

DIE BIOLOGISCHEN GRUNDLAGEN DER STRAHLENGENETIK

Mit 7 Abbildungen

Von OLIVER E. PAGET, Wien

Aus der Sonderabteilung für Strahlentherapie des Krankenhauses der Stadt Wien, Lainz (Vorstand Doz. Dr. Emil Maier). Institut für Strahlengenetik

Einleitung

Unter Genetik, einem Begriff, der von BATESON geprägt wurde, versteht man die Erforschung der Eigenschaften jener Faktoren, die für die Vererbung aller Merkmale eines lebenden Organismus verantwortlich sind. Auch die Natur und Wirkung dieser Faktoren gehören in den Rahmen des Fragenkomplexes der Genetik.

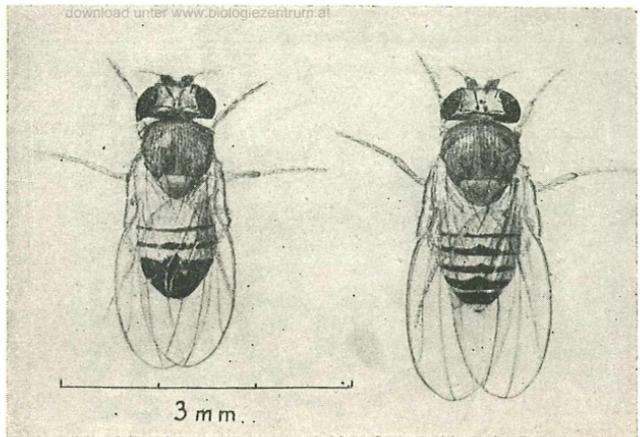
Wie bekannt, entsteht im allgemeinen jeder höher organisierte Organismus aus der Vereinigung einer väterlichen und einer mütterlichen Keimzelle. Das Produkt aus der Vereinigung dieser beiden *G a m e t e n* bezeichnet man als *Z y g o t e*.

MENDEL war es, der durch eine neue Untersuchungsmethode die Vererbung eines bestimmten Merkmales verfolgte und zu dem Schluß kam, daß dieses nur durch einen gleichbleibenden Faktor zur Manifestierung kommen kann, der durch die Generationen hindurch unverändert bleibt.

Im Laufe der Untersuchungen wurden eine große Anzahl von Objekten herangezogen, um die Gesetzmäßigkeiten der Vererbung erforschen zu können. An pflanzlichen Objekten waren es vor allem *Antirrhinum majus* (Löwenmäulchen), das besonders von STUBBE, STEIN, und BAUR untersucht wurde; fernerhin verschiedene Arten aus der Gruppe der *Oenotheren* (untersucht von STUBBE, CATCHESIDE, RUDLOFF), *Zea mais* (untersucht von STADLER, BEADLE) und *Datura*, die Stechpalme (BLAKESLEE, BUCHHOLZ).

An tierischen Objekten war es in allererster Linie *Drosophila*. Sie gehört zu der Gruppe der Fruchtfliegen, und eine große Anzahl von Arten und Rassen ermöglicht nicht nur Untersuchungen auf dem Gebiet der allgemeinen Genetik, sondern ebenso sehr auf dem der Strahlengenetik, der Zytologie und der Populationsgenetik. Neben *Drosophila* bot besonders auch *Ephestia* (Mehlmotte) und *Habrobracon* (Schlupfwespe) ein günstiges Versuchsobjekt. Umfangreiche Untersuchungen boten die Grundlage für die sog. „Chromosomentheorie der Vererbung“, wonach alle Eigenschaften eines lebenden Organismus in Erbanlagenträgern, den Chromosomen, lokalisiert sind. Diese liegen im Kern *j e d e r* Körper- sowie Keimzelle und tragen die Erbanlagen, die man als Gene bezeichnet, linear angeordnet. Durch die Weitergabe dieser Chromosomen bei Vereinigung der mütterlichen und väterlichen Keimzellen, werden gleichzeitig die Erbanlagen der Eltern auf die Nachkommen übertragen, bei denen sie nach bestimmten Gesetz-

Abb. 1. *Drosophila melanogaster*, Links das Männchen, rechts das Weibchen. Entwicklungszeit 10-14 Tage; Lebensdauer 40-60 Tage.



mäßigkeiten zur Erscheinung kommen. Und die Merkmale und ihre Gesetzmäßigkeiten zu untersuchen und aufzudecken ist Aufgabe der Genetik.

Aus mancherlei Gründen, die im folgenden näher erläutert werden sollen, erwies sich die Taufliege *Drosophila melanogaster* für diese Versuche besonders geeignet (Abb. 1).

Drosophila

Die erste bekannte *Drosophila*form wurde in der baltischen Bernstein-epoche (vor 20 Mill. Jahren) als Einschluß gefunden, zusammen mit anderen Familien der Agromyziden, einer verwandten Gruppe. Im zoologischen System der Tiere nach LINNÉ ist sie unter den Insekten den Dipteren, den Zweiflüglern, zuzuteilen. Die große Anzahl von Gattungen der Familie der Drosophilinae ist für uns nur insofern von Interesse, als wir darunter bereits eine ganze Reihe von Formen finden, die sich von der für die Genetik so bedeutungsvollen „*Drosophila*“ nur mehr in ganz wenigen Merkmalen unterscheiden. Die Art *Drosophila* findet man weiterhin unterteilt in eine große Anzahl von Rassen (es sind derer etwa 400). Die in der Genetik am meisten verwendete Form ist *Drosophila melanogaster* und alles im folgenden Erwähnte bezieht sich auf diese spezielle Rasse.

Wir finden die *Drosophila* in allen 5 Erdteilen vertreten, wobei *Drosophila melanogaster* stets im Gefolge des Menschen auftritt und wir sie in diesem Sinn gewissermaßen als Haustier bezeichnen können.

Die Vorteile, die uns *Drosophila* für Versuche im Rahmen der Genetik bietet, sind mannigfacher Art. Sie mißt von den Fühlern bis zum Flügelende 2—3 mm. Ihre geringe Größe macht die Züchtung in Glasflaschen möglich, die 15 cm hoch sind, Kegelform besitzen und durch Wattestopfen verschlossen werden. Der Boden dieser Flaschen ist mit einer gallertartigen

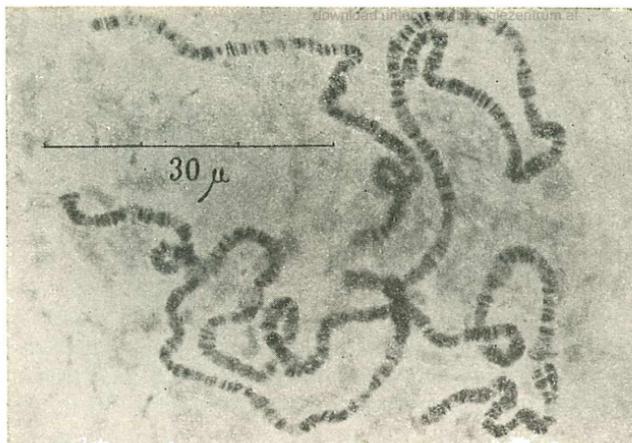


Abb. 2 a. Speichel-
drüsenchromosomen.
Originalpräparat.

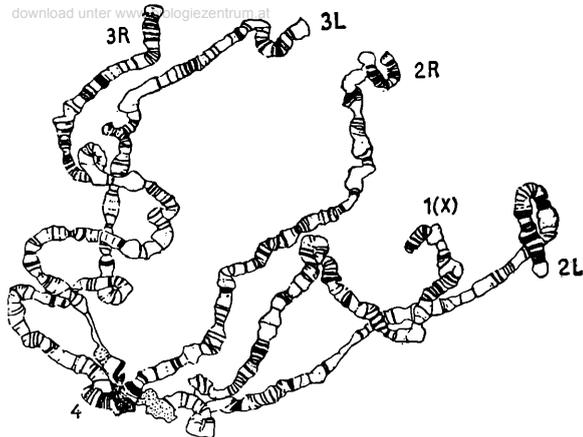
Masse bedeckt, die im Frieden aus Sirup und Agar hergestellt wurde, wobei beides mit Wasser bis zu einem bestimmten Dicklichkeitsgrad eingekocht wird. Während des Krieges und in der Übergangszeit zu Friedensverhältnissen griff man zu einer Notlösung, indem man ein Gemenge von Getreideschrot, Zucker und Wasser dicklich einkochte.

Die kurze Entwicklungszeit der Fliegen, die bei einer Optimaltemperatur von 23—25 Grad C 12—14 Tage beträgt, ist ein weiterer Vorteil, der durch die große Nachkommenzahl der Tiere wesentlich verstärkt wird, da ein befruchtetes Weibchen imstande ist, gegen 80—100 lebensfähige Eier abzulegen. Die Beobachtung der Tiere und Auswertung der durch die Kreuzungen erzielten Resultate geschieht auf folgende Weise: Um die Tiere im Ruhezustand beobachten zu können, werden sie aus den Kulturgläsern in ein sog. Abfangglas geschüttelt, das einen, mit einem äthergetränkten Wattebausch versehenen Korkstöpsel besitzt. Nach der Betäubung werden die Tiere auf einer Porzellanplatte unter einem Binocular beobachtet. Schon bei einer 6fachen Vergrößerung ist eine genaue Beobachtung aller äußeren Merkmale (Augenform und -farbe, Flügelform und -ädern, Borstenform und -stellung u. dgl.) leicht möglich. Sollen die Borsten oder die Fazetten des Auges einer genaueren Prüfung unterzogen werden, so ist eine 20—30fache Vergrößerung vollkommen ausreichend. Neben den bisher erwähnten Vorteilen der Züchtung sind es besonders die zytologischen Verhältnisse bei *Drosophila* (Zytologie: Zellenlehre), die dieselbe für genetische Untersuchungen besonders geeignet machen.

Chromosomen

Nach dem heutigen Stand der Genetik sind die Erbanlagen oder Gene in den Chromosomen (Erbantageträger) lokalisiert. Bei *Drosophila* erweisen sich für das Studium der Gene besonders die Chromosomen der Speichel-

Abb. 2 b. Speicheldrüsenchromosomen. Schematische Darstellung. Die schematische Darstellung trägt Ziffern und Buchstaben, die die Nummer der einzelnen Chromosomen, bzw. den rechten R oder linken L Schenkel der beiden V-förmigen Chromosomen angibt. Das 1. Chromosom wird gleichzeitig als X- oder Geschlechtschromosom bezeichnet.



drüsenzellen als geeignet, da sie im Vergleich zu den Chromosomen der Körperzellen etwa 100fach größer sind. Im Mikroskop sind alle Einzelheiten der Speicheldrüsenchromosomen bei einer Vergrößerung von 1 1300 sehr gut beobachtbar (Abb. 2 a und 2 b).

In jeder lebenden Zelle, die einen Kern besitzt, sei es nun bei Pflanze, Tier oder Mensch, treten zu einem bestimmten Zeitpunkt, und zwar kurz vor und während der Zellteilung Gebilde auf, die aus einer anfänglichen schollenartigen Form während der Ruheperiode sich zu Körpern entwickeln, die ein fadenförmiges, oft aber auch stäbchen-, punkt- oder V-förmiges Aussehen aufweisen und die man als Chromosomen bezeichnet.

Um diese jedoch deutlich sichtbar zu machen und sie aus der Struktur der übrigen Zelleinschlüsse herauszuheben, wird bei *Drosophila* eine spezielle Färbemethode angewendet. Bei starker Mikroskopvergrößerung (etwa 500-fach) sind als erstes fadenförmige Gebilde zu erkennen, die schwächer und stärker gefärbte Stellen aufweisen. Die mit Karminessig schwach gefärbten Stellen, die aus Euchromatin bestehen, sind „gen-aktiv“, d. h. sie stellen jene Region dar, in der die Erbanlagen dichtgedrängt lokalisiert sind.

Das Heterochromatin, das bei einer Färbung dunkel erscheint, ist jenes Gebiet der Chromosomen, das sehr arm an Genen, bzw. genleer ist. So ist z. B. das ganze Y-Chromosom und fast die Hälfte des X-Chromosoms dunkel ausgefärbt und daher praktisch genleer. Diese Stellen werden auch als inerte Bezirke bezeichnet.

In jeder Zelle der Speicheldrüsen der *Drosophila* sowie in jeder anderen Körperzelle sind je 8 Chromosomen vorhanden, die, in 4 homologen Paaren angeordnet, sich sowohl in Gestalt, Aufbau, wie auch Bedeutung wesentlich voneinander unterscheiden.

Um die Chromosomen in den verschiedenen Teilungsstadien und ihre Stellung zueinander beobachten zu können, untersucht man die Mitosechromo-

somen aus den Ganglienzellen, bzw. Hodenanlagen der Larven. In der Metaphase, einem Teilungsstadium der indirekten Kernteilung, ordnen sich die Chromosomen in der Mitte des Kernes zur sog. Äquatorialplatte an. Sie erscheinen dabei stark spiralisiert und dadurch wesentlich verkürzt (Abb. 3).

Im Falle der Speicheldrüsen jedoch spiralisieren sich die Chromosomen nach der Teilung nicht, sondern machen durch eine Störung des Teilungsmechanismus eine weitere Reihe von Teilungen durch, bis sie schließlich ein Chromosomenbündel bilden, das ein Vielfaches (512fach oder 1024fach) des einfachen Chromosoms darstellt. Es wird dadurch der genaue Bau der Chromosomen sichtbar, ohne daß es dabei zu einer Veränderung im morphologischen Aufbau kommt. Schnitte, die durch Speicheldrüsenchromosomen der *Drosophila* gelegt wurden, zeigten deutlich die Bündelung der vervielfachten Chromosomen. Bei Betrachtung der Metaphasenchromosomen können wir vorerst beträchtliche Größenunterschiede feststellen, ferner Unterschiede in der Gestalt sowie im allgemeinen Aufbau. Ein stabförmiges Chromosom, dessen besondere Bedeutung noch eingehend besprochen werden wird und welches man als X-Chromosom bezeichnet, ist neben zwei V-förmigen zu sehen, während ein viertes Chromosom eine punktförmige Gestalt aufweist.

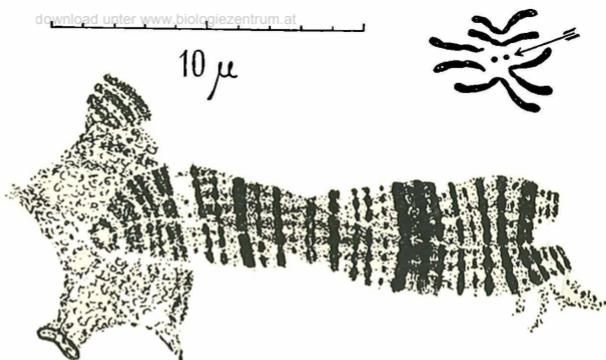
Im Gegensatz zu den Körper- und Speicheldrüsenzellen (mit je 8 Chromosomen) sind in den Kernen der Keimzellen nur je 4, untereinander verschiedenen gebaute Chromosomen zu finden, die jedoch denen der Körperzellen entsprechen. Derartige einfache Chromosomensätze bezeichnet man als haploid, zum Unterschied von den Körper- und Speicheldrüsenzellen, deren doppelter Chromosomensatz als diploid bezeichnet wird. In ersterem Fall (Keimzellen) paaren sich bei der Zellteilung die homologen Chromosomen, die von väterlicher, bzw. mütterlicher Seite stammen, in der Zygote (befruchtete Eizelle). Aus dieser entwickelt sich sodann der Keim.

Die Zahl, die Form und die Größe der Chromosomen sind durchaus artspezifisch, d. h. jede Pflanzenart, jede Tierart und auch der Mensch weisen eine für sie spezifische Zahl und Form der Chromosomen auf. (Als Beispiel sei angeführt, daß der Mensch in den Körperzellen 48, in den Keimzellen 24 Chromosomen besitzt. Die kleinste Anzahl von Chromosomen hat der Spulwurm *Ascaris*, diploid: 4, haploid: 2.)

Die Größe der Chromosomen bei *Drosophila* beträgt in den Körperzellen: X (I.): $1,8 \mu$; II.: $2,7 \mu$; III.: $3,2 \mu$; IV.: $0,2 \mu$. In den Speicheldrüsen sind sie etwa 20mal so lang und dementsprechend breit.

Auf Grund von zytologischen Beobachtungen wurde nun folgende wichtige Tatsache festgestellt: Bei Vergleich der Chromosomensätze von *Drosophila*-männchen und -weibchen fand man, daß sie sich in allem vollkommen gleichen, sowohl was Gestalt als auch Anzahl anbelangt, bis auf einen einzigen Punkt: Während beim Weibchen jedes Chromosom sein Homologon besitzt, trifft das beim Männchen nur bei 3 Chromosomen zu. Der Partner des X-Chromosoms ist jedoch beim Männchen hakenförmig geformt, durchaus heterochromatisch, also genleer und wird als Y-Chromosom bezeichnet. Diese

Abb. 3. Aufbau der Chromosomen. Das 4. punktförmige Chromosom von *Drosophila melanogaster*, das in diesem Schema gezeigt ist, läßt die bandartige Struktur genau erkennen.



„Homogametrie“ des Weibchens (X X) und die „Heterogametrie“ des Männchens (X Y) gilt für fast alle getrennt geschlechtlichen Angiospermen (Blütenpflanzen), die meisten Insekten (mit Ausnahme der Schmetterlinge und Heuschrecken) und für alle Säugetiere sowie den Menschen. Dieser Fall wird als X-Y-Typ bezeichnet. Bei Heuschrecken, Schmetterlingen, Reptilien und Vögeln jedoch sind die Verhältnisse umgekehrt, die Männchen besitzen zwei X-Chromosomen und die Weibchen weisen ein X und ein Y als Geschlechtschromosomen auf. Wenn, was ebenfalls möglich ist, beim Männchen nur ein X-Chromosom im diploiden Satz bei Fehlen eines „Y“ aufscheint, bezeichnet man diese Erscheinung als X-O-Typus. Bei der Vererbung des Geschlechtes ändert sich jedoch nichts.

Bei der Keimzellreifung bildet das homogametische Weibchen (um beim normalen X-Y-Typ zu bleiben) nur Eizellen aus, die 1 X und 3 Autosomen besitzen (während man bei den Geschlechtschromosomen auch von Allosomen spricht, bezeichnet man die übrigen Chromosomen auch als Autosomen). Das heterogametische Männchen bildet einerseits Spermien aus, die 1 X und 3 Autosomen, andererseits ein Y und 3 Autosomen besitzen. Die Vererbung des Geschlechts und Bildung einer diploiden Zygote aus 2 haploiden Gameten geht nach folgendem Schema vor sich:

Daraus ergibt sich, daß bei Vereinigung eines X-Eies mit einem X-Spermium ein Weibchen (♀) entsteht, während aus einer Zygote, die das Produkt aus einem X-Ei und einem Y-Spermium ist, ein Männchen (♂) gebildet wird (Abb. 4).

Es muß in diesem Zusammenhang noch einmal erwähnt werden, daß selbstverständlich in jedem Ei und jedem Spermium die anderen Chromosomen ebenfalls vorhanden sind, nur werden diese bei der Reduktionsteilung, die der Keimzellenbildung vorangeht, willkürlich und zufällig verteilt und haben im Gegensatz zu den Geschlechtschromosomen X und Y keinen Einfluß auf die Ausbildung des Geschlechts. In der Reduktionsteilung, einem Zellteilungsschritt, der der Bildung der reifen Geschlechtszellen vorangeht, wird der ursprüngliche diploide Satz der Zelle durch eine direkte Kern- und Zellteilung auf die Hälfte herabgesetzt. Die direkte Kern- und Zellteilung unter-

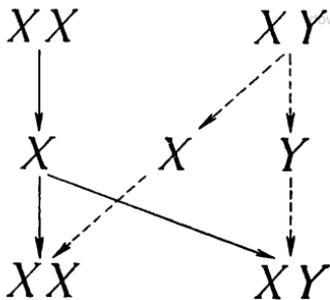


Abb. 4. Vererbung des Geschlechts. Das Weibchen, das 2 X-Chromosomen besitzt, bildet nur Eier aus, die je ein X enthalten, während das Männchen mit dem Chromosomenbestand XY Spermien ausbildet, die entweder ein X oder aber ein Y als Geschlechtschromosom aufweisen. Aus der Vereinigung eines X-Eies mit einem X-Spermium entsteht ein Weibchen, während das Produkt aus einem X-Ei und einem Y-Spermium ein Männchen ergibt.

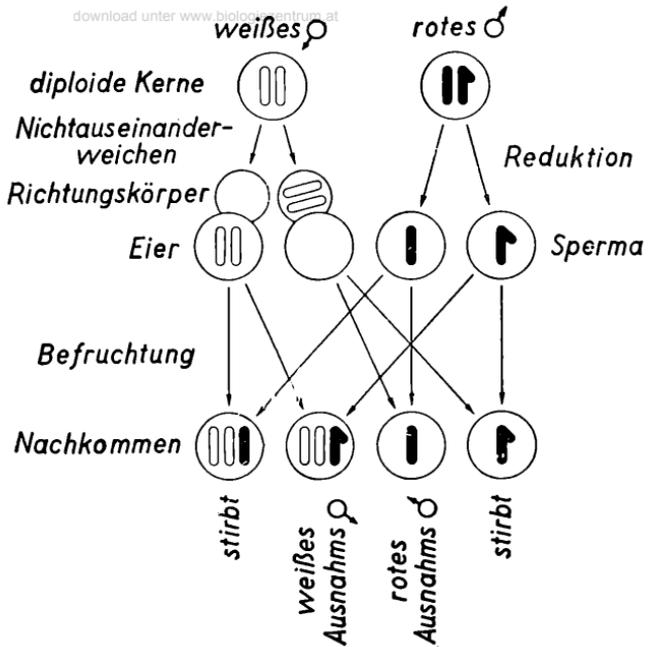
scheidet sich von der indirekten dadurch, daß dabei keine Verdopplung der Chromosomen vor sich geht, sondern daß sich die homologen Chromosomen trennen, in je eine Zellhälfte wandern, worauf sich die Zelle durch Einschnürung teilt. Dadurch befindet sich in jedem Zellabkömmling nur der haploide Satz. Erst durch die Vereinigung der beiden haploiden Gameten zur diploiden Zygote wird der normale Stand wieder hergestellt.

Durch einen gestörten Teilungsmechanismus, dessen Auswirkungen durch äußere Einflüsse noch vergrößert werden können, kann es nun dazu kommen, daß sich die X-Chromosomen vor der Reduktionsteilung nicht trennen, sondern gemeinsam in eine Zelle wandern, während die zweite Zelle nur mit den Autosomen beschickt wird. Bei einer Vereinigung mit einer „X-Zelle“ (um damit die Zelle zu bezeichnen, die im Besitz nur eines X ist) des Männchens, entstehen nun Zellen mit X X X, die jedoch nicht lebensfähig sind und absterben, bzw. Zellen mit nur einem X des Männchens und dem diploiden Autosomensatz. Bei einer Vereinigung der Ausnahmiszellen mit X X und O mit einem Y-Spermium des Männchens entstehen XXY-Weibchen, die als „Überweibchen“ bezeichnet werden, lebensfähig sind und normal aussehen, bzw. O-Y-Zellen, die ebenfalls in einem frühen Stadium absterben. Diese Erscheinung, die als Non-Disjunction (Nichttrennen) bezeichnet wird, ist von großer Bedeutung (Abb. 5).

Gene

Die ursprüngliche Vermutung, daß bestimmte Erbanlagen in bestimmten Chromosomen lokalisiert sind, wurde in erster Linie dadurch bestätigt, daß gewisse Eigenschaften immer mit dem Geschlecht gekoppelt vererbt wurden. Auch beim Menschen sind derartige Fälle bekannt (Hämophilie, Rot-Grün-Blindheit). Auf Grund von Faktorenaustauschversuchen, in denen bewiesen wurde, daß nicht alle Erbeigenschaften unabhängig voneinander vererbt werden, sondern gekoppelt sind, ergaben sich immer wieder gerade so viele Koppelungsgruppen, als Chromosomen im haploiden Satz vorhanden waren. Damit war der Beweis erbracht, daß Gene (Erbanlagen), die ein und derselben Koppelungsgruppe angehören, im gleichen Chromosom lokalisiert sind.

Abb. 5. Non-Disjunction. Zuweilen kommt es vor, daß die Geschlechtschromosomen bei der Bildung der Keimzellen durch einen gestörten Teilungsmechanismus nicht auseinanderweichen, sondern gemeinsam in eine Zelle wandern, während die zweite Zelle leer bleibt. In einem solchen Fall zeigen die Töchter das Aussehen der Mutter und die Söhne das Aussehen des Vaters.



In der zytologischen Beobachtung zeigen die Chromosomen eine eigenartige gebänderte Struktur. Nach MULLER liegen die Gene innerhalb der kleinsten Einheit einer solchen „Bande“, dem Chromomer, eingeschlossen.

Durch entsprechende Kreuzungsversuche bei *Drosophila* gelang es nun, basierend auf der hypothetisch angenommenen linearen Anordnung der Gene, sog. Chromosomenkarten aufzustellen, auf denen alle ihre bisher bekannten Eigenschaften genau lokalisiert und einem bestimmten Genort zugewiesen werden konnten. D. h. mit anderen Worten, man ist in der Lage zu sagen, daß z. B. im II. Chromosom auf dem Genort 67,0 die Erbanlage für Stummelflügel lokalisiert ist (Abb. 6).

Was die Natur des Gens anbelangt, so gibt M. DEMEREC (1933, 1934) die Meinung der meisten Forscher wieder, wenn er sagt: „Gene sind im Chromosom lokalisierte komplexe organische Moleküle mit der Fähigkeit, sich selbst zu vermehren und verantwortlich für die Übertragung einer erblichen Eigenschaft.“ Der größte Teil der Wissenschaftler ist der Überzeugung, daß ein Gen ein Atomverband ist, der sich autokatalytisch vermehrt und in seiner Wirkung den Fermenten ähnlich ist.

Auf Grund von Berechnungen MULLERs und MORGANs ist anzunehmen, daß im haploiden Chromosomensatz von *Drosophila* gegen 2000 Gene lokalisiert sind. Bei einem Gesamtvolumen eines Genoms (Summe aller Erbanlagen der Chromosomen) von 0,236 Kubikmikron (STUBBE 1938) ergibt

sich ein Durchmesser von $60\text{ m}\mu$ pro Gen. Weitere Schätzungen der Genzahl schwanken zwischen 1200 und 10.000 Genen bei *Drosophila*. Die Gengrößen, die nach Angabe verschiedener Forscher zwischen $20\text{ m}\mu$ und $60\text{ m}\mu$ liegen, übertreffen damit die Hämoglobin- und Kaseinmoleküle und erreichen die Größe organischer Eiweißmoleküle.

Für gewöhnlich tritt eine Eigenschaft nur dann sichtbar in Erscheinung, wenn beide Elternteile damit behaftet sind. Man spricht von einem rezessiven Faktor, wenn ein Nachkomme aus einer Kreuzung eines behafteten Elternteiles mit einem „normalen“ die Eigenschaft nicht sichtbar aufweist, wenn sie auch in seinem Chromosomenbestand verankert ist. Die Normalanlage verdeckt in diesem Fall die rezessive Eigenschaft. Man spricht dabei von einem mischerbigen oder heterozygoten Individuum.

Im Gegensatz dazu stehen Eigenschaften, die sich auch manifestieren, selbst wenn ihnen im homologen Chromosom eine Normalanlage gegenübersteht. Man spricht dabei von Dominanz (Gegensatz: Rezessivität). Trägt ein Individuum in beiden homologen Chromosomen die gleiche Erbanlage, so ist es homozygot und die Veränderung wird in jedem Falle nach außen hin sichtbar.

Die Mutationen

Die Entstehung neuer Eigenschaften, seien sie nun dominant oder rezessiv, gehört in ein Kapitel, das man kurz als Mutationsforschung bezeichnet.

Bei der Einteilung der Mutationen in 3 verschiedene Typen ergibt sich folgendes Resultat:

Als erste und größte Gruppe der Mutationen gelten die Genmutationen. Unter diesen versteht man Änderungen im Aufbau der Gene, die spontan oder durch äußere Einflüsse hervorgerufen werden.

Wenn wir, wie oben erwähnt, davon ausgehen, daß ein Gen ein Molekularverband ist, so bedeutet eine Mutation eine durch Energiezufuhr von außen erfolgte Umstellung des Atomverbandes, die sich in Form einer veränderten Eigenschaft zu erkennen gibt.

Diejenigen Mutationen, die nur auf der Änderung eines einzigen Gens beruhen, bezeichnet man als Genmutationen. Die zweite Gruppe sind die sog. Chromosomenmutationen, die jedoch teilweise auf schweren Chromosomenveränderungen beruhen. Man unterscheidet dabei folgende Formen: 1. Fragmentationen (Brüche und Bruchstückverluste), wobei die Endstellen der Chromosomen abbrechen und verlorengehen. 2. Deficiencies und Deletionen (Ausfälle von Chromosomenstücken entweder aus der Mitte des Chromosoms oder an den Endstellen. Reihenfolge der Gene statt

Abb. 6. Chromosomenkarte. Die geraden und abgebogenen Linien stellen die Chromosomen dar, die Pfeile bezeichnen die Spindelfaseransatzstellen. Die Ziffern geben jene Stellen des Chromosoms an, an der die entsprechende Eigenschaft lokalisiert ist. Die anschließenden Buchstaben sind die abgekürzte, fast immer englische Bezeich-



I (X)

II

III

IV

Y

bt gebogen (F)
so rasiert (K)
ey augenlos (A)
rot rotiert (K)
M IV Minuta-IV(B)

K₁ Männchenfertilität

+ bb langborstig

K₂ Männchenfertilität

- 0,0 y gelb (K)
- 0,± Hw haariger Flügel (F)
- 0,± sc Schild (B)
- 0,3 L-7 letal-7
- 0,6 br breit (F)
- 1,0 pn. pflaumenartig (A)
- 1,5 w weiß (A)
- 1,3,0 fa Facetten (A)
- 3,± N Kerbe (A)
- 4,5 A anomal (K)
- 5,5 ec stachelig (A)
- 6,9 bi gespalten (F)
- 7,5 rb rubinfarbig (A)
- 7,7 cv quaderlos (F)
- 76,± cl Klumpflügel (F)
- 77,± dx deltaartig (F)
- 20,0 ct abgeschnitten (F)
- 21,0 sn gesengt (B)
- 27,5 t gelbbraun (K)
- 27,7 lz Pille (A)
- 33,0 v zinnaberrot (A)
- 36,7 m. miniaturlügelig
- 36,2 dy düster (F)
- 38,± fr gefurcht (A)
- 43,0 s zobelfarben (K)
- 44,4 g granatfarben (A)
- 54,2 sl kleinflügelig (F)
- 54,5 r rudimentär (F)
- 56,5 f gegabelt (B)
- 57,0 B bandförmig (A)
- 58,5 sy kleinäugig (A)
- 59,0 fu verschmolzen (F)
- 59,6 Bx perlenartig (F)
- 62,0 M-n. Minuta-n. (B)
- 65,0 cf Spalt (F)
- 74,0 bb kurzborstig (B)

- 0,0 tg Telegraph (F)
- 2,0 S Stern (A)
- 3,± al aristalos (K)
- 6,± ex ausgebreitet (F)
- 12,± G Mäwe (F)
- 13,0 T abgestutzt (F)
- 14,± ds dackelartig (K)
- 16,0 Sk streifig (K)
- 31,0 ä dackelbeinig (K)
- 35,0 St-III Ski-III (F)
- 41,0 J gedrängt (F)
- 46,± M-e Minuta-e (B)
- 48,5 b schwarz (K)
- 48,7 j aufgebogen (F)
- 54,5 pr purpur (A)
- 57,5 cn hellrot (A)
- 60,± sf safranfarben (A)
- 64,± pw Auge-Flügel (AF)
- 67,0 ug stummelflügelig (F)
- 68,± L Teleskop (F)
- 72,0 L Lappen (A)
- 74,± gp Lücke (F)
- 75,5 c gekrümmt (F)
- 83,5 fr gefranzt (F)
- 90,0 hy bucklig (K)
- 99,5 a Bogen (F)
- 100,5 px nezig (F)
- 102,± L-IIa Letal-IIa
- 105,0 bm braun (A)
- 105,± bs blasig (F)
- 106,± pd purpurartig (A)
- 107,± mr Maulbeere (A)
- 107,0 sp Fleck (K)
- 107,5 ba Ballon (F)

- 0-0 ru rauhg (A)
- 20,0 äv divergierend (F)
- 26,1 se sepiafarben (A)
- 26,5 h haarig (K)
- 35,0 r Rosenfarbe (A)
- 36,5 cr-III Krems-III (A)
- 40,1 M-h Minute-h (B)
- 40,2 tt Zeit (F)
- 40,4 D gespreizt (B)
- 42,2 th Faden (K)
- 44,0 st scharlachrot (A)
- 46,± wp verzogen (F)
- 46,5 st-III Ski-III (F)
- 47,5 Df deformiert (A)
- 48,0 p rosa (A)
- 49,7 ma kastanienbraun (A)
- 50,± drv Zwerg (K)
- 50,0 cv gerollt (F)
- 54,0 Hw-sup Unterdrücker v. haarigen
- 58,2 -Sb stoppelig (B) [Flügeln(F)]
- 58,5 ss borstenlos (B)
- 58,7 bx bithorakal (K)
- 59,5 bx-b bithorakal-b (K)
- 62,0 sr Streifen (K)
- 63,1 gl glasig (A)
- 66,2 Δ Delta (F)
- 69,5 H haarlos (B)
- 70,7 e Ebenholz (K)
- 72,0 bn bandartig (K)
- 75,7 cd hochrot (A)
- 76,2 wo weiße Ocellen (A)
- 91,1 ru rauh (A)
- 93,0 cm zerknittert (F)
- 93,8 bd perlig (F)
- 94,1 Pw zugespitzt (F)
- 100,7 ca rötlich (A)
- 101,0 M Minuta (B)
- 106,2 M-g Minuta-g (B)

nung der Erbeigenschaft, mit anschließender deutscher Übersetzung. Die in Klammer gesetzten Bezeichnungen bedeuten das durch die Mutation betroffene Organ: (A) Augen, (K) Körper, (F) Flügel, (B) Borsten. Das Y-Chromosom ist mit Ausnahme der Anlagen für Männchenfertilität genleer.

A B C D E F A B D E F!) Inversionen (Umkehrungen von Chromosomenstücken nach vorangegangenem Bruch. Statt A B C D E F A B E D C F). 4. Duplikationen und einfache Translokationen (Verdoppelung und einfache Verlagerung. Statt A B C D E F A B C C D E F). 5. Reziproke Translokationen (gegenseitige Verlagerungen. Statt A B C D E F E F A B C D). 6. Chromosomenverschmelzungen. Vor allem die fünfte Gruppe ist von ganz besonderer Bedeutung bei der Entstehung neuer Arten. Sie stellt einen neuen Beweis für die Evolutionstheorie dar, einen Beweis für die Entstehung neuer Arten aus einer Ausgangsform.

Als dritte Gruppe der Mutationen kennt man noch die Genommutationen. Wie erwähnt, bezeichnet man als Genom die Gesamtheit der Erbanlagen eines Chromosomenbestandes. Es kann dabei einerseits zu einer Vermehrung oder Verminderung ganzer Chromosomen kommen. Man spricht dann von einer Heteroploidie. Kommt es jedoch zu einer Vermehrung oder Verminderung ganzer Chromosomensätze, so bezeichnet man diese Erscheinung als Polyploidie.

Als weitere Gruppe kennt man die Mutationen innerhalb des Plastidoms (Plastidenmutationen) und die bisher nur vermuteten Mutationen innerhalb des Plasmons, die jedoch noch nicht beobachtet wurden.

In diesem Zusammenhang müssen noch die somatischen Mutationen erwähnt werden, die zum Unterschied von den bisher erwähnten Formen nicht in den Keimzellen, sondern in den Körperzellen vor sich gehen. Im Falle des Mutierens eines Gens in einem Körperzellenchromosom ist das von der Veränderung betroffene Gebiet um so größer, je früher im Laufe der Keimesentwicklung die Mutation eingetreten ist.

Es werden die verschiedensten Mutationen beobachtet. Den sog. Letalmutationen, die im homozygoten Zustand ein Absterben des Keimes verursachen, stehen die sichtbaren gegenüber, die ihrerseits wieder in „grobe sichtbare, kleine sichtbare und unsichtbare physiologische“ Mutationen unterteilt werden. Unter „grob sichtbar“ versteht man im allgemeinen schwere Veränderungen der Flügelform, Äderung, der Gestalt, man versteht darunter auch veränderte Augenform und -farbe und sonstige auffallende Unterschiede zum Normaltypus. Kleinere sichtbare Mutationen sind beispielsweise Änderung der Borstenform und -stellung, Facettenveränderungen u. dgl. Doch muß hier ausdrücklich erwähnt werden, daß diese Beurteilung der Mutationen in hohem Grad abhängig ist von der Auffassung und Beobachtungsgabe des Experimentators. Die sog. physiologischen Mutationen können allerdings nicht so leicht festgestellt werden, sie betreffen vor allem die inneren Organe, deren Funktion und ähnliches (Abb. 7).

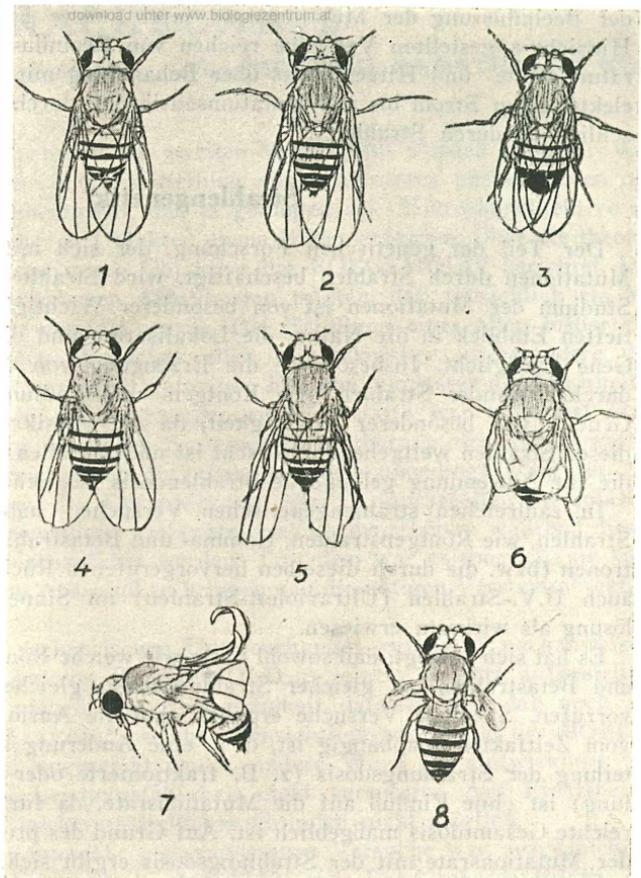
Zur Feststellung der sichtbaren und Letalmutationen im X-Chromosom wird eine spezielle Kreuzungsmethode, die sog. CIB-Methode, angewendet, die insbesondere für strahlen genetische Versuche in Anwendung kommt. Näher darauf einzugehen verbietet leider der beschränkte Platz.

In bezug auf den Zeitpunkt des Auftretens der Mutationen sei nur gesagt, daß sie an jedem Punkt des Lebenslaufs eines Organismus eintreten können,

Abb. 7. Mutationen.
Die angeführten Beispiele von Flügelmutationen bedeuten folgendes:

- 1 vortex: verändertes Abdomen.
- 2 hairy: überzählige Borsten auf den Flügeln.
- 3 Delta: zerrissene Adern.
- 4 Notch: gezackte Flügel.
- 5 Beaded: beschmitene Flügel.
- 6 rudimentary: kleine, breite Flügel.
- 7 curled: aufgewippte Flügel.
- 8 vestigial: Stummel Flügel.

Wird eine Eigenschaft mit Großbuchstaben bezeichnet, so ist sie dominant, Kleinbuchstaben bezeichnen eine rezessive Eigenschaft.



wobei hinzuzusetzen ist, daß das Stadium kurz vor und während der Reifeteilung der Keimzellen möglicherweise günstigere Bedingungen für das Mutieren schafft.

Wenn auch zumeist jede Mutation eine allgemeine Schädigung und Herabsetzung der Vitalität bedingt, so kann es doch vorkommen, daß sich zuweilen eine Mutation durchsetzt und den Genbestand verbessert.

Bei Einteilung der Mutationen muß man einen wesentlichen Unterschied machen zwischen den sog. spontanen Mutationen und den künstlich erzeugten. Das Auftreten der ersteren ist immer konstant. Ihr Auftreten ist noch nicht geklärt und auf derzeit noch unbekannte Faktoren zurückzuführen. Versuche, sie durch Einwirkung kosmischer Strahlung zu erklären, haben kein gesichertes Resultat ergeben.

Die Gruppe der künstlich erzeugten Mutationen umfaßt ein großes Gebiet

der Beeinflussung der Mutationsrate durch äußere Faktoren. Die in dieser Hinsicht angestellten Versuche reichen von Beeinflussungen durch Temperatur, Kälte- und Hitzeschocks über Behandlung mit Ultraschallwellen und elektrischem Strom bis zur Mutationsauslösung durch chemische Stoffe und schließlich durch Strahlen.

Strahlengenetik

Der Teil der genetischen Forschung, der sich mit der Erzeugung von Mutationen durch Strahlen beschäftigt, wird Strahlengenetik genannt. Das Studium der Mutationen ist von besonderer Wichtigkeit, da es einen vertieften Einblick in die Natur, die Lokalisation und die Wirkungsweise der Gene ermöglicht. Insbesondere die Erzeugung von Mutationen mit Hilfe durchdringender Strahlen, wie Röntgen- und Radiumstrahlen, ist für die Genetik von besonderer Wichtigkeit, da die physikalische Wirkungsweise dieser Strahlen weitgehend erforscht ist und vor allem exakte Angaben über die zur Anwendung gelangende Strahlendosis möglich sind.

In zahlreichen strahlengenetischen Versuchen haben sich verschiedene Strahlen, wie Röntgenstrahlen, Gamma- und Betastrahlen des Radiums, Neutronen (bzw. die durch dieselben hervorgerufenen Rückstoßprotonen), ferner auch U.V.-Strahlen (Ultraviolett-Strahlen) im Sinne einer Mutationsauslösung als wirksam erwiesen.

Es hat sich gezeigt, daß sowohl harte wie weiche Röntgenstrahlen, Gamma- und Betastrahlen bei gleicher Strahlungsdosis gleiche Mutationsraten hervorrufen. Spezielle Versuche ergaben, daß die Auslösung von Mutationen vom Zeitfaktor unabhängig ist, d. h. eine Änderung in der zeitlichen Verteilung der Strahlungsdosis (z. B. fraktionierte oder protrahierte Bestrahlung) ist ohne Einfluß auf die Mutationsrate, da für diese nur die verabreichte Gesamtdosis maßgeblich ist. Auf Grund des proportionalen Anstieges der Mutationsrate mit der Strahlungsdosis ergibt sich, daß schon geringste Strahlungsdosen eine Erhöhung der Mutationsrate bewirken. Dieses Ergebnis spielt eine Rolle bei der Beurteilung von Fragen des Strahlenschutzes. Was die absolute Größe der Spontanmutationsrate anbelangt, so schwankt diese etwa zwischen 0,1%—0,2%. Die durch Strahleneinfluß hervorgerufenen Mutationsraten übertreffen diese bei weitem. So beträgt z. B. bei einer Dosis von 3000 r (Röntgen-Einheiten) die Mutationsrate rund 8%. Diese Zahlen sind das Ergebnis großer statistischer Versuchsreihen.

Wenn auch auf dem Gebiet der Strahlengenetik nach vielen Richtungen hin Versuche angestellt und Ergebnisse gefunden wurden, so ist das Arbeitsgebiet trotzdem noch nicht erschöpft und noch ist die Beantwortung einer Anzahl von Fragen ausständig.

Die Forschungen auf dem Gebiete der Strahlengenetik führen zu jenen geheimnisvollen Urgründen der Natur, wo die Summe der Naturgesetze in der Materie ihre Auswirkungen findet und in der Physis in Erscheinung tritt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mikroskopie - Zentralblatt für Mikroskopische Forschung und Methodik](#)

Jahr/Year: 1947

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Paget Oliver E.

Artikel/Article: [Die biologischen Grundlagen der Strahlengenetik. 42-54](#)