fast nur alternierende Segregation und somit fast keine Sterilität zeigt. In einer weiteren Arbeit (1956) berichtet J. B. Thompson, daß die Nachkommenschaft einer Pflanze von einer anderen Translokationslinie in der F₃ in durch ihre Sterilitätsraten signifikant unterschiedene Gruppen aufspaltet. Dies wird als Hinweis für eine genetische Kontrolle gewertet, ohne eine weitere formalgenetische Analyse durchzuführen. Lawrence (1958) versucht durch Selbstung von *Secale*-Pflanzen auf hohe Fertilität trotz vorhandener Translokation zu selektionieren. In einer späteren Arbeit (1963) berichtet der Autor von vier cytologisch sich gleichenden Translokationslinien, die konstant unterschiedliche Raten alternierender Segregation zwischen 50–90% zeigen. Lawrence postuliert daraus Selektion für hohe Fertilität, d. h. er postuliert ganz allgemein ein genetisches System, das die Orientierung der Chromosomen kontrolliert.

Offensichtlich wird unsere Hypothese einer monofaktoriellen Bestimmung des Segregationsvorganges am Beispiel *Datura stramonium*.

An einer semisterilen Linie dieser Art beweisen Belling und Blakeslee (1926) ihre allgemein geltende Hypothese des reziproken Stükaustausches. Schon 1929 berichtet Blakeslee von Kreuzungen zwischen Pflanzen verschiedener Herkunft, deren Hybriden trotz vorhandener Translokation aufgrund orientierter, gerichteter Segregation vollfertil sind. Die „Schlechte-Pollen-Rassen“ (= semisterile Linien) seien zwar weltweit verbreitet, aber nirgends der vorherrschende Typ. Eine umfassende Bestandsaufnahme dieser homozygoten Chromosomenrassen (= cryptic types oder prime types = PT genannt) geben Bergner *et al.* (1933). Die Strukturheterozygotie wird erst jeweils aufgedeckt durch Kreuzung gegen

eine willkürlich zum Standardtyp erhobene Rasse. Außer dieser PT 1 sind noch vier weitere Chromosomenrassen in natürlichen Populationen gefunden worden. Gegen den Standardtyp gekreuzt, sind zwei davon fertil, eine gibt zwischen 0–25%, die andere 50% Sterilität.

Eine Untersuchung der geographischen Verteilung dieser vier Strukturrassen (Blakeslee et al. 1937) zeigt, daß jeweils diejenige Rasse den Hauptanteil einer Population ausmacht, die den Faktor für völlig gerichtete Segregation besitzt; die teilsterile ist stets in der Minderzahl. Dies ist besonders bemerkenswert, weil diese Rassen heute homozygot für die Translokation sind, also unter natürlichen Umständen ohnehin vollfertil sind. Außerdem untersuchen Bergner et al. (1933) eine Vielzahl von induzierten Aberrationslinien, zu denen dem Text nach PT 1 als Ausgangsmaterial dient. Die translokationsheterozygoten Linien zeigen zum Teil volle Fertilität, manche 15 bzw. 25% Sterilität, ein anderer Teil jedoch 50%. Den Zahlen der analysierten Linien nach ist zu vermuten, daß das Ausgangsmaterial für den Faktor „völlig gerichtete Segregation“ heterozygot war: 34 der 48 induzierten Translokationen erhielten das Allel der höchsten Regulationsstufe homo- bzw. heterozygot (Sterilitätsraten von 15–25% sind durch interstitielles Crossing-over bei alternativer Verteilung zu erklären), 14 erhielten das Allel der niedrigeren Regulationsstufe in homozygoter Form, was sich in Semisterilität äußert.

Bezeichnen wir den postulierten Segregationsfaktor mit „sg“ und seine Allele mit sg^1 , sg^2 , sg^3 und sg^4 , wobei das höher regulierende dominant ist, dann lassen sich die Kreuzungen wie folgt deuten:

Es wurden Pflanzen von PT 1 bestrahlt und gegen unbehandelte der gleichen Chromosomenrasse ausgekreuzt. Das Aufspalten in semisterile und fertile Linien führt zu dem Schluß, daß PT 1 genotypisch sg^2/sg^4 sein muß.

PT 1 × PT 1
 $sg^2/sg^4 \times sg^2/sg^4$

sg^2/sg^2	50% Sterilität
sg^2/sg^4	völlig gerichtete Segregation
sg^4/sg^2	
sg^4/sg^4	

Aus dem Material ist leider nicht zu entnehmen, ob es ausgeschlossen werden kann, daß infolge der Bestrahlung der Faktor sg bei manchen Pflanzen in eine andere Stufe mutiert ist.

Dieses Symbolsystem läßt sich widerspruchlos auch auf die Kreuzungen der natürlich aufgefundenen Chromosomenrassen, wie von Bergner et al. (1933) durchgeführt, übertragen.

1)
 PT 1 × PT 2 bzw. PT 4
 $sg^2/sg^4 \times sg^4/sg^4$
 sg^2/sg^4 keine Sterilität festgestellt
 sg^4/sg^4

2)
 PT 1 × PT 3
 $sg^2/sg^4 \times sg^2/sg^4$
 sg^2/sg^2 50% Sterilität
 sg^2/sg^4
 sg^4/sg^2 } 0–25% Sterilität
 sg^4/sg^4

 im Durchschnitt 25% Sterilität

3)
 PT 1 × PT 7
 $sg^2/sg^4 \times sg^2/sg^2$
 sg^2/sg^2 50% Sterilität
 sg^2/sg^4 bis zu knapp 50% Sterilität durch interstitiellen Stückaustausch

 im Durchschnitt deutlich unter 50% Sterilität

Die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von interstitiellem Crossing-over ist sowohl abhängig von der artspezifischen Häufigkeit des Austausches wie von der Lage der Brüche; sie kann also von Art zu Art, aber auch von Translokationslinie zu Translokationslinie recht unterschiedlich sein. Über die zahlenmäßigen Auswirkungen von mehrfachem interstitiellem Crossing-over in den Armen eines Translokationskreuzes sei auf die Tabelle von Hanson und Kramer (1949) verwiesen.

Ein weiteres, sehr klares Beispiel für unsere Hypothese liefern die zahlreichen Kreuzungen, die Lamprecht (1939, 1954, 1955) mit Linien verschiedener Herkunft an *Pisum* durchgeführt hat. Der Autor beobachtet alle vier möglichen Sterilitätsraten. Er versucht sie dadurch zu erklären, daß genau das durch die Translokation defiziente Segment oder Teile davon in anderen Linien als Duplikation vorhanden sei. Beweise genetischer oder cytologischer Art fehlen. Die aufgetretenen Fertilitätsraten von 100, 65, 50 und 35% in F_1 -Pflanzen aus Kreuzungen der verschiedensten Linien finden hingegen durch unsere Hypothese der faktoriell gesteuerten Segregation in quantitativen Stufen eine Erklärung. Es lassen sich alle Ergebnisse der sehr zahlreichen Kreuzungen — die in sich ein weit verzweigtes System darstellen — mit dieser Hypothese widerspruchsfrei deuten. Die Vielfalt der vorhandenen Allele von sg beruht bei diesem Objekt auf dem sehr heterogenen Ausgangsmaterial von geographischen Rassen und Zuchtsorten. Auf diese Kreuzungen jedoch hier näher einzugehen, würde zu weit in Einzelheiten führen.

Ein anderes Beispiel für unsere Hypothese sind die Ergebnisse von Burnham *et al.* (1954), die in Gerste Translokationen induziert und aufgrund von Teilsterilität selektioniert haben. Sie isolierten 34 Linien, die von 14–58% Sterilität zeigen; keine einzige ist vollfertil.⁴ Bereits Hanson und Kramer (1949) berichten von einer Translokation in dieser Art, die sich durch völlig gerichtete Segregation und fast komplette Fertilität auszeichnete. Ein Teil der von Burnham *et al.* (1954) isolierten Linien zeigt weniger als 30% Sterilität, ein anderer konstant um 35%. Einige Linien sind jedoch bemerkenswerterweise semisteril. Nach unserer Hypothese ist dies nur so zu deuten, daß das Ausgangsmaterial entweder genotypisch sg^4/sg^4 oder sg^4/sg^3 war. Durch die Bestrahlung könnte der Faktor in einigen Fällen zu sg^3 oder sg^2 mutiert sein; durch Selbstung konnten die Pflanzen in den Testgenerationen homozygot werden.

Ein weiteres Beispiel für solch stufenweise Übergänge sind einige röntgeninduzierte Translokationen bei der Stechmücke *Culex tritaeniorhynchus*: Sakai *et al.* (1971a) berichten, daß bei dieser Art eine Translokation „normalerweise“ 50% aneuploider Gameten bedinge. Bei fast $\frac{1}{5}$ (13 von 64) der induzierten, geschlechtsgebundenen Translokationen, sowohl mit dem Männchen-bestimmenden Faktor M als auch mit dem Weibchen-bestimmenden Faktor m (Gilchrist und Haldane 1946, 1947) gekoppelt, tritt aber lediglich eine Rate von ca. 35% unvollständiger Gameten auf. Drei dieser Linien sind doppelt reziproke Translokationen, die anstelle der erwarteten 75% nur 50–55% Sterilität zeigen. Man kann dies nur so deuten, daß die Individuen, die in der P-Generation bestrahlt wurden, heterozygot für die Allele des Segregationsfaktors waren, also sg^2/sg^3 . Es treten damit in der Nachkommenschaft sowohl solche Linien auf, die 50% alternierende Verteilung und damit 50% Sterilität zeigen, als auch solche mit 66% alternierender Verteilung und damit nur 34% Sterilität; bei Vorhandensein von einer Doppeltranslokation sind dann in dieser Stufe rund 50% Sterilität bedingt. Eine quantitative Auswertung der beiden Gruppen ist hier nicht möglich, da eine gezielte Auslese durch die Benutzung von Markierungsgenen erfolgt ist.⁵

Bei *Musca domestica* bewirken einige Männchengekoppelte Translokationen ebenfalls nur 34% Sterilität, die Mehrzahl jedoch 50%. Vergleichbares wird für eine autosomale Translokation von *Cochliomyia hominivorax* berichtet, wie auch für *Drosophila melanogaster*. Es ist dabei zu beachten, daß im männlichen Geschlecht sowohl von *Musca*, als auch

von *Cochliomyia* und *Drosophila* der Stücker Austausch unterdrückt ist. Bei diesen Arten wirkt sich deshalb der Verteilungsmodus der Segregationsstufen direkt und unmaskiert aus.

Alle diese dargelegten Fakten sind zwar noch keine endgültigen Beweise für die dargelegte Hypothese, weisen aber unübersehbar auf eine monofaktorielle, genetisch gesteuerte Kontrolle der Segregation hin.

Unsere Hypothese eines Regulationsmechanismus in der Segregation eines Translokationskreuzes zugunsten euploider Gameten in vier quantitativen Stufen (sg^1 , sg^2 , sg^3 und sg^4) sei zum Schluß zusammengefaßt:

1. Das Verhältnis fertil:steril beträgt 2:4 und entsteht durch zufällige, ungerichtete Verteilung der Chromosomen. Die Sterilitätsrate schwankt um 66%. Der Verteilungsmodus kann durch interstitiellen Stücker Austausch noch weiter zuungunsten der fertilen Gameten modifiziert sein. Genotyp: sg^1/sg^1 .

2. Alternierend:benachbart = 3:3; die Verteilung ist zugunsten fertiler Gameten verschoben. Die Sterilitätsrate schwankt um 50%. Alternierende und benachbarte Chromosomenverteilung treten im Verhältnis 1:1 auf; benachbarte Chromosomen mit homologen oder heterologen Centromeren wandern gleich häufig zu einem Pol. Durch interstitielles Crossing-over tritt lediglich eine Verschiebung der beiden adjacent-Typen untereinander ein. Genotypen: sg^2/sg^2 ; sg^1/sg^2 .

3. Alternierend:benachbart = 4:2; die Verteilung ist noch mehr zugunsten euploider Gameten verschoben. Genotypen: sg^3/sg^3 ; sg^3/sg^2 ; sg^3/sg^1 .

4. Fertil:steril = 6:0; die Segregation ist völlig gerichtet, d. h. es gehen nur noch alternierende Chromosomen zu einem Pol.

a. Tritt Crossing-over in interstitiellen Segmenten auf, ist mit geringer Sterilität zu rechnen.

b. Das Crossing-over wird in interstitiellen Segmenten (oder insgesamt) unterdrückt oder die Brüche der unter natürlichen Bedingungen überlebenden Translokationsträger liegen unmittelbar am Centromer. Es tritt keinerlei Sterilität auf.

Genotypen: sg^4/sg^4 ; sg^4/sg^3 ; sg^4/sg^2 ; sg^4/sg^1 .

Bei Arten, die keine höhere Regulation gegen die Translokationssterilität besitzen, sind natürlich vorkommende Translokationen selten. Es entstehen zwar welche, verschwinden aber vermutlich sehr rasch wieder. Trotzdem berichtet White (1940), daß in einer Population der Heuschrecke *Metrioptera brachyptera* während mehrerer Jahre hindurch Individuen gefunden wurden, die für eine bestimmte Translokation heterozygot und semisteril waren. Ein Translokationskomplex, wie bei *Moraba scura* (*Orthoptera*) (White 1963) gefunden, dürfte sich hingegen nicht manifestieren können, da das untersuchte Individuum nur wenig alternierende Segregation aufwies

⁴ In diesen Linien ist auch die von L. Smith (1941) enthalten.

⁵ Von den 8 cytologisch analysierten Translokationslinien bei *Culex pipiens* (Dennhöfer 1973a) zeichnet sich eine Linie dadurch aus, daß bestimmte Individuen nicht 50% Sterilität zeigen, sondern nur ca. 34%. Eine formalgenetische Untersuchung zeigt, daß dieser Sachverhalt mit der oben erörterten Hypothese in Einklang steht (Dennhöfer 1973b).

und fast völlig steril gewesen sein muß. Wright (1941) berechnet die Chancen, mit denen eine in wenigen Exemplaren aufgetretene Translokation sich in einer Population ausbreiten kann. Diese Chance ist $1:10^{-3}$, wenn zehn Aberrationsheterozygote vorhanden sind.

Anders verhält es sich, wenn Translokations-Individuen in großer Zahl künstlich in eine Population eingeschleust werden, um diese mittels aneuploider Gameten zu dezimieren. In kurzer Zeit können diese Heterozygoten die normalen Tiere verdrängen. Das ist das Ergebnis eines Freilandversuches von Laven *et al.* (1971c). So erfolgversprechend diese Methode der Schädlingsbekämpfung auch ist, so muß man doch die cytologischen Grenzen ihrer Brauchbarkeit beachten. Zunächst kann man nicht unbedingt bei allen Arten und nicht bei allen Individuen einer Art semisterile Translokationslinien induzieren. Auch kann sich durch mutative Vorgänge der Segregationsmodus in translokationsheterozygoten Individuen jederzeit zugunsten des Anteils vollständiger Gameten verschieben.

Ein Erfolg mit dieser Bekämpfungsmethode ist also nur für einen begrenzten, wenn auch im voraus unbestimmbaren Zeitraum zu erwarten.

Diese Überlegungen sollen aber keineswegs dazu führen, daß diese genetische Kontrollmethode ungenutzt bliebe. Denn auch wenn sich einmal eine höhere Regulationsstufe gegen die Translokationssterilität in einer Population manifestiert haben wird, ist damit niemandem geschadet. Die Schädlinge haben zwar wieder ihre volle Fertilität, doch der umgebende Biotop ist zu keiner Phase des Vorganges geschädigt worden.

Den größten Erfolg dürften solche genetische Methoden haben, die verschiedene Systeme miteinander verbinden. Als Möglichkeit sei dafür die integrierte Methode von Laven und Aslamkhan (1970) erwähnt, bei der im Fall der Stechmücke *Culex pipiens* Inkompatibilität und Translokationssterilität kombiniert sind. Da diese plasmatische Unverträglichkeit zwischen Stämmen verschiedener Herkunft ein Sonderfall bei *Culex pipiens* ist, scheint es uns ansonsten empfehlenswert, Aberrationen verschiedener Art zu kombinieren, z. B. Translokationen mit pericentrischen Inversionen bzw. Translokationen mit Transpositionen. Mutiert der Segregationsfaktor, so daß überwiegend oder ausschließlich alternierende Verteilung im Translokationskreuz auftritt, dann entsteht immer noch ein gewisser Anteil aneuploider Gameten durch die zweite Aberration, bedingt durch Stückaustausch. Es ist nicht zu erwarten, daß gleichzeitig mit der Mutation im Faktor *sg* auch jegliches Crossing-over im betreffenden Tier unterdrückt wird. Es gibt zwar viele Arten, in denen nur ein Geschlecht Faktorenaustausch zeigt; doch dürfte die genetische Kontrolle der Crossing-over-Vorgänge sehr viel komplexer sein als die der Segregationsvorgänge und deshalb stabiler und weniger leicht beeinflussbar.

Ein weiterer Gesichtspunkt ist der, daß man in einer stark verminderten Population bestimmte unerwünschte Eigenschaften gegen wünschenswerte auswechseln sollte (Laven 1969b). Die Fähigkeit vieler Insekten, als Zwischenwirt und Überträger schwerer tropischer Krankheiten zu dienen, ist genetisch bedingt; manche Individuen oder Populationen derselben Art sind dazu nicht fähig. Es sei in diesem Zusammenhang hier nur auf die Arbeiten von MacDonald (1963, 1967) hingewiesen, der diesen Tatbestand für das Verhältnis *Aedes aegypti* und einiger Filarien fand, sowie die Veröffentlichung von U. Dönhöfer (1971), der das Problem der Suszeptibilität von *Culex pipiens* für *Plasmodium cathemerium* (Vogelmalaria) klärte. Würde man in die stark dezimierte Population eines Krankheitsüberträgers das Allel für Nicht-Übertragungsfähigkeit einschleusen, wären es nach einem eventuellen Anwachsen der Population nicht mehr Krankheitsüberträger, sondern nur noch Lästlinge. Der Kreislauf Parasit — Insekt — Mensch (Tier) wäre damit unterbrochen und die Krankheit würde erlöschen.

Zusammenfassung

Chromosomale Aberrationen, die eine Fertilitätsminderung heterozygoter Individuen bedingen, sind in zwei Gruppen einzuteilen:

1. Inversionen und Transpositionen

Unvollständige Gameten entstehen nur, wenn den meiotischen Teilungen einfacher Stückaustausch zwischen den Bruch-Kontaktpunkten vorausgegangen ist. Regulation gegen diese Sterilität ist die Unterdrückung jeglichen Crossing-overs. Gegen paracentrische Inversionen sind außerdem gezielte Regulationsmechanismen bekannt.

2. Reziproke Translokationen

Unbalancierte Gameten entstehen durch Besonderheiten der meiotischen Segregation der an der Translokation beteiligten Chromosomen. Das Verhältnis der alternierenden zur benachbarten Verteilung bestimmt die Höhe der Sterilitätsrate. Alle theoretisch möglichen Relationen sind in Arten bzw. Individuen verwirklicht aufgefunden worden. In manchen Arten sind Populationen bekannt geworden, die bei reziproker Translokation verschiedene Segregationsverhältnisse zeigen. Die Analyse dieser Fälle führt zur Hypothese, daß die Segregation, d. h. das Verhältnis alternierend:benachbart, möglicherweise monofaktoriell zugunsten vollständiger Chromosomensätze gesteuert ist. Der dafür verantwortliche Faktor, der „*sg*“ genannt wird, liegt in einer Reihe multipler Allele vor, von denen das höher regulierende jeweils dominant ist über das niedriger regulierende. Das Verhalten einer Art oder Population kann sich jederzeit durch mutative Vorgänge ändern. Beim Einschleusen von induzierten Translokationen in eine Population wird sich der selektive Druck gegen die

jenigen Individuen richten, die niedrig regulierende Allele von sg besitzen, d. h. hohe Sterilität und wenig Nachkommen haben, die höher regulierenden hingegen begünstigen.

Diese Regulationsmechanismen sind von besonderem Interesse im Hinblick auf aktuelle Methoden zur Schädlingsbekämpfung.

Ich danke Frau Professor Dr. C. Harte, Köln, sehr herzlich für ihre freundliche Unterstützung und sachliche Kritik bei der Abfassung des vorliegenden Manuskriptes.

Literatur

- Acton, A. B.: Crossing over within inverted regions in *Chironomus*. Amer. Natural. **90**, 63–65 (1956).
- Amirkhanian, J. D.: Chemically-induced inheritable semisterility in the mosquito (*Culex pipiens molestus*). Experientia **28**, 708–709 (1972).
- Anderson, E. G.: Chromosomal interchange in maize. Genetics **20**, 70–83 (1935).
- Anderson, E. G., Sax, K.: A cytological monograph of the American species of *Tradescantia*. Bot. Gz. **97**, 433–476 (1936).
- Baker, R. H., Rabbani, M. G.: Complete linkage in females of *Culex tritaeniorhynchus* mosquitoes. J. Hered. **61**, 59–61 (1970).
- Baker, R. H., Sakai, R. K., Mian, A.: Linkage group-chromosome correlation in a mosquito. Inversions in *Culex tritaeniorhynchus*. J. Hered. **62**, 31–36 (1971).
- Beermann, W.: Inversions-Heterozygotie und Fertilität der Männchen von *Chironomus*. Chromosoma **8**, 1–11 (1956).
- Belling, J.: A study of semi-sterility. J. Hered. **5**, 65–73 (1914).
- Belling, J.: The attachments of chromosomes at the reduction division in flowering plants. J. Genet. **18**, 177–205 (1927).
- Belling, J., Blakeslee, A. F.: On the attachment of non-homologous chromosomes at the reduction division in certain 25-chromosome *Daturas*. Proc. nat. Acad. Sci. **12**, 7–11 (1926).
- Bergner, A. D., Satina, S., Blakeslee, A. F.: Prime types in *Datura*. Proc. nat. Acad. Sci. **19**, 103–115 (1933).
- Blakeslee, A. F.: Cryptic types in *Datura*. Due to chromosomal interchange, and their geographic distribution. J. Hered. **20**, 177–190 (1929).
- Blakeslee, A. F., Bergner, A. D., Avery, A. G.: Geographical distribution of chromosome prime types in *Datura stramonium*. Cytologia, Fujii Jub. Vol., 1070–1093 (1937).
- Bouricius, J. K.: Embryological and cytological studies in rats heterozygous for a probable reciprocal translocation. Genetics **33**, 577–587 (1948).
- Bridges, C. B.: Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. Genetics **1**, 1–52, 107–163 (1916).
- Brown, A. W. A.: Genetics of insecticide resistance in insect vectors. In: Wright and Pal (Eds.), "Genetics of insect vectors of disease", Amsterdam 1967.
- Burnham, C. R.: Genetical and cytological studies of semisterility and related phenomena in maize. Proc. nat. Acad. Sci. **16**, 269–277 (1930).
- Burnham, C. R.: An interchange in maize giving low sterility and chain configuration. Proc. Acad. Sci. USA **18**, 434–440 (1932).
- Burnham, C. R.: Chromosome segregation in translocations involving chromosome 6 in maize. Genetics **35**, 446–481 (1950).
- Burnham, C. R.: Chromosomal interchanges in plants. Bot. Rev. **22**, 419–552 (1956).
- Burnham, C. R.: Discussion in cytogenetics. Chapter 4 – Interchanges. Minneapolis: Burgess 1962.
- Burnham, C. R., White, F. H., Livers, R.: Chromosomal interchange in barley. Cytologia **19**, 191–202 (1954).
- Carson, H. L.: The selective elimination of inversion dicentric chromatids during meiosis in the eggs of *Sciara impatiens*. Genetics **31**, 95–113 (1946).
- Catcheside, D. G.: X-treatment of *Oenothera* chromosomes. Genetica **17**, 313–341 (1935).
- Catcheside, D. G.: The genetics of brevistylis in *Oenothera*. Heredity **8**, 125–137 (1954).
- Cleland, R. E.: Cytological study of meiosis in anthers of *Oenothera muricata*. Bot. Gz. **82**, 55–70 (1926).
- Cleland, R. E.: Meiosis in the pollen mother cells of the *Oenotheras*, and its probable bearing upon certain genetical problems. Proc. Int. Congr. Plant Sci. **1**, 317–331 (1929a).
- Cleland, R. E.: Chromosome behaviour in the pollen mother cells of several strains of *Oenothera Lamarckiana*. Ztsch. ind. Abstamm. Vererb. **51**, 126–145 (1929b).
- Cleland, R. E.: Some aspects of the cytogenetics of *Oenothera*. Bot. Gaz. **2**, 316–348 (1936).
- Curtis, C. F.: A possible method for the control of insect pests, with special reference to tsetse flies (*Glossina* spp.). Bull. Entomol. Res. **57**, 509–523 (1968).
- Darlington, C. R.: Ring-formation in *Oenothera* and other genera. J. Genet. **20**, 345–363 (1929a).
- Darlington, C. R.: Chromosomal behaviour and structural hybridity in the *Tradescantiae*. J. Genet. **21**, 207–286 (1929b).
- Darlington, C. D., La Cour, L. F.: The genetics of embryo sac development. Ann. Bot. **5** (New Series), 549–562 (1941).
- Darlington, C. D., La Cour, L. F.: Hybridity selection in *Campanula*. Heredity **4**, 217–248 (1950).
- Denhöfer, L.: Die Speicheldrüsenchromosomen der Stechmücke *Culex pipiens* L. III. Induzierte chromosomale Aberrationen. 1973a (in Vorbereitung).
- Denhöfer, L.: Inherited preferential segregation in translocation heterozygotes of the mosquito, *Culex pipiens* L. 1973b (in Vorbereitung).
- Denhöfer, U.: Erbllichkeit der Übertragungsfähigkeit bzw. Resistenz gegen Vogel malaria bei der Stechmücke *Culex pipiens* L. Anz. Schädlingsk. **44**, 84–91 (1971).
- Dobzhansky, Th.: Translocations involving the third and the fourth chromosomes of *Drosophila melanogaster*. Genetics **15**, 347–399 (1930).
- Dobzhansky, Th.: The decrease of crossing over observed in translocations and its probable explanation. Amer. Natural. **65**, 217–232 (1931).
- Dobzhansky, Th.: Studies on chromosome conjugation. II. The relation between crossing over and disjunction of chromosomes. Ztsch. ind. Abstamm. Vererb. **64**, 269–309 (1933).
- Dobzhansky, Th., Sturtevant, A. H.: Translocations between the second and third chromosomes of *Drosophila* and their bearings on *Oenothera* problems. Carnegie Inst. Pub. **421**, 29–59 (1932).
- Franz, J. M., Krieg, A.: Biologische Schädlingsbekämpfung. Berlin-Hamburg 1972.
- Frolik, E. F., Burnham, C. R.: Chromosome segregation in maize crosses producing rings of six chromosomes. Genetics **35**, 106 (Abstract) (1950).
- Gairdner, A. E., Darlington, C. D.: Ring-formation in diploid and polyploid *Campanula persicifolia*. Genetica **13**, 113–150 (1931).
- Garber, E. D.: A reciprocal translocation in *Sorghum versicolor* Anderss. Amer. J. Bot. **35**, 295–297 (1948).
- Gilchrist, B. M., Haldane, J. B. S.: Sex-linkage in *Culex molestus*. Experientia **2**, 372 (1946).
- Gilchrist, B. M., Haldane, J. B. S.: Sex linkage and sex determination in a mosquito, *Culex molestus*. Hereditas **33**, 175–190 (1947).

- Glass, H. B.: A study of factors influencing chromosomal segregation in translocations of *Drosophila melanogaster*. Univ. Missouri, College of Agri., Experim. Station Bull. **231**, 1–28 (1935).
- Gottschalk, W.: Das Auftreten kettenförmiger Chromosomenverbände in der Meiose verschiedener *Physalis*-Arten. Ztsch. ind. Abstamm. Vererb. **86**, 157–172 (1954).
- Haga, T.: A reciprocal translocation in *Lilium Hansonii* Leicht. Cytologia **13**, 19–25 (1943).
- Hakansson, A.: Chromosomenringe in *Pisum* und mutmaßliche genetische Bedeutung. Hereditas **12**, 1–10 (1929).
- Hanson, W. D., Kramer, H. H.: The genetic analysis of two chromosome interchanges in barley from F₂ data. Genetics **34**, 687–700 (1949).
- Hertwig, P.: Vererbare Semisterilität bei Mäusen nach Röntgenbestrahlung, verursacht durch reziproke Chromosomentranslokationen. Ztsch. ind. Abstamm. Vererb. **79**, 1–27 (1941).
- Hosono, S.: Karyogenetische Studien bei reinen Arten und Bastarden der Emmerreihe. I. Reifeteilungen. Jap. J. Bot. **7**, 301–322 (1935).
- John, B., Lewis, K. R.: Studies on *Periplaneta americana*. III. Selection for heterozygosity. Heredity **12**, 185–197 (1958).
- John, B., Lewis, K. R.: Selection for interchange heterozygosity in an inbred culture of *Blaberus discoidalis*. Genetics **44**, 251–267 (1959).
- John, B., Hewitt, G. M.: A spontaneous interchange in *Chorthippus brunneus* with extensive chiasma formation in an interstitial segment. Chromosoma **14**, 638–650 (1963).
- Jost, E., Laven, H.: Meiosis in translocation heterozygotes in the mosquito *Culex pipiens*. Chromosoma **35**, 184–205 (1971).
- Kattermann, G.: Weitere zytologische Untersuchungen an *Briza media* mit besonderer Berücksichtigung der durch Verbände aus vier Chromosomen ausgezeichneten Pflanzen. Jahrb. wiss. Bot. **78**, 43–91 (1933).
- Kattermann, G.: Zur Kenntnis der strukturellen Hybriden von *Briza media*. Mitteilung II. Planta **27**, 669–673 (1938a).
- Kattermann, G.: Kreuzungsversuche bei *Briza media* zur Klärung der strukturellen Hybridität. Mitteilung III. Planta **27**, 674–679 (1938b).
- Kihara, H.: Über das Verhalten der „end to end“ gebundenen Chromosomen von *Rumex acetosella* und *Oenothera biennis* während der heterotypischen Kernteilung. Jahrb. wiss. Bot. **66**, 429–460 (1927).
- Koller, P. C.: Segmental interchange in mice. Genetics **29**, 247–263 (1944).
- Koller, P. C., Auerbach, C. A.: Chromosome breakage and sterility in the mouse. Nature **148**, 501–502 (1941).
- Lachance, L., Riemann, J. G., Hopkins, D. E.: A reciprocal translocation in *Cochliomyia hominivorax* (Diptera: Calliphoridae). Genetic and cytological evidence for preferential segregation in males. Genetics **49**, 959–972 (1964).
- Lamm, R.: Linkage values in an interchange complex in *Pisum*. Hereditas **34**, 280–288 (1948).
- Lamprecht, H.: Translokation, Genspaltung und Mutation bei *Pisum*. Hereditas **25**, 431–458 (1939).
- Lamprecht, H.: Zur Kenntnis der Chromosomenstruktur von *Pisum*. Eine Übersicht und ein neuer Fall mit chromosomal bedingter Ausspaltung von sterilen Zwergen. Agri Hort. Gen. **12**, 121–149 (1954).
- Lamprecht, H.: Ein neuer Strukturtyp von *Pisum*. Ein Fall einer einfachen Translokation und einer Duplikation. Agri Hort. Gen. **13**, 85–94 (1955).
- Laven, H.: Eradication of *Culex pipiens fatigans* through cytoplasmic incompatibility. Nature **216**, 383–384 (1967).
- Laven, H.: Genetische Methoden zur Schädlingsbekämpfung. Anz. Schädlingsk. **41**, 1–7 (1968).
- Laven, H.: Genetische Schädlingsbekämpfung: Produktion von Semisterilität bei der Stechmücke *Culex pipiens* und Aussichten für die Bekämpfung mit diesem System. Anz. Schädlingsk. **42**, 17–19 (1969a).
- Laven, H.: Eradicating mosquitoes using translocations. Nature **221**, 958–959 (1969b).
- Laven, H., Aslamkhan, M.: Control of *Culex p. pipiens* and *Culex p. fatigans* with integrated genetical systems. Pakistan J. Sci. **22**, 303–312 (1970).
- Laven, H., Jost, E.: Inherited semisterility for control of harmful insects. I. Production of semisterility due to translocation in the mosquito, *Culex pipiens* L., by X-rays. Experientia **27**, 471–473 (1971a).
- Laven, H., Jost, E., Meyer, H., Selinger, R.: Semisterility for insect control. IAEA Symp. Wien 1971b.
- Laven, H., Cousserans, J., Guille, G.: Inherited semisterility for control of harmful insects. III. A first field experiment. Experientia **27**, 1355–1357 (1971c).
- Lawrence, C. W.: Genotypic control of chromosome behaviour in rye. VI. Selection for disjunction frequency. Heredity **12**, 127–131 (1958).
- Lawrence, C. W.: The orientation of multiple associations resulting from interchange heterozygosity. Genetics **48**, 347–350 (1963).
- Levan, A.: Cytological studies in *Allium*. IV. The chromosome morphology of some diploid species of *Allium*. Hereditas **20**, 289–330 (1935).
- Lewis, K. R., John, B.: Studies on *Periplaneta americana*. II. Interchange heterozygosity in isolated populations. Heredity **11**, 11–22 (1957).
- Lewis, K. R., John, B.: Spontaneous interchange in *Chorthippus brunneus*. Chromosoma **14**, 618–637 (1963).
- MacDonald, W. W.: Further studies on the strain of *Aedes aegypti* susceptible to infection with sub-periodic *Brugia malayi*. Ann. trop. Med. Paras. **57**, 452–460 (1963).
- MacDonald, W. W.: The influence of genetic and other factors on vector susceptibility to parasites. In: Wright and Pal (Eds.) „Genetics of insect vectors of disease“, Amsterdam 1967.
- Marquardt, H.: Über Bau, Häufigkeit und Auswirkungen der spontanen Translokationen. Flora **35**, 239–302 (1941).
- Marquardt, H.: Das Verhalten röntgeninduzierter Viererlinge mit großen interstitiellen Segmenten bei *Oenothera Hookeri*. Ztsch. ind. Abstamm. Vererb. **82**, 415–429 (1948).
- McClintock, B.: A cytological demonstration of the location of an interchange between two non-homologous chromosomes of *Zea mays*. Proc. nat. Acad. Sci. USA **16**, 791–796 (1930).
- Morgan, D. Th., Jr.: A cytogenetic study of inversions in *Zea mays*. Genetics **35**, 153–174 (1950).
- Muller, J. H.: *Oenothera*-like linkage of chromosomes in *Drosophila*. J. Genet. **22**, 335–357 (1930).
- Müntzing, A.: Cases of partial sterility in crosses within a Linnean species. Hereditas **12**, 297–319 (1929).
- Müntzing, A.: Chromosomenaberrationen bei Pflanzen und ihre genetische Wirkung. Ztsch. ind. Abstamm. Vererb. **76**, 323–351 (1939).
- Nilsson, E.: Erblichkeitsversuche mit *Pisum*. VI. Neue Fälle von Semisterilität. Hereditas **17**, 197–204 (1933).
- Nilsson, E.: Erblichkeitsversuche mit *Pisum*. IX. Fortgesetzte Studien über semisterile Formen. Hereditas **21**, 167–184 (1936).
- Novitski, E.: The genetic consequences of anaphase bridge formation in *Drosophila*. Genetics **37**, 270–287 (1952).

- Pellow, C., Richardson Sansome, E.: Genetical and cytological studies on the relation between Asiatic and European varieties of *Pisum sativum*. *J. Genet.* **25**, 25—54 (1932).
- Philip, U.: An analysis of chromosomal polymorphism in two species of *Chironomus*. *J. Genet.* **44**, 129—142 (1942).
- Pipkin, S. B.: Segregation and crossing over in a 2,3 translocation in *Drosophila melanogaster*. *Univ. Texas Bull.* **4032**, 73—125 (1940).
- Rai, K. S., McDonald, P. T., Asman, Sr. A.: Cytogenetics of two radiation-induced, sex-linked translocations in the yellow-fever mosquito, *Aedes aegypti*. *Genetics* **66**, 635—651 (1970).
- Sakai, R. K., Baker, R. H., Mian, A.: Linkage group-chromosome correlation in a mosquito. Translocations in *Culex tritaeniorhynchus*. *J. Hered.* **62**, 90—100 (1971a).
- Sakai, R. K., Baker, R. H., Mian, A.: A new karyotype for *Culex tritaeniorhynchus*. *Mosquito News* **31**, 183—185 (1971b).
- Sarkar, I.: A translocation heterozygote in the grasshopper *Gesonula punctifrons*. *J. Hered.* **46**, 157—160 (1955).
- Sax, K., Anderson, E.: Segmental interchange in chromosomes of *Tradescantia*. *Genetics* **18**, 53—67 (1933).
- Selinger, R.: Inherited semisterility for control of harmful insects. V. Translocations in *Culex tritaeniorhynchus*. *Experientia* **28**, 481—482 (1972).
- Serebrowski, A. S.: On the possibility of a new method for the control of insect pests. *Zool. Zhurnal* **19**, 618—630 (1940).
- Simmonds, N. W.: Chromosome behaviour in some tropical plants. *Heredity* **8**, 139—146 (1954).
- Smith, F. H.: Preliminary studies of chromosome rings in *Brodiaea lactea*. *Proc. nat. Acad. Sci. USA* **19**, 605—609 (1933).
- Smith, L.: Reciprocal translocations in *Triticum monococcum*. *Genetics* **24**, 86 (Abstract) (1939).
- Smith, L.: An inversion, a reciprocal translocation, trisomics and tetraploids in barley. *Journ. Agr. Res.* **63**, 741—750 (1941).
- Smith, L.: A haploid-viable deficiency-duplication from an interchange in *Triticum monococcum*. *Bot. Gaz.* **109**, 258—268 (1948).
- Snell, G. D.: The induction by X-rays of hereditary changes in mice. *Genetics* **20**, 545—567 (1935).
- Snell, G. D.: An analysis of translocations in the mouse. *Genetics* **31**, 157—180 (1946).
- Snow, R., Dunford, M. P.: A study of interchange heterozygosity in a population of *Datura meteloides*. *Genetics* **46**, 1097—1110 (1961).
- Staiger, H.: Reziproke Translokationen in natürlichen Populationen von *Purpura lapillus* (Prosobranchia). *Chromosoma* **7**, 181—197 (1955).
- Sturtevant, A. H., Beadle, G. W.: The relations of inversions in the X chromosome of *Drosophila melanogaster* to crossing over and disjunction. *Genetics* **21**, 554—604 (1936).
- Sturtevant, A. H., Dobzhansky, Th.: Reciprocal translocations in *Drosophila* and their bearings on *Oenothera* cytology and genetics. *Proc. nat. Acad. Sci. USA* **16**, 533—536 (1930).
- Thompson, J. B.: Genotypic control of chromosome behaviour in rye. II. Disjunction at meiosis in interchange heterozygotes. *Heredity* **10**, 99—108 (1956).
- Thompson, W. P., Hutcheson, I.: Chromosome behaviour and fertility in diploid wheat with translocation complexes of four or six chromosomes. *Can. J. Res., Sec. C*, **20**, 267—281 (1942).
- Thompson, W. P., Thompson, M. G.: Reciprocal translocations without semi-sterility. *Cytologia, Fujii Jub. Vol.*, 336—342 (1937).
- Wagoner, D. E., Nickel, C. A., Johnson, O. A.: Chromosomal translocation heterozygotes in the house fly. *J. Hered.* **60**, 301—304 (1969).
- Welzel, G.: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an pollensterilen Mutanten von *Petunia*. *Z. ind. Abstamm. Vererb.* **86**, 35—53 (1954).
- White, M. J. D.: A translocation in a wild population of grasshoppers. *J. Hered.* **31**, 137—140 (1940).
- White, M. J. D.: *Animal cytology and evolution*, 2nd ed. London: Cambridge University Press 1954.
- White, M. J. D.: Cytogenetics of grasshopper *Moraba scurra*. VIII. A complex spontaneous translocation. *Chromosoma* **14**, 140—145 (1963).
- Whitten, M. J.: Genetics of pests in their management. In: Rabb, R. L. and Guthrie, F. E. (Eds.), "Concepts of pest management", Raleigh: N.C. State University 1970.
- Whitten, M. J.: Insect control by genetic manipulation of natural populations. *Science* **171**, 682—684 (1971a).
- Whitten, M. J.: Use of chromosome rearrangements for mosquito control. *IAEA Symp. Wien*, pp. 399—413 (1971b).
- Wolf, E.: Die Chromosomen in der Spermatogenese einiger Nematoceren. *Chromosoma* **2**, 192—246 (1941).
- Wright, S.: On the probability of fixation of reciprocal translocations. *Amer. Naturalist* **75**, 513—522 (1941).
- Yamashita, K.: Studies on X-ray induced reciprocal translocations in Einkorn wheat. III. A newly synthesized ring of 14 chromosomes in a complex heterozygote, *aegilopoides* — *monococcum*. *Cytologia* **16**, 164—176 (1951).

Eingegangen am 18. August 1973

Angenommen durch H. Stubbe

Frau Dr. Leonore Dönhöfer

Institut für Entwicklungsphysiologie der
Universität zu Köln

Gyrhofstr. 17

D-5 Köln-Lindenthal (Germany/BRD)