

FORSTLICHE SCHRIFTENREIHE
UNIVERSITÄT FÜR BODENKULTUR, WIEN

Band 4

JÖRG-DIETRICH SCHREIBER

**EIN SYSTEM ZUR
GENETISCHEN KONTROLLE
DES KUPFERSTECHERS,
PITYOGENES CHALCOGRAPHUS L.
(COLEOPTERA, SCOLYTIDAE).**

Erzeugung, Isolierung und populationsdynamische
Auswirkungen von Translokationen

AUS DEM INSTITUT FÜR FORSTENTOMOLOGIE,
FORSPATHOLOGIE UND FORSTSCHUTZ
FEBRUAR 1991

Schreiber, J.-D.; 1989: Ein System zur genetischen Kontrolle des Kupferstechers, *Pityogenes chalcographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). Erzeugung und Isolierung von Translokationen sowie deren populationsdynamische Auswirkungen.

Forstliche Schriftenreihe, Universität für Bodenkultur, Wien; Bd 4, 113 S.; Hrsg.: Österr. Gesellschaft für Waldökosystemforschung und experimentelle Baumpforschung an der Univ. f. Bodenkultur. ISBN 3-900865-03-5

Kurzfassung: Durch Röntgenbestrahlung von Männchen der Borkenkäferart *Pityogenes chalcographus* L. ("Kupferstecher") wurden reziproke Translokationen induziert. Mit Hilfe geeigneter Kreuzungsverfahren konnten acht autosomal gekoppelte Translokationen nachgewiesen werden. In Dauerzuchten von vier Linien über insgesamt zwölf Generationen konnte durch Verfolgung der Brutparameter Einmortalität, Eizahl und Einischendichte nachgewiesen werden, daß die jeweilige Translokation stabil geblieben war und daß sich die Zuchtbedingungen nicht negativ auf die Qualität des Tiermaterials ausgewirkt hatten.

In cytologischen Präparaten aus einzelnen Hoden ließen sich Translokationen durch Quadrivalentbildungen in der Prophase der Meiose I nachweisen. Außerdem konnte die Chromosomenformel von *P.c.* zu $9AA + Xyp$ bestimmt und Metaphase II-Chromosomen vermessen werden.

Die Homozygotisierung von Translokationen gelang bei einer Linie; die Zahl der homozygoten Tiere war jedoch zu gering, um eine entsprechende Stammzucht aufbauen zu können.

Computerberechnungen ergaben, daß sich auch mit autosomalen Translokationen Auswirkungen auf die Populationsgröße erzielen lassen, wobei sich deren Ausmaß durch Vorsortierung der freizulassenden Population in Bezug auf Geschlecht und/oder Genotyp wesentlich steigern läßt.

Stichwörter: reziproke Translokationen, Röntgenbestrahlung, *Pityogenes chalcographus*, Coleoptera, Scolytidae, genetische Schädlingsbekämpfung, Karyotypanalyse, Populationsmodell.

Schreiber, J.-D.; 1989: A system for genetic control of *Pityogenes chalcographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). Induction and isolation of translocations and their implications for population dynamics.

Forstliche Schriftenreihe, Univ. f. Bodenkultur, Wien; Vol. 4, 113 S.; Editor: Austrian Society for Forest Ecosystems Research and experimental Tree Research at the University of Agriculture in Vienna. ISBN 3-900865-03-5

Abstract: In males of *Pityogenes chalcographus* L. reciprocal translocations were induced by x-rays. By appropriate methods of interbreeding and by using semisterility in translocation bearing egg batches as a marker eight translocations could be isolated, all of them showing an autosomal mode of inheritance.

Breeding four lines for twelve generations showed that the breeding parameters egg mortality, batch size, and egg density remained constant. This ascertained that the translocations had remained stable and that breeding had had no adverse effects on quality of animals.

An attempt to homozygotize translocations was successful in one line. However, a continuous breeding line could not be established because there were too few individuals.

By cytological preparations of single testes evidence for a translocation was found, as typical quadrivalents could be observed in prophase of meiosis I. The chromosome formula of *P.c.* could be determined as $9AA + Xyp$, and chromosomes of metaphase II were measured.

Computer simulations revealed that effects on population size could be achieved even by releases of autosomal translocations. These effects were more distinctive if the population to be released had been sorted by sex and/or genotype prior to releases.

Keywords: reciprocal translocations, x-irradiation, *Pityogenes chalcographus*, Coleoptera, Scolytidae, genetic pest control, analysis of karyotypes, population model

INHALTSVERZEICHNIS

1	EINLEITUNG	1
2	ALLGEMEINE ZUCHTMETHODEN	2
3	BESTRAHLUNG DER KÄFER	5
3.1	Methodik	5
3.2	Ergebnisse	6
3.3	Diskussion	8
4	ISOLIERUNG VON TRANSLOKATIONEN	11
4.1	Methodik	12
4.2	Ergebnisse	12
4.3	Diskussion	14
5	DAUERZUCHT VON TRANSLOKATIONSLINIEN	18
5.1	Methodik	18
5.2	Ergebnisse	19
5.2.1	formalgenetische Befunde	19
5.2.2	brutbiologische Befunde	23
5.2.3	Vergleiche zwischen Normal- und Translokationstieren	26
5.3	Diskussion	27
6	KONKURRENZFÄHIGKEIT DER TRANSLOKATIONSTIERE	29
6.1	Methodik	29
6.2	Ergebnisse	29
6.3	Diskussion	31
7	HOMOZYGOTISIERUNG VON TRANSLOKATIONEN	33
7.1	Methodik	33
7.1.1	Überprüfung der Homozygotisierbarkeit	33
7.1.2	Herstellung einer translokationshomozygoten Linie	36
7.2	Ergebnisse	37
7.2.1	Überprüfung der Homozygotisierbarkeit	37
7.2.2	Züchtung translokationshomozygoter Linien	41
7.3	Diskussion	42
8	CYTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN	45
8.1	Methode	45
8.2	Ergebnisse	48
8.2.1	Karyotyp von Normaltieren	49
8.2.2	Untersuchungen an Tieren aus den Translokationslinien	53
8.3	Diskussion	56

9.	SIMULATION DER FREILASSUNG VON TRANSLOKATIONSTIEREN	58
9.1	Methodik	58
9.1.1	Aufbau des Modelles	58
9.1.2	Randbedingungen	60
9.1.3	Berechnung und Darstellung der Ergebnisse	62
9.2	Ergebnisse	62
9.2.1	Populationsentwicklung unter dem Einfluß ständiger Freilassungen	62
9.2.2	Populationsentwicklung nach Beendigung der Freilassungen	69
9.2.3	Entwicklung einer translokationshomozygoten Population unter dem Einfluß der Migration von Normaltieren	71
9.3	Diskussion	74
9.3.1	Planung des Modells	74
9.3.2	Freilassungsmodi	74
9.3.3	Vergleich der verschiedenen Freilassungstypen	75
9.3.4	Spezielle Freilassungsmodi	77
9.3.5	Migration bei translokationshomozygoten Populationen	77
9.4	Zusammenfassung	78
10	AUSBLICK	80
11	ZUSAMMENFASSUNG	83
12	SUMMARY	86
13	TABELLENANHANG	89
14	LITERATURVERZEICHNIS	97
15	DANKSAGUNG	104

VERZEICHNIS DER TABELLEN

Tab. 2.1: Bei der Auswertung von Brutsystemen aufgenommene Werte . . .	4
Tab. 3.1: Applizierte Strahlendosen	5
Tab. 3.2: Strahlenempfindlichkeit von Borkenkäfern	10
Tab. 4.1: Translokationsausbeute in Abhängigkeit von der Strahlendosis . . .	14
Tab. 4.2: Einteilung der Gelege in Sterilitätsklassen	16
Tab. 5.1: Vergleich der Brutparameter verschiedener Paarungstypen	26
Tab. 6.1: Genotypen und Brutparameter der Weibchen	30
Tab. 6.2: Genotypen der Männchen	31
Tab. 7.1: Homozygotisierbarkeit der Translokation aus Linie 6	38
Tab. 7.2: Homozygotisierbarkeit der Translokation aus Linie 26	40
Tab. 7.3: Homozygotisierung der Translokation aus Linie 6	41
Tab. 9.1: Simulation verschiedener Gradationsstadien	61
Tab. 14.1: Bestrahlung von <i>Pityogenes chalcographus</i> : Brutparameter	89
Tab. 14.2: Mortalität in den Normal- und Translokationsgelegen der Dauerzuchten	91
Tab. 14.3: Brutparameter der Gelege aus verschiedenen Paarungstypen . . .	92
Tab. 14.4: Karyotypanalyse: Meßwerte für Metaphasen mit Y-Chromosom: Normaltiere	93
Tab. 14.5: Karyotypanalyse: Meßwerte für Metaphasen mit X-Chromosom: Normaltiere	94
Tab. 14.6: Karyotypanalyse: Meßwerte für Metaphasen mit Y-Chromosom: Tiere aus Linie 15	95
Tab. 14.7: Karyotypanalyse: Meßwerte für Metaphasen mit X-Chromosom: Tiere aus Linie 15	96

VERZEICHNIS DER ABBILDUNGEN

Abb. 3.1 : Brutparameter der Gelege nach Bestrahlung der Männchen	6
Abb. 3.2 : Eimortalität der Gelege nach Bestrahlung der Väter	7
Abb. 3.3 : Strahlenempfindlichkeit verschiedener Insektenarten	9
Abb. 4.1 : Formalgenetische Grundlagen der Isolierung von Translokationen	11
Abb. 4.2 : Eimortalität in den Gelegen der F1-Tiere	12
Abb. 4.3 : Zuchtverlauf und Entwicklung der Sterilität bis zur F4	13
Abb. 5.1a: Stammbaum der Linie 2	19
Abb. 5.1b: Stammbaum der Linie 3	20
Abb. 5.1c: Stammbaum der Linie 6	21
Abb. 5.1d: Stammbaum der Linie 26	22
Abb. 5.2 : Gelegegrößen im Verlauf der Stammzucht	23
Abb. 5.3 : Einischendichten im Verlauf der Stammzuchten	24
Abb. 5.4 : Eimortalität im Verlauf der Stammzuchten	25
Abb. 7.1 : Nachweis der Homozygotisierbarkeit von Translokationen	34
Abb. 7.2 : Züchtung einer translokationshomozygoten Linie	36
Abb. 8.1 : Spermatogenese von <i>P. chalcographus</i>	48
Abb. 8.2 : Karyogramm von Normaltieren: 14 Metaphasen mit X-Chromosom	50
Abb. 8.3 : Karyogramm von Normaltieren: 13 Metaphasen mit Y-Chromosom	51
Abb. 8.4 : Lage der Chromosomen im Karyogramm	52
Abb. 8.5 : Quadrivalentbildung in der Prophase I	53
Abb. 8.6 : Karyogramm von Tieren der Translokationslinie 15: 8 Metaphasen mit X-Chromosom	54
Abb. 8.7 : Karyogramm von Tieren der Translokationslinie 15: 6 Metaphasen mit Y-Chromosom	55
Abb. 8.8 : Metaphase-II-Chromosomen von <i>P. chalcographus</i>	56
Abb. 9.1 : Entwicklungsstadien und Einflußgrößen im Populationsmodell	58
Abb. 9.2 : Genotypen- und Geschlechterverteilung bei verschiedenen Translokationstypen	59
Abb. 9.3 : Berechnung von Anzahl und Verteilung der Genotypen für das Stadium "Larven"	60
Abb. 9.4 : Randbedingungen und Variation der verschiedenen Parameter	60
Abb. 9.5a: Progradation: Populationsentwicklung und -zusammensetzung bei Freilassung translokationsheterozygoter Tiere	63
Abb. 9.5b: Progradation: Populationsentwicklung und -zusammensetzung bei Freilassung translokationshomozygoter Tiere	64

Abb. 9.6a: Retrogradation: Populationsentwicklung und -zusammensetzung bei Freilassung translokationsheterozygoter Tiere	65
Abb. 9.6b: Retrogradation: Populationsentwicklung und -zusammensetzung bei Freilassung translokationshomozygoter Tiere	66
Abb. 9.7a: Latenz: Populationsentwicklung und -zusammensetzung bei Freilassung translokationsheterozygoter Tiere	68
Abb. 9.7b: Latenz: Populationsentwicklung und -zusammensetzung bei Freilassung translokationshomozygoter Tiere	69
Abb. 9.8 : Populationsentwicklung unter den Bedingungen: Latenz - Freilassungsrate 1/2 - Freilassung über 5 Generationen	70
Abb. 9.9 : Populationsentwicklung unter den Bedingungen: Latenz : Progradation 5:5 - Freilassung von translokationsheterozygoten Männchen über 5 Generationen	71
Abb. 9.10: Einwanderung von Normaltieren in eine translokationshomozygote Population während eines Zeitraumes von fünf Generationen	72
Abb. 9.11: Einmalige Einwanderung von Normaltieren in eine translokationshomozygote Population	73

CONTENTS

1	Introduction	1
2	Methods of breeding	2
3	Irradiation of beetles	5
4	Isolation of translocations	11
5	Laboratory rearing of translocated lines	18
6	Competitiveness of translocation-heterozygous individuals	29
7	Homozygotisation of translocations	33
8	Cytological investigations	45
9	Simulation of releases of translocation bearing individuals	58
10	Prospects	80
11	Summary (German)	83
12	Summary	86
13	Tables	89
14	Bibliography	97
15	Acknowledgements	104

INDEX OF TABLES

Table 2.1: Parameters registered during evaluation of galleries	4
Table 3.1: Applied doses of x-rays	5
Table 3.2: Sensitivity of bark beetles to irradiation	10
Table 4.1: Yield of translocations as a function of dose of irradiation	14
Table 4.2: Classification of galleries according to sterility	16
Table 5.1: Comparison of breeding parameters of different types of coupling	26
Table 6.1: Genotypes and breeding parameters of females	30
Table 6.2: Genotypes of males	31
Table 7.1: Homozygousability of the translocation in Line 6	38
Table 7.2: Homozygousability of the translocation in Line 26	40
Table 7.3: Homozygotisation of the translocation of Line 6	41
Table 9.1: Simulation of types of gradation	61
Table 14.1: Irradiation of <i>Pityogenes chalcographus</i> : Breeding parameters	89
Table 14.2: Egg mortality in normal and semisterile batches during breeding of translocation lines	91
Table 14.3: Breeding parameters of batches of different types of coupling	92
Table 14.4: Analysis of karyotypes: Measures of metaphases with Y-chromosome: Normal individuals	93
Table 14.5: Analysis of karyotypes: Measures of metaphases with X-chromosome: Normal individuals	94
Table 14.6: Analysis of karyotypes: Measures of metaphases with Y-chromosome: Individuals of Line 15	95
Table 14.7: Analysis of karyotypes: Measures of metaphases with X-chromosome: Individuals of Line 15	96

INDEX OF FIGURES

Fig. 3.1 : Breeding parameters in galleries after irradiation of males	6
Fig. 3.2 : Mortality in egg rafts after irradiation of fathers	7
Fig. 3.3 : Sensitivity of some insect species to irradiation with x-rays	9
Fig. 4.1 : Genetic basis for isolation of translocations	11
Fig. 4.2 : Egg mortality in batches of F1-individuals	12
Fig. 4.3 : Breeding scheme and trend of sterility until F4	13
Fig. 5.1a: Family tree of line 2	19
Fig. 5.1b: Family tree of Line 3	20
Fig. 5.1c: Family tree of Line 6	21
Fig. 5.1d: Family tree of Line 26	22
Fig. 5.2 : Means of batch size (\pm SD) during breeding of single lines	23
Fig. 5.3 : Means of egg densities (\pm SD) during breeding of single lines	24
Fig. 5.4 : Means of egg mortality during breeding of single lines	25
Fig. 7.1 : Breeding scheme for testing the possibility to homozygotize a translocation	34
Fig. 7.2 : Breeding of a line homozygous for a translocation	36
Fig. 8.1 : Spermatogenesis of <i>P. chalcographus</i>	48
Fig. 8.2 : Karyogram of normal individuals: 14 metaphases with X-chromosomes	50
Fig. 8.3 : Karyogram of normal individuals: 13 metaphases with Y-chromosomes	51
Fig. 8.4 : Position of chromosomes in the karyogram	52
Fig. 8.5 : Formation of Quadrivalents in prophase I	53
Fig. 8.6 : Karyogram of individuals of translocation-line 15: 8 metaphases with X-chromosome	54
Fig. 8.7 : Karyogram of individuals of translocation-line 15: 6 metaphases with Y-chromosome	55
Fig. 8.8 : Chromosomes of <i>P.chalcographus</i> (Metaphase II)	56
Fig. 9.1 : Stages and parameters in the population model	58
Fig. 9.2 : Distribution of genotypes and sex in the offspring of different types of translokation	59
Fig. 9.3 : Mode of calculation of number and distribution of genotypes at stage "larvae"	60
Fig. 9.4 : Conditions and variation of parameters	60
Fig. 9.5a: Progradation: Development and composition of the population during release of translocation-heterozygous individuals	63
Fig. 9.5b: Progradation: Development and composition of the population during release of translocation-homozygous individuals	64

Fig. 9.6a: Retrogradation: Development and composition of the population during release of translocation-heterozygous individuals	65
Fig. 9.6b: Retrogradation: Development and composition of the population during release of translocation-homozygous individuals	66
Fig. 9.7a: Endemic phase: Development and composition of the population during release of translocation-heterozygous individuals	68
Fig. 9.7b: Endemic phase: Development and composition of the population during release of translocation-homozygous individuals	69
Fig. 9.8 : Development of population under the conditions: Endemic phase - Rate of release $1/2$ - Releases for 5 generations	70
Fig. 9.9 : Development of population under the conditions: Endemic phase: Progradation 5:5 - Releases of translocation-heterozygous males for 5 generations	71
Fig. 9.10: Effect of immigration of normal individuals into a population homozygous for a translocation during a period of 5 generations	72
Fig. 9.11: Effect of immigration of normal individuals into a population homozygous for a translocation only in the first generation	73



1 EINLEITUNG

Der Mensch hat durch immer stärkere Eingriffe in natürliche Ökosysteme bzw. durch den Aufbau mehr oder weniger künstlicher Lebensgemeinschaften in Land- und Forstwirtschaft deren Produktivität in immer höherem Maß für seine Zwecke ausgenutzt. Gleichzeitig steht er jedoch jetzt auch vor der Situation, die Stabilität dieser Systeme durch weitere Eingriffe erhalten zu müssen.

Kontrollmaßnahmen gegen Insektenpopulationen konnten durch die Einführung der chlorierten Kohlenwasserstoffe nach dem Zweiten Weltkrieg wesentlich effizienter durchgeführt werden. Schädliche Nebenwirkungen bei Wirbeltieren und auftretende Resistenz bei den Zielorganismen beeinträchtigten diese Form der chemischen Kontrolle von Insekten jedoch schon bald so sehr, daß man begann, wieder mehr Wert auf die Ausnutzung von biologischen Regulationsmechanismen zu legen.

Hierzu zählt die Ausnutzung von Räuber/Beute und Wirt/Parasit-Beziehungen, sowie die Manipulation der auf Pheromonwirkungen basierenden Kommunikationssysteme vieler Insekten. Auch der Einsatz "biologischer" Insektizide, die zum Beispiel aus den Inhaltsstoffen bestimmter Pflanzen gewonnen werden, läßt sich hier aufführen.

Eine spezielle Form biologischer Kontrollmaßnahmen stellen gezielte Eingriffe am Erbgut der Zielorganismen dar. Sie können entweder als Folge einer vollkommenen Zerstörung desselben zu totaler Sterilität der betroffenen Individuen führen (KNIPLING 1955; "sterile male technique"), oder aber eine erbliche Teilsterilität aufgrund von Chromosomenmutationen wie Translokationen oder Inversionen induzieren (SEREBROVSKII 1940).

Ein wesentlicher Vorteil dieser Methoden ist der, daß sie direkt und ausschließlich die jeweilige Zielart angreifen. Dadurch läßt sich die Gefährdung von anderen Organismen durch nicht beabsichtigte Nebenwirkungen erheblich vermindern.

Die Sterilpartnermethode führte in den Jahren 1962-1971 zur fast vollständigen Ausrottung des "screw worms" (*Cochliomyia hominivorax* Coq.) im Südwesten der USA (WHITTEN 1982). Sie wird heute zum Beispiel bei *Ceratitis capitata* Wied., der Mittelmeerfruchtfliege, in großem Maßstab verwendet.

Die Anwendbarkeit von Translokationen wurde auf Vorschlag von LAVEN (1968 und 1969) und CURTIS (1968) bei verschiedenen Krankheitsüberträgern sowie einigen Vorrats- und Landwirtschaftsschädlingen untersucht.

Beide Verfahren erzielten sowohl im Labor als auch im Freiland unterschiedliche Erfolge,

wobei naturgemäß die Biologie der jeweiligen Zielart einen wesentlichen Einfluß auf den Erfolg oder Nichterfolg der Versuche hatte (ASMAN et al. 1981).

Für den forstlichen Bereich existieren jedoch keine diesbezüglichen Untersuchungen, obwohl gerade in der Forstwirtschaft die Bemühungen um eine möglichst naturnahe Bewirtschaftung schon immer zu einer deutlicheren Bevorzugung von biologischen Kontrollmaßnahmen geführt haben, als dies z.B. in der Landwirtschaft der Fall war.

Da die Bedrohung der Wälder durch Borkenkäfer in Folge der neuartigen Waldschäden sehr wahrscheinlich noch zunehmen wird, erscheint es angebracht, auch im Bereich der Kontrolle von Borkenkäferpopulationen nach Methoden zu suchen, die die bisher üblichen ergänzen bzw. ersetzen können (FÜHRER 1976, FÜHRER 1985). Das generelle Ziel der vorliegenden Arbeit ist es daher zu klären, ob eine genetische Kontrolle von Borkenkäfern mit Hilfe der Translokationsmethode möglich ist.

Wegen der bereits ausgearbeiteten Zuchtmethodik, der guten Züchtbarkeit und seiner wirtschaftlichen Bedeutung wurde der Kleine Fichtenborkenkäfer, *Pityogenes chalcographus* L., gewählt, der wegen des Aussehens seiner Brutbilder auch "Kupferstecher" genannt wird.

2 ALLGEMEINE ZUCHTMETHODEN

Pityogenes chalcographus L. ist ein 2-3 mm großer Käfer, der die dünnrindigen Bereiche von Fichten aller Altersklassen bevorzugt. Seine Biologie ist seit Anfang dieses Jahrhunderts in mehreren Arbeiten intensiv untersucht worden (SCHWERTFEGER 1929; GALOUX 1948; KLAUSERT 1954). Er kann als Begleiter von *Ips typographus* L., aber auch allein, bei Massenvermehrungen schwere Schäden im Wald anrichten, da er auch relativ vitale Bäume zu überwältigen vermag.

In den 70er Jahren hat FÜHRER das bei diesem Käfer auftretende Phänomen der Differenzierung in verschiedene, teilweise inkompatible, Rassen untersucht (FÜHRER 1977; FÜHRER 1978; FÜHRER & KLIPSTEIN 1980; FÜHRER 1980). Dabei wurde auch die Grundlage für eine erfolgreiche Massen- und Einzelzucht im Labor gelegt.

Es wurden generell Käfer der Herkunft WA (Bialowieza-Heide, Polen) verwendet. Die Zucht der Tiere erfolgte nach der von FÜHRER (1976) entwickelten Methode an Fichtenknüppeln von 8-10 cm Durchmesser und 0,7-1 m Länge, die vor Zuchtbeginn etwa eine Woche bei Zimmertemperatur gelagert worden waren. Die Bäume stammten zu Beginn der Arbeit aus der Nähe von Göttingen, BRD, und später aus einem Bestand der Forstverwaltung des Stiftes Heiligenkreuz bei Wien, Österreich.

Zur Erleichterung des Einbohrens wurden in einem Abstand von etwa 15 cm Löcher in den Bast der Brutstämme gestochen, bevor jeweils ein Männchen mit Hilfe einer Plastikkapsel eingezwingert wurde. Dies sollte gewährleisten, daß sich die Brutsysteme nicht überlappten, wodurch ihre familienweise Auswertung ermöglicht wurde.

Nach 1-2 Tagen waren die Rammelkammern angelegt und die Männchen wurden mit den Weibchen verpaart, deren Zahl je nach Versuchsansatz schwankte. Dabei wurde durch Beobachtung sichergestellt, daß die Weibchen auch tatsächlich in die Rammelkammer eingedrungen waren.

Während der Entwicklung der Bruten wurden die Stämme bei 20 bis 25 °C, einer relativen Luftfeuchte von 40-60% und Langtag (LD=18/6) aufbewahrt. Nach 4-5 Wochen zeigte das Auftreten von schwarzem Bohrmehl an den Baumstämmen an, daß die ersten Jungkäfer zum Ausfliegen bereit waren.

In der P, F1 und F2-Generation wurden die Stämme zu diesem Zeitpunkt in einzelne Klötze mit je einer Familie zersägt und in Photoelektoren gebracht. Die schlüpfenden Jungkäfer konnten dann im Verlaufe der nächsten Wochen abgefangen werden. Sie wurden, getrennt nach Geschlechtern, bei 10 °C und Dunkelheit in Glasröhrchen an Fichtenbaststückchen bis zur Verpaarung aufbewahrt.

Während der Weiterzuchten ausgewählter Linien (ab der F3) wurde das Verfahren geändert. Die Stämme mit den schlüpfbereiten Käfern wurden zunächst in Lichtthermostaten bei 10 °C und Langtag (LD=18/6) gelagert. Erst zur Auswertung der Brutsysteme wurden die Stämme zersägt. Durch diese Maßnahme konnte die Überlebensrate der Jungkäfer bis zur Verpaarung wesentlich erhöht werden. Außerdem wurde auf diese Weise eine bessere Synchronisierung innerhalb der Generationen erzielt.

Die Auswertung der Brutsysteme erfolgte durch das Freilegen von Muttergängen mit Einischen, Larvengängen und Puppenwiegen, indem die äußeren Rindenschichten vorsichtig mit Hilfe eines Skalpell entfernt wurden.

Die folgende Aufstellung gibt eine Übersicht über die durch dieses Verfahren zu erhebenden Daten.

Tab. 2.1: Bei der Auswertung von Brutsystemen aufgenommene Werte
Table 2.1: Parameters registered during evaluation of galleries

- **MG** : Mutterganglänge in cm (erste bis letzte Einische)
- **EN** : Anzahl der Einischen
- **ET** : Anzahl der abgestorbenen Eier
- **LG** : Anzahl der Larvengänge
- **L** : Anzahl der lebenden Larven
- **LT** : Anzahl der toten Larven
- **P** : Anzahl der lebenden Puppen
- **PT** : Anzahl der toten Puppen
- **KB** : Anzahl der im Bast lebenden Jungkäfer
- **KA** : Anzahl der ausgeflogenen Jungkäfer (= leere Puppenwiegen)
- **KT** : Anzahl der toten Jungkäfer

Die wichtigsten Parameter **MG**, **EN** und **ET** wurden in allen Gelegen bestimmt und daraus die Eimortalität (**EM**) sowie die Einischendichte (**ED**) nach folgenden Formeln berechnet:

$$EM = ET/EN *100$$

$$ED = EN/MG$$

Gelege mit weniger als 20 Eiern wurden grundsätzlich von der Auswertung ausgeschlossen, um nicht schon durch die Berechnung der Eimortalität zu große Fehler zu verursachen.

3 BESTRAHLUNG DER KÄFER

3.1 Methodik

Die Männchen wurden im Institut für Medizinische Physik und Biophysik der Universität Göttingen mit einem Röntgengerät vom Typ Müller MG 150 bestrahlt. Die verabreichten Strahlendosen gehen aus Tabelle 3.1 hervor. Sie befanden sich dabei in kleinen Glasröhrchen. Die Dosisleistung des Gerätes betrug 341R/Minute bei 150kV und 10,5mA. Gefiltert wurde mit 1mm Aluminium. Die verabreichten Strahlendosen gehen aus Tabelle 3.1 hervor.

Tab. 3.1: Applizierte Strahlendosen

Table 3.1: Applied doses of x-rays

Versuch 1 (16.2.82):	0,0	1,0	2,0	3,0	4,0	5,0 kR
Versuch 2 (27.7.82):	0,0	0,5	1,0	1,5	2,0	2,5 kR

Um mögliche Auswirkungen von Unterschieden in der Qualität des Brutssubstrates auf die Versuchsergebnisse auszuschalten, wurden pro Versuch von 2 Bäumen je 6 aufeinanderfolgende Stammstücke ausgewählt. An jedes Stammstück wurde aus jeder Dosisklasse ein Männchen angesetzt. Dies ergab zwölf Männchen pro Dosisklasse.

Außerdem wurden die Positionen der Männchen aus den einzelnen Dosisklassen von Stammstück zu Stammstück zyklisch vertauscht. Hierdurch sollten Einflüsse unterschiedlich schneller Austrocknung zwischen Stammenden und Stammitte ausgeglichen werden.

Zwei Tage nach dem Ansatz wurden die Männchen mit je einem frischgeschlüpften Weibchen aus der Stammzucht verpaart. 8 Tage danach wurden die meist am Einbohrloch sitzenden Männchen aus den Brutsystemen entfernt. Auf diese Weise wurde sichergestellt, daß nur bestrahlte Spermien zur Befruchtung gelangten.

Um die Entwicklung der Brut verfolgen zu können, wurde im ersten Versuch nach 28, 33, 40 und 48 Tagen je ein Stammstück ausgewertet. Die restlichen 8 Stammstücke wurden nach 60-71 Tagen Brutdauer aus den Eklektoren entfernt und ausgewertet. Im zweiten Versuch erfolgte die Auswertung 64-85 Tage nach der Verpaarung, nachdem in den Eklektoren keine Käfer mehr schlüpfen.

Die Mittelwerte für die Eimortalität der Gelege wurden baumweise mit Hilfe folgender Formel auf die theoretisch zu erwartende Eimortalität von 0% in der Kontrolle korrigiert und schließlich dosisklassenweise zusammengefaßt:

$$EM_{\text{Korr}} = \frac{EM - EM_{\text{Kontr}}}{100 - EM_{\text{Kontr}}}$$

Dies ermöglichte einen Vergleich mit Bestrahlungsergebnissen von anderen Insektenarten.

3.2 Ergebnisse

Von den 144 angesetzten Weibchen hatten 135 (=94 %) einen Muttergang angelegt. 22 Gelege mußten von der Auswertung ausgeschlossen werden, da sie von *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill., einem insektenpathogenen Pilz, befallen waren und/oder einen zu kleinen Umfang aufwiesen.

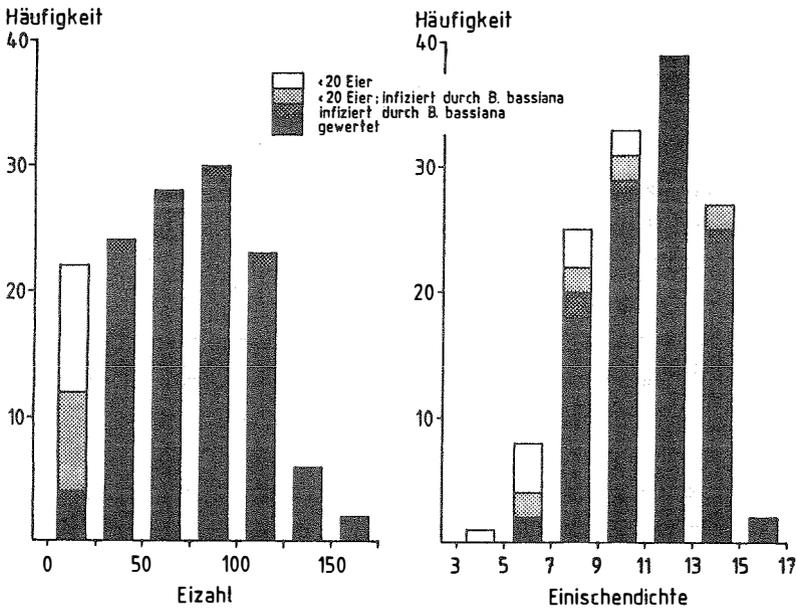


Abb. 3.1: Brutparameter der Gelege nach Bestrahlung der Männchen

Fig. 3.1: Breeding parameters in galleries after irradiation of males

An der Abbildung 3.1 läßt sich erkennen, daß die ausgeschlossenen Gelege überwiegend aus Klassen mit geringen Einischendichten stammten. Dies deutet nach FÜHRER (1981) auf eine physiologische Schwächung der Weibchen hin. Sie könnte sicherlich durch die Infektion mit dem in einigen Fällen angetroffenen Pilz verursacht worden sein.

Die Gelegegröße betrug $76,8 \pm 43,0$ Eier. Sie schwankte damit wesentlich stärker ($\pm 44,3\%$) als die Einischendichte, die einen Wert von $11,2 \pm 2,1$ ($\pm 18,8\%$) erreichte.

Weder mögliche Unterschiede in der Eignung der vier Baumindividuen als Brutssubstrat noch die Verpaarung mit unterschiedlich stark bestrahlten Männchen hatte einen signifikanten Einfluß auf die durch Gelegegröße und Einischendichte gemessene Brutleistung der Weibchen, wie durch entsprechende Varianzanalysen nachgewiesen werden konnte. Die in diesem Versuch gewonnenen Zahlen lassen sich also als Anhalt für normalerweise zu erwartende Werte ansehen.

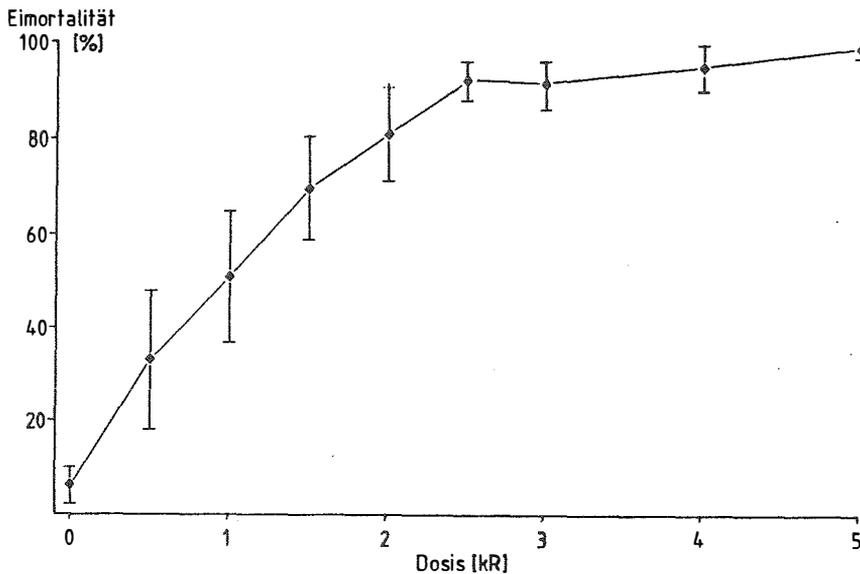


Abb. 3.2: Eimortalität der Gelege nach Bestrahlung der Väter

Fig. 3.2: Mortality in egg rafts after irradiation of fathers

Abbildung 3.2 zeigt die Mittelwerte und die Standardabweichungen der Eimortalität für jede Bestrahlungsdosis (siehe auch Tabelle 13.1 im Anhang). Die Sterilität nimmt bis etwa 2000 R fast linear zu, um sich dann asymptotisch der 100%-Marke zu nähern. Aus den 612 Eiern, die von den Weibchen der 5000 R-Klasse abgelegt worden waren, schlüpften schließlich nur noch zwei Larven. Dies entspricht einer Mortalität von 99,2%.

3.3 Diskussion

Trotz des gleichmäßigen Anstiegs in Abhängigkeit von der Bestrahlungsdosis unterlag die Eimortalität zum Teil recht großen Schwankungen, wie man in Abbildung 3.2 erkennen kann. Ihre Ursachen müssen in Inhomogenitäten im Käfermaterial einerseits bzw. in Unterschieden in der erhaltenen Strahlendosis bei Käfern ein- und derselben Dosisklasse andererseits gesucht werden.

So konnten die Käfer während der Bestrahlung frei in den Röhrchen herumlaufen, da sie nicht betäubt worden waren. Es wurde zwar darauf geachtet, daß nur frischgeschlüpfte und vollständig ausgefärbte Männchen zur Verpaarung kamen, aber Versuche, die während der Ausarbeitung der Methodik zur Chromosomendarstellung durchgeführt worden waren, ergaben Hinweise darauf, daß Meiosestadien und Spermien auch bei gleich ausgefärbten Männchen in unterschiedlicher relativer Häufigkeit auftreten. Dies kann zu einer unterschiedlichen Strahlenempfindlichkeit führen.

Die verwendeten Weibchen stammten aus den Stammzuchten und zwar aus der Fraktion, die fast ausschließlich unbefruchtete Jungkäfer enthält. Einzelne befruchtete Weibchen können jedoch auch hier auftreten und so nach einer Zweitbefruchtung durch ein bestrahltes Männchen Gelege mit relativ niedriger Eimortalität hervorbringen. Aus diesem Grund wurden für die späteren Zuchten möglichst nur Weibchen verwendet, die aus dem Bast herauspräpariert worden waren, sodaß gewährleistet war, daß ausschließlich jungfräuliche Weibchen zur Verpaarung kamen.

Vergleicht man die Ergebnisse dieses Bestrahlungsexperimentes mit denen ähnlicher Versuche bei anderen Insekten (Abbildung 3.3) so zeigt sich bei *P. chalcographus* eine leicht erhöhte Mortalität bei übereinstimmendem allgemeinem Verlauf der Dosisproportionalitätskurven. Zumindestens in einem Fall wurde ebenfalls eine ähnlich große Schwankungsbreite der Eimortalitäten bei niedrigen Bestrahlungsdosen gefunden. Die Werte von SHARMA (1981) schwankten bei 1000 R zwischen 20,8 und 47,1%; bei 2000 R zwischen 37,6 und 60,0%.

Zur Interpretation dieses Befundes müssen zunächst die Umstände der Bestrahlung in Betracht gezogen werden.

Die Dosisproportionalitätskurven für die anderen drei Arten wurden am Institut für Genetik in Mainz gewonnen. Das dortige Röntgengerät ist zwar vom selben Typ (Müller MG 150) wie dasjenige, mit dem *P. chalcographus* bestrahlt wurde, erreichte aber anscheinend eine geringere Leistung als das in Göttingen verwendete. So lag diese bei der Bestrahlung von *Sitophilus oryzae* L. nur bei 106 R/Minute (SHARMA 1981). Die Dosisleistungen bei der Bestrahlung der anderen Arten sind in den zitierten Veröffentlichungen nicht angegeben, dürften

aber in demselben Bereich liegen. Die mit 341R/Minute dreifach höhere Leistung käme also eventuell als Ursache für die höhere Mortalität in Frage. Die Schwankungen innerhalb einer Dosisklasse bewegten sich jedoch bei *S. oryzae* in derselben Größenordnung wie bei *P. chalcographus*.

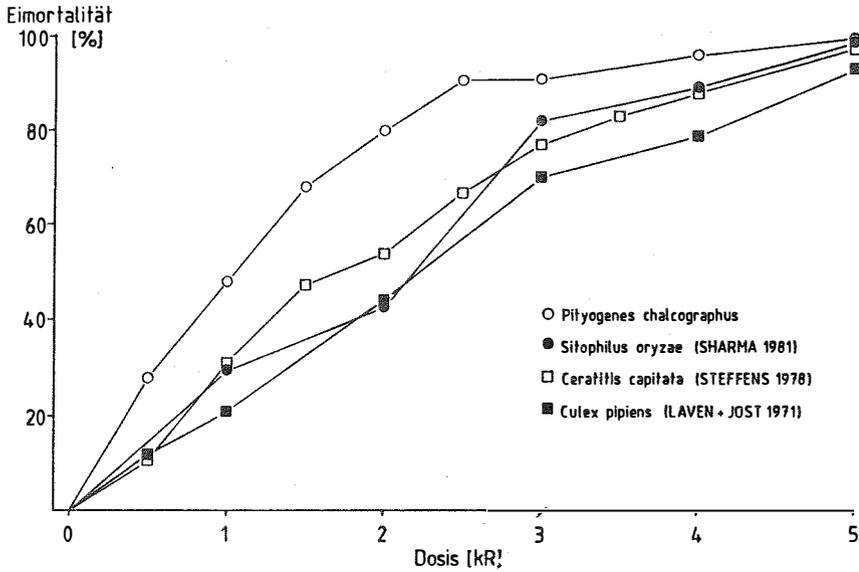


Abb. 3.3: Strahlenempfindlichkeit verschiedener Insektenarten

Fig. 3.3: Sensitivity of some insect species to irradiation with x-rays

Die Möglichkeit grundsätzlicher Unterschiede in der Strahlenempfindlichkeit verschiedener Insektenarten geht aus einer vergleichenden Zusammenstellung von LaCHANCE (1967) hervor. Danach erweist sich zum Beispiel die Stubenfliege, *Musca domestica* L. als relativ empfindlich und *Cydia (Laspeyresia) pomonella* (L.) als relativ unempfindlich.

Bei Vorversuchen zur Anwendung des Sterilpartnervorgangs bei *Ips confusus* LeConte wurden die Auswirkungen von Gammabestahlung auf Fertilität, Lebensdauer und Konkurrenzfähigkeit frischgeschlüpfter Imagines untersucht (WOOD & STARK 1966). Ihre Werte für die Eimortalität sind in der folgenden Tabelle denen für *P. chalcographus* gegenübergestellt.

Tab 3.2: Strahlenempfindlichkeit von Borkenkäfern

Table 3.2: Sensitivity of bark beetles to irradiation (P.c.: x-rays; l.c.: γ -rays)

	2500 R	5000 R	7500 R
<i>P. chalcographus</i>	91,6%	99,2%	-
<i>I. confusus</i> ♂♂	50,5%	85,0%	95,1%
<i>I. confusus</i> ♀♀	19,2%	44,8%	79,4%

Danach erwiesen sich beide Geschlechter von *Ips confusus* als strahlenunempfindlicher als *P. chalcographus*, was die obige These zu bestätigen scheint. Es ist allerdings sehr schwierig, aus diesem Vergleich irgendwelche Schlüsse zu ziehen, da die Bestrahlung mit Gammastrahlen und mit einer wesentlich höheren Dosisleistung (3333 R/Minute) erfolgte. Außerdem unterscheiden sich Röntgen- und Gammastrahlen wegen ihres unterschiedlichen Energiegehaltes auch in ihren Auswirkungen auf biologisches Material. Wesentlich geringer war bei WOOD & STARK (1966) die Brutdauer (max. 14 Tage) und damit die Zahl der auswertbaren Eier.

Die einzige weitere Arbeit mit Angaben über die Strahlenbiologie von Borkenkäfern stammt von BROWER (1977). Er veröffentlicht Daten aus einem Experiment, bei dem ein Forstökosystem einer chronischen Gammabestrahlung ausgesetzt wurde – "Brockhaven Irradiated Forest Experiment" – (WOODWELL 1963) und in dem Borkenkäfer, vor allem *Ips calligraphus* Germar und *Ips grandicollis* Eichhoff, die sterbenden bzw. toten Bäume befielen und auch in Fangbäumen Brutsysteme anlegten. Es ergab sich eine mit steigender Dosisrate ansteigende Mortalität der Larven, dann der Eier und bei Dosen von über 2000 R/Tag auch der Elterntiere. Genauere Angaben über die Dosisabhängigkeit der Eimortalität sind in dieser Publikation nicht enthalten.

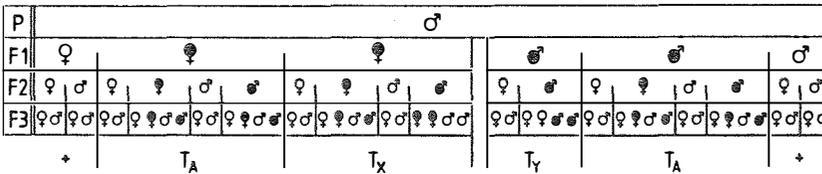
Neben seiner Funktion bei der Induktion von Chromosomenaberrationen, ist das hier beschriebene Bestrahlungsexperiment also einer der ersten Versuche zur Ermittlung von strahlenbiologischen Daten bei Borkenkäfern.

4 ISOLIERUNG VON TRANSLOKATIONEN

Im Folgenden wird der Begriff "Translokation" verwendet, da nach Bestrahlung neben anderen Chromosomenmutationen überwiegend reziproke Translokationen auftreten, wie die Arbeiten mehrerer Autoren gezeigt haben (CATCHESIDE 1938; BAUER 1939; JOST & LAVEN 1971; DENNHÖFER 1974). Ein echter Nachweis des Aberrationstyps kann erst durch genetische bzw. cytologische Methoden erfolgen.

Die folgende Abbildung gibt im ersten Teil eine Übersicht über den Vererbungsmodus der verschiedenen Translokationstypen und die dadurch bedingte Verteilung von Teilsterilität auf die Geschlechter und stellt im zweiten Teil das als Folge hiervon bei der Isolierung von Translokationen zu wählende Zuchtschema dar.

Erbgang verschiedener Translokationstypen



Zuchtschema für die Isolierung

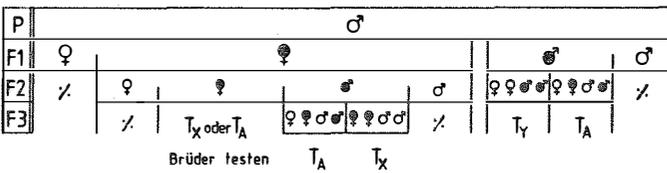


Abb. 4.1: Formalgenetische Grundlagen der Isolierung von Translokationen
 (leere Symbole= Normaltiere; gefüllte Symbole= Translokationstiere;
 T_X= X-gekoppelte Translokation; T_Y= Y-gekoppelte Translokation;
 T_A= autosomale Translokation)

Fig. 4.1: Genetic basis for isolation of translocations
 (open symbols= normal individuals; filled symbols= translocation-heterozygote individuals; T_X= X-chromosome coupled translocation; T_Y= Y-chromosome coupled translocation; T_A= autosomal translocation)

4.1 Methodik

Das Auftreten von Eimortalität bei den F1-Tieren ließ sich durch Verpaarung mit Tieren aus dem Normalstamm überprüfen. Jedes F1-Männchen erhielt dabei 3 Weibchen, während die F1-Weibchen naturgemäß nur mit einem Männchen kopulieren durften.

Da es bei der Verpaarung unbedingt darauf ankommt, daß die betreffenden Weibchen jungfräulich sind, wurden die Tiere direkt aus Brutsystemen entnommen, von denen wegen ihrer geringen Eimortalität (<10%) davon ausgegangen werden konnte, daß sie von Tieren ohne Translokation abstammten. Die Verwendung von Weibchen aus Normalgelegen möglichst sogar anderer Linien sollte dabei eine allzu strenge Inzucht verhindern. Aus demselben Grund stammten die Männchen für die translokationsverdächtigen Weibchen aus dem Normalstamm.

Für den Ansatz der nächsten Generation wurden nur Tiere aus Gelegen mit Teilsterilität herangezogen. Tiere aus Normalgelegen wurden verworfen bzw. als Jungfrauen für die Verpaarung mit translokationsverdächtigen Männchen benutzt.

4.2 Ergebnisse

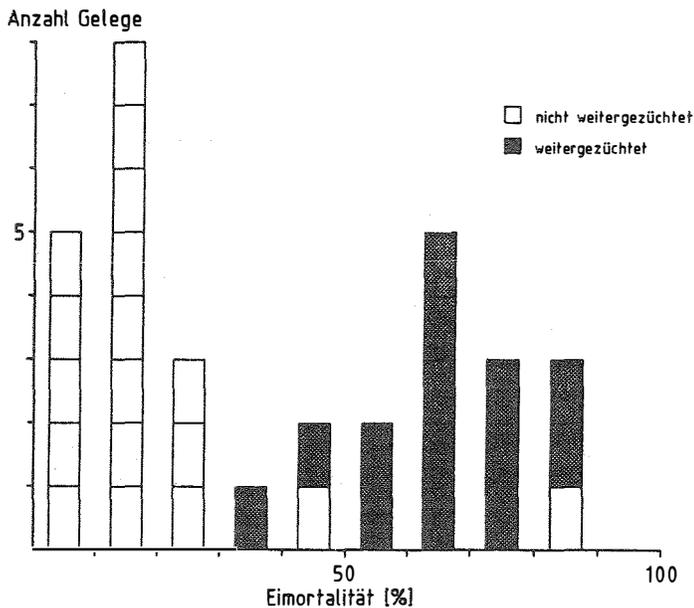


Abb. 4.2: Eimortalität in den Gelegen der F1-Tiere

Fig. 4.2: Egg mortality in batches of F1-individuals

In den Gelegen der F1 traten Eimortalitäten von 2-87% auf. Die genaue Verteilung dieser Gelege auf Eimortalitätsklassen zeigt die Abbildung 4.2. Aus ihr geht auch hervor, daß nur Gelege mit erhöhter Eimortalität in das weitere Testverfahren einbezogen wurden.

Unter den Nachkommen der F1-Männchen (Abbildung 4.3a) trat in einer Linie (Nr. 14) nur ein Normaltier auf. In drei weiteren Linien (Nr. 2, 26 und 24) konnte wegen des Auftretens von Teilsterilität, sowohl bei Männchen als auch bei Weibchen, auf das Vorliegen einer autosomalen Translokation geschlossen werden. In zwei Linien (Nr. 3 und 6) bestand zunächst die Vermutung, daß eine Y-gekoppelte Translokation vorlag. Dies ließ sich nach den Ergebnissen der F3 jedoch nicht bestätigen, weil teilsterile Weibchen auftraten.

Die Linien 2, 3, 6 und 26 wurden getrennt weitergezüchtet, um Untersuchungen zur Stabilität der Translokationen und zur Cytologie der Meiose translokationsheterozygoter Tiere sowie zum Vergleich von Normal- und Translokationstieren hinsichtlich verschiedener Brutparameter durchführen zu können. Diese Zuchten sind in Kapitel 5 eingehend beschrieben.

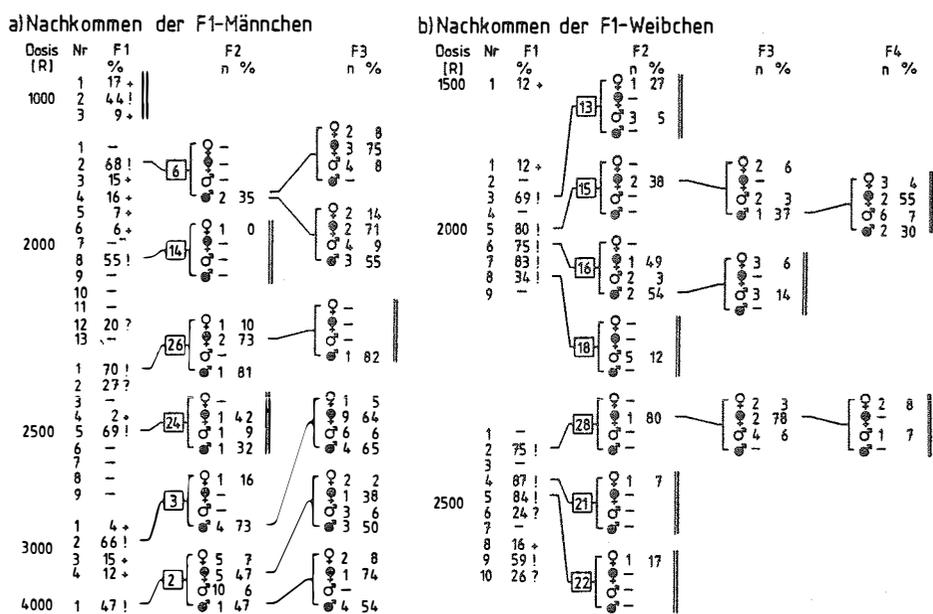


Abb. 4.3: Zuchtverlauf und Entwicklung der Sterilität bis zur F4

(leere Symbole= Normaltiere; ausgefüllte Symbole= Translokationstiere; n= Anzahl der Nachkommen; %= durchschnittliche Eimortalität; += Normalgelege; != Translokationsgelege; ?= Zuordnung des Geleges unsicher)

Fig. 4.3: Breeding scheme and trend of sterility until F4

(empty symbols= normal individuals; filled symbols= translocation-heterozygote individuals; n= number of offspring; %= mean sterility; += normal egg batch; != egg batch with translocation; ?= classification of egg batch uncertain)

Bei den Nachkommen der F1-Weibchen konnten drei Linien (Nr.15, 16 und 28) in der F2 auf ihren Translokationstyp hin untersucht werden (Abbildung 4.3b).

In Linie 15 traten in der F2 nur teilsterile Weibchen auf, sodaß der Test auf die F3 verschoben werden mußte. Die F4 brachte zwar 2 Männchen als Väter teilsteriler Gelege hervor, aber die Eimortalität lag mit 30 bzw. 27% so niedrig, daß eine Weiterzucht notwendig gewesen wäre, um eine Koppelung der Translokation an das X-Chromosom ausschließen zu können. Diese war aber wegen zu geringer Ausbeute an verpaarungsfähigen Tieren nicht möglich.

Die Zucht der Linie 16 mußte schon nach der F3 aufgegeben werden, ohne daß eine Klärung des Translokationstypus möglich war, da keine Translokationstiere mehr auftraten.

Die Linie 28 brachte bis zur F3 ausschließlich teilsterile Weibchen hervor und wurde nach der F4 abgebrochen, da nur noch Normaltiere auftraten.

Die folgende Tabelle gibt einen Überblick über die Verteilung der erzeugten Translokationen auf die einzelnen Dosisklassen. Aus ihr läßt sich ein gewisser Trend zu einem höheren Anteil an Translokationen bei stärkerer Bestrahlung ableiten.

Tab. 4.1: Translokationsausbeute in Abhängigkeit von der Strahlendosis

Table 4.1: Yield of translocations as a function of dose of irradiation

Dosis (R)	Verpaarungen		weitergezüchtete Nachkommenschaften	Nachweis einer Translokation
	Summe	erfolgreich		
1000	3	3	-	-
2000	22	13	6	3
2500	19	11	5	3
3000	4	4	1	1
4000	1	1	1	1
	49	32	14	8

4.3 Diskussion

Einziges Kriterium zur Identifizierung eines translokationsheterozygoten Tieres konnte in der vorliegenden Arbeit nur die als Folge der Translokation auftretende Teilsterilität sein. Daher sollen zunächst in Form einer Fehlerbetrachtung verschiedene Faktoren, die die Eimortalität speziell bei *P. chalcographus* (und anderen Borkenkäfern) beeinflussen und die damit die Klassifizierung von Translokations- und Normalgelegen verfälschen können, betrachtet werden.

Die folgenden Ausführungen beziehen sich natürlich auch auf die Darstellung der Zucht ausgewählter Translokationslinien in Kapitel 5 und auf die Versuche zur Homozygotisierung von Translokationen in Kapitel 7.

Als zusätzlicher Mortalitätsfaktor kommt der Befall eines oder beider Elternteile mit dem schon erwähnten insektenpathogenen Pilz *Beauveria bassiana* in Frage. Dieser kann zu einer erheblichen Erhöhung der Mortalität in allen Stadien der Entwicklung führen, da er in der hohen Luftfeuchtigkeit der Brutsysteme ideale Möglichkeiten zur Ausbreitung und Fruktifikation findet (WULF 1983).

Auch ein Einfluß von Nematoden (speziell *Bovienema tomici* syn. *Contortylenchus chalcographi*), wie sie zum Teil in erheblichen Mengen in der Leibeshöhle von Jung- und Altkäfern gefunden werden können, ist denkbar. NOLTE (1982) wies juvenile Stadien von *B. tomici* bereits in Eiern und in Larven von *P. chalcographus* nach und stellte auch eine erhöhte Eimortalität in befallenen Brutsystemen fest. Eigene Beobachtungen an Sandwichpräparaten von Brutsystemen ließen erkennen, daß die Nematoden die Wirtstiere verlassen, im Brutsystem herumwandern und die frisch abgelegten Eier oder die Junglarven befallen.

Einen ganz wesentlichen Einfluß auf die Eimortalität – aber auch auf andere Brutparameter – kann das Brutsubstrat selbst, nämlich der Bast haben (FÜHRER 1981). Insbesondere kann ein erhöhter Harzgehalt das Überleben der Eltern und auch die Entwicklung der Brut stark beeinträchtigen.

In einigen wenigen Fällen trat eine völlige Brutuntauglichkeit der Rinde auf, die mit einer auffälligen ausbleibenden Braunfärbung des Bastes einherging. Die Muttergänge waren nur wenige Zentimeter lang, die Weibchen hatten zum Teil reifungsfräßähnliche Erweiterungen am Ende der Gänge angelegt, die Einischendichte war sehr niedrig und die wenigen überhaupt geschlüpften Larven waren sehr früh abgestorben. Es besteht daher die Vermutung, daß diese Effekte auf (genetisch bedingte?) Defizienzen im Inhaltsstoffgehalt des Bastes zurückzuführen sind.

Eine andere Form der Eimortalität kann auf Konkurrenzerscheinungen zwischen eng beieinander verlaufenden Muttergängen oder auch zwischen parallel zu einem Muttergang verlaufenden Larvengängen und dem Muttergang selbst zurückgehen. In der Regel waren in den betroffenen Muttergangsabschnitten die Eier bzw. die Junglarven abgestorben.

Unterschiede in verschieden alten Teilgelegen ein und desselben Weibchens lassen sich im allgemeinen nicht feststellen, wie durch entsprechende Vorversuche nachgewiesen wurde. In seltenen Fällen hatten sich jedoch die zuerst abgelegten Eier nicht entwickelt, möglicherweise aufgrund einer noch nicht erfolgten Befruchtung des Weibchens. Auf diesen Umstand sind

wahrscheinlich auch Fälle von totaler oder fast totaler Sterilität zurückzuführen, wie sie verschiedentlich beobachtet wurden. Unterstützt wird diese Annahme durch die Ergebnisse von VYPLEL (1983).

Obwohl die meisten dieser zusätzlichen Mortalitätsfaktoren - zumindest bei entsprechender Einarbeitung des Experimentators - erkannt und ausgeschlossen werden können, wurde aufgrund der Erfahrungen aus diesem Teil der Arbeit die folgende Einteilung in Sterilitätsklassen getroffen und im weiteren Verlauf der Zuchten zur Auswertung herangezogen.

Tab. 4.2: Einteilung der Gelege in Sterilitätsklassen

Table 4.2: Classification of galleries according to sterility

Klasse 1	0- 15%	Normalgelege
Klasse 2	16- 35%	Gelege mit erhöhter Mortalität (rezessiver Letalfaktor !?) nicht weitergezüchtet !
Klasse 3	36- 80%	Translokationsgelege
Klasse 4	81-100%	(teilweise) unbefruchtetes Gelege, nicht weitergezüchtet !

Die zweigipflige Verteilung der Eimortalitäten in der F1, wie sie in der Abbildung 4.2 zum Ausdruck kommt, spiegelt den theoretisch zu erwartenden Sterilitätsgrad einer einfachen reziproken Translokation von ca. 50% wieder. Ähnliche Verteilungen erhielten auch andere Autoren in vergleichbaren Bestrahlungsversuchen bei anderen Insekten: LAVEN & JOST (1971) bei *Culex pipiens*, SELINGER (1973) bei *Culex tritaeniorhynchus*, CHOU DHARY (1982) bei *Anopheles stephensi*, SCHULER (1983) bei *Aedes vexans*, STEFFENS (1978) bei *Ceratitis capitata*, SHOUKRY (1978) bei *Anopheles pharoensis*. Der etwas höhere Sterilitätsgrad bei *P. chalcographus* könnte durch einen größeren Anteil an adjacent-2-Verteilung in der Meta-phase I hervorgerufen worden sein (BURNHAM 1962).

Eine Dosisabhängigkeit des Auftretens von Translokationen läßt sich allerdings mit dem Zahlenmaterial dieses Versuches nicht absichern. Dazu war der Ansatz zu wenig umfangreich und die Zahl der überprüften Tiere pro Dosisklasse zu unterschiedlich. Nach den Ergebnissen verschiedener Autoren bei anderen Insektenarten erscheint diese Annahme aber durchaus gerechtfertigt (MULLER & ALTENBERG 1930; LAVEN & JOST 1971).

Die Tatsache, daß nur autosomale Translokationen isoliert werden konnten, brachte eine Erschwerung der nachfolgenden Stammzuchten mit sich, da das Geschlecht als Markierung für die Translokation nicht zur Verfügung stand.

Neben diesem rein technischen Problem ergaben sich hierdurch weitere Schwierigkeiten, da man für Untersuchungen, die die Qualität der Translokationstiere im Vergleich zu Normaltieren betreffen, natürlich im Vorhinein wissen muß, zu welcher Gruppe die verwendeten Tiere gehören. Dies läßt sich aber bei autosomalen Translokationen nur erreichen, wenn Markiergene zur Verfügung stehen. Mit Hilfe geeigneter Auswertungsmethoden lassen sich jedoch wenigstens Anhaltspunkte für eine Bewertung dieses Aspektes gewinnen, wie in Kapitel 5 gezeigt werden wird.

Ungeachtet dessen konnte der Nachweis erbracht werden, daß eine Isolierung von Translokationen bei Borkenkäfern prinzipiell möglich ist.

5 DAUERZUCHT VON TRANSLOKATIONSLINIEN

Von den isolierten Translokationen wurden vier Linien weitergezüchtet. Dies hatte folgende Gründe:

- Die Methodik der Dauerzucht von Translokationslinien sollte ausgearbeitet werden.
- Das Verhalten der Translokationen bei Dauerzuchten in Bezug auf verschiedene Brutparameter sollte überprüft werden.
- Material für cytologische Untersuchungen sollte gewonnen werden.

5.1 Methodik

Die Methodik der Verpaarung translokationsverdächtiger mit normalen Tieren entsprach dem in Kapitel 4 dargestellten Verfahren. Es wurde dabei angestrebt in jeder Generation 10 Weibchen und 10 Männchen – möglichst aus verschiedenen Familien – zu überprüfen, da immer zu 50% mit dem Auftreten von Normaltieren gerechnet werden mußte.

Die Erfassung der Eimortalitäten in allen Gelegen diente zu ihrer Klassifizierung als Normal- bzw. Translokationsgelege und damit zur Verfolgung des Erbganges der Chromosomenaberrationen, während die Beobachtung der Brutparameter im Laufe der Generationen Anhaltspunkte zur Beurteilung der Qualität der Tiere während der Zuchten liefern sollte.

Um Vergleiche zwischen Translokations- und Normaltieren zu ermöglichen, wurde eine Einteilung der translokationsverdächtigen Tiere je nach dem Sterilitätsgrad der von ihnen erzeugten Gelege getroffen. Bei den einen hat sich durch die aufgetretene Teilsterilität der Verdacht bestätigt; sie sind translokationsheterozygot (T!). Die anderen produzierten Gelege mit geringer Eimortalität; sie erwiesen sich als normal (+!). Mit den normalen Tieren (+) als Paarungspartner ergaben sich dadurch vier Paarungstypen ($\varnothing * \sigma$):

$$T! * + \quad +! * + \quad + * T! + \quad * +!$$

Der Vergleich der Gruppen T! * + und +! * + sollte dann Hinweise auf eventuelle Unterschiede zwischen den beiden Weibchentypen hinsichtlich Eiproduktion und Brutsubstratausnutzung ergeben. Unterschiede zwischen Männchen, die aus Translokationsgelegen hervorgegangen waren, sollten sich aus einer Gegenüberstellung der Gruppen + * T! und + * +! ablesen lassen, falls sie sich auf die oben genannten Brutparameter ausgewirkt hatten.

5.2 Ergebnisse

5.2.1 formalgenetische Befunde

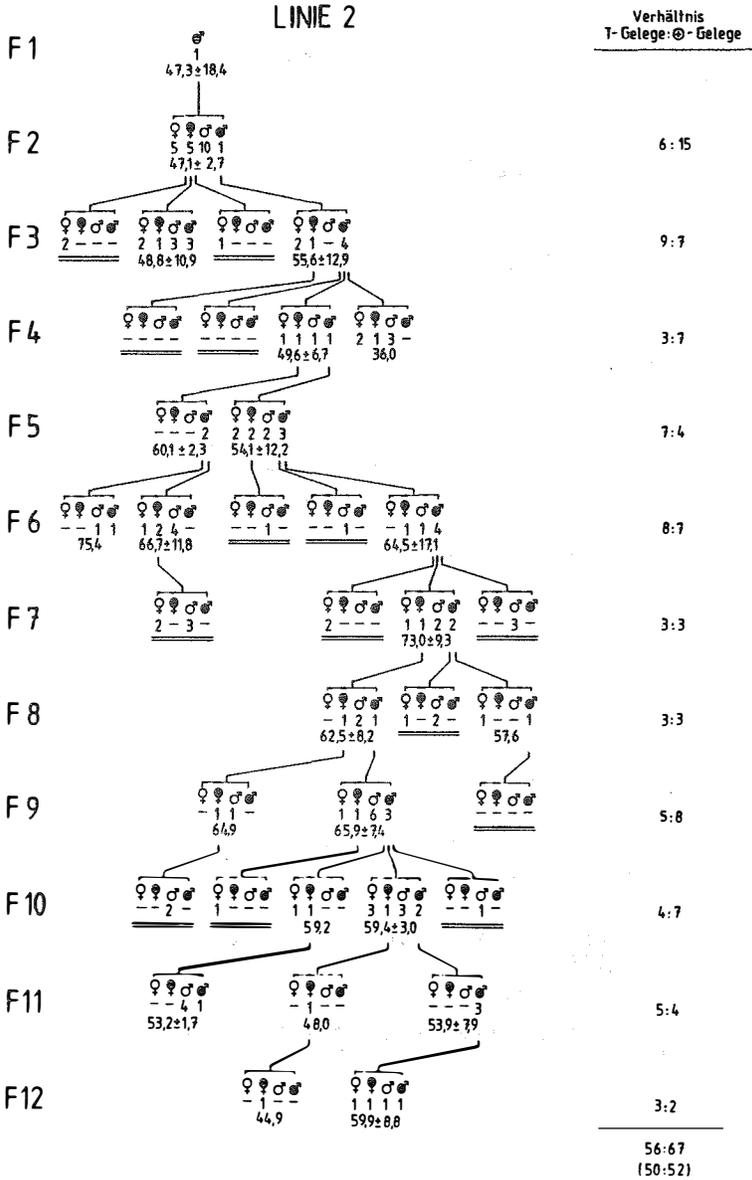


Abb. 5.1a: Stammbaum der Linie 2

Fig. 5.1a: Family tree of line 2 (empty symbols: normal individuals; filled symbols: translocation heterozygous individuals; first row: number of individuals; second row: mean sterility of egg batches with translocation (see Table 4.2))

Die Abbildungen 5.1 a-d geben den Verlauf der Zuchten der vier ausgewählten Linien in Form des jeweiligen Stammbaumes wieder. Für jede Familie ist dabei die Anzahl der normalen (offene Symbole) und der translokationsheterozygoten Tiere (ausgefüllte Symbole) getrennt nach Männchen und Weibchen, sowie der Mittelwert für die Eimortalität der Translokationsgelege angegeben.

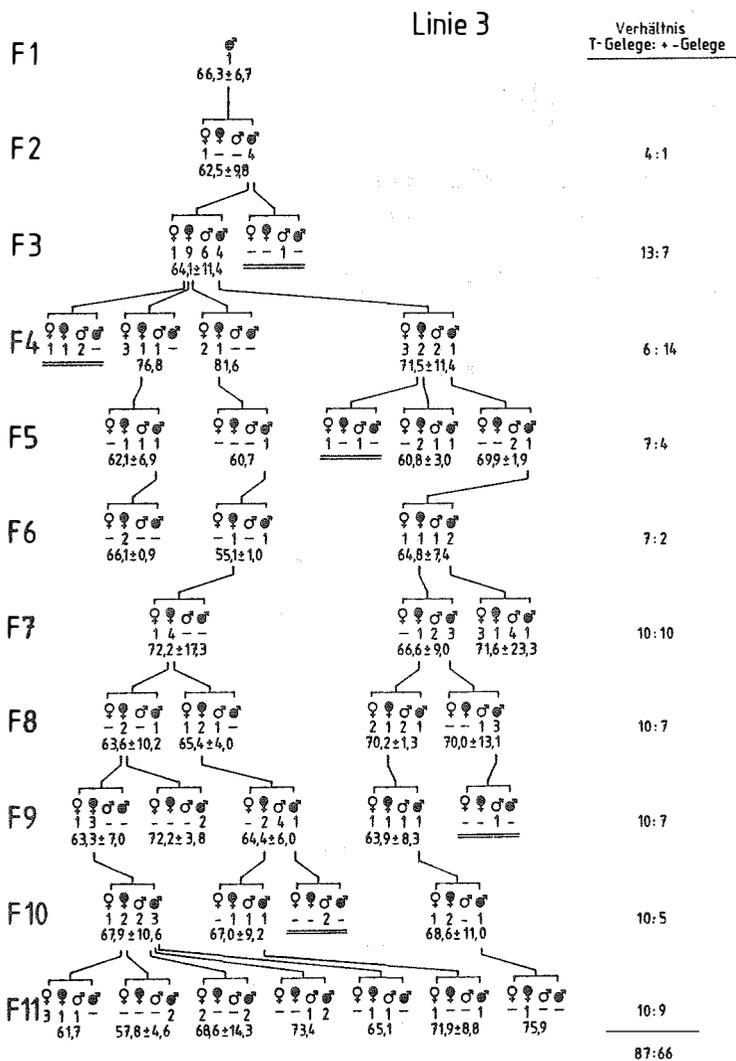


Abb. 5.1b: Stammbaum der Linie 3 (Legende siehe Abb. 5.1a)

Fig. 5.1b: Family tree of Line 3 (Legend see Fig. 5.1a)

Außerdem geht aus der Darstellung noch das Verhältnis zwischen normalen und translokationsheterozygoten Tieren in jeder Generation hervor, wobei natürlich Familien, die keine Translokationstiere hervorbrachten, nicht berücksichtigt wurden. Man erkennt, daß die angestrebte

Zahl von jeweils zehn getesteten Männchen und Weibchen pro Generation oft nicht erreicht wurde. Das lag zum einen daran, daß nicht immer genug Tiere für die Verpaarung zur Verfügung standen. Zum anderen gab es auch immer wieder Totalausfälle einzelner Familien oder an bestimmten Brutstämmen vor allem durch *B. bassiana* und zu harzreichen Bast.

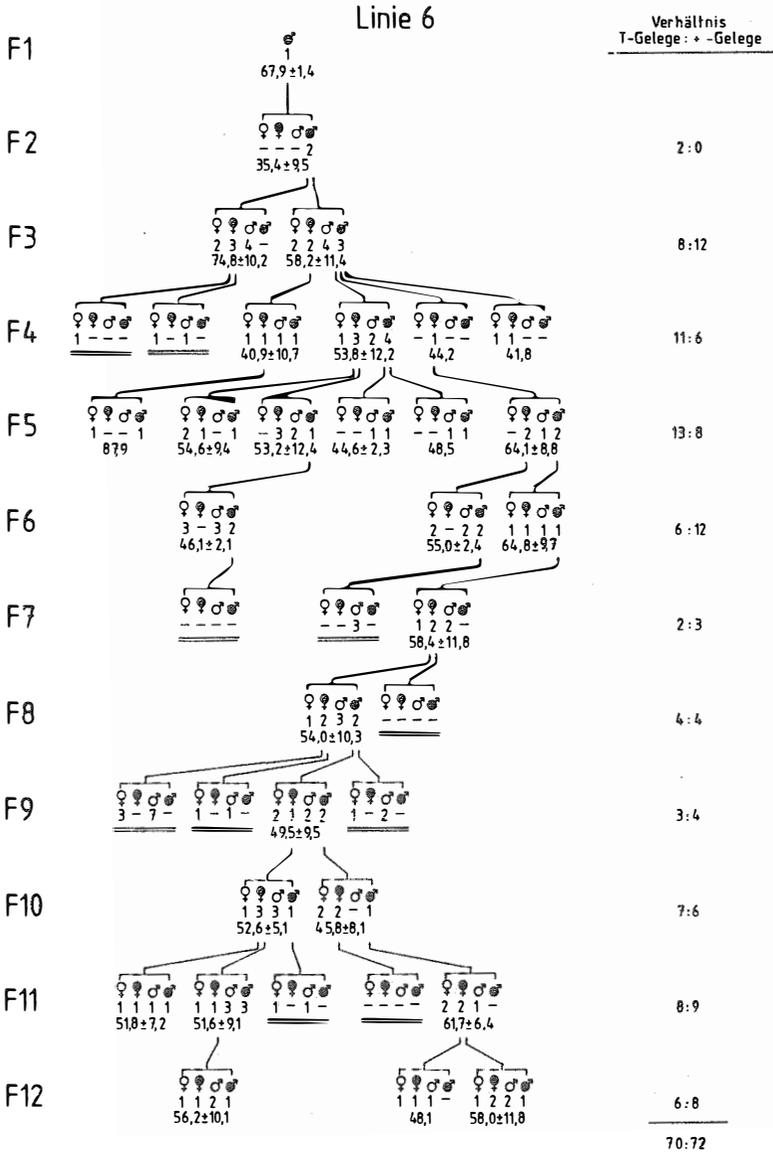


Abb. 5.1c: Stammbaum der Linie 6 (Legende siehe Abb. 5.1a)

Fig. 5.1c: Family tree of Line 6 (Legend see Fig. 5.1a)

Die Koppelung der vier Translokationen an die Autosomen wird in allen Linien dadurch bestätigt, daß Teilsterilität unabhängig vom Geschlecht des translokationsverdächtigen Elters auftrat.

Nach theoretischen Überlegungen zum Vererbungsmodus von Translokationen sollte das Verhältnis zwischen normalen und translokationsheterozygoten Individuen 1:1 betragen, da aus formalgenetischer Sicht jeweils Rückkreuzungen durchgeführt wurden (SEREBROVSKII 1939). Aufgrund der zum Teil sehr kleinen Stichprobenumfänge ergaben sich in Einzelfällen zwar größere Abweichungen von diesem Verhältnis, aber schon die generationsweise zusammengefaßten Werte weichen nicht mehr signifikant von der Erwartung ab.

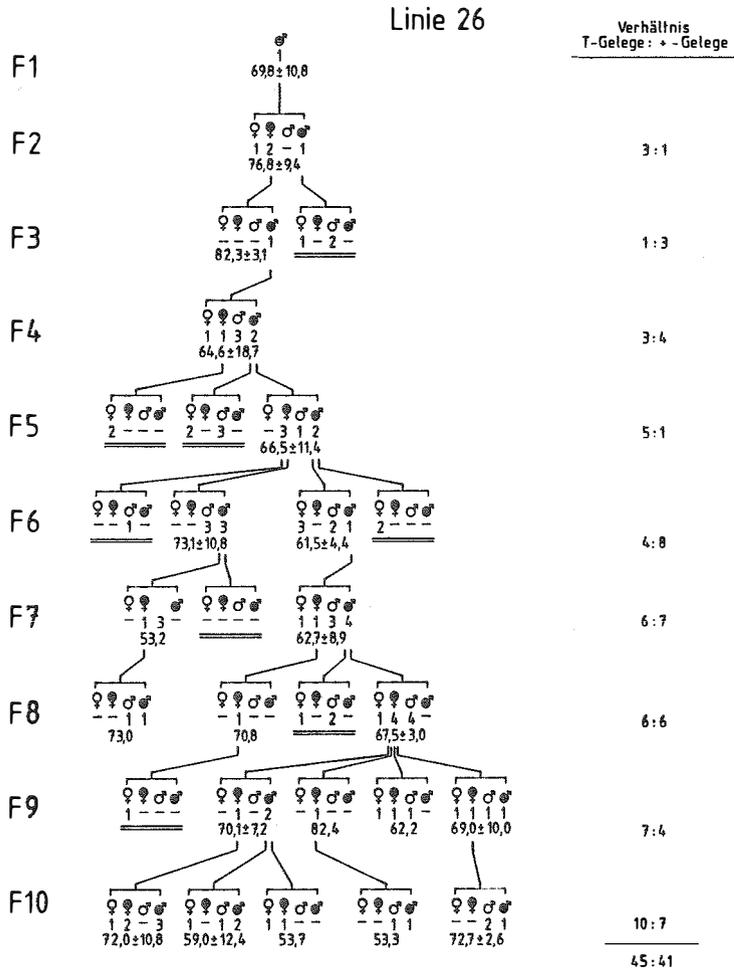


Abb. 5.1d: Stammbaum der Linie 26 (Legende siehe 5.1a)

Fig. 5.1d: Family tree of Line 26 (Legend see Fig. 5.1a)

5.2.2 brutbiologische Befunde

In allen Linien traten bei der Eizahl sowohl absolut als auch prozentual wesentlich größere Schwankungen auf als bei der Einischendichte. Dies war auch schon bei der Auswertung der Gelege aus dem Bestrahlungsversuch (siehe S. 6) aufgefallen.

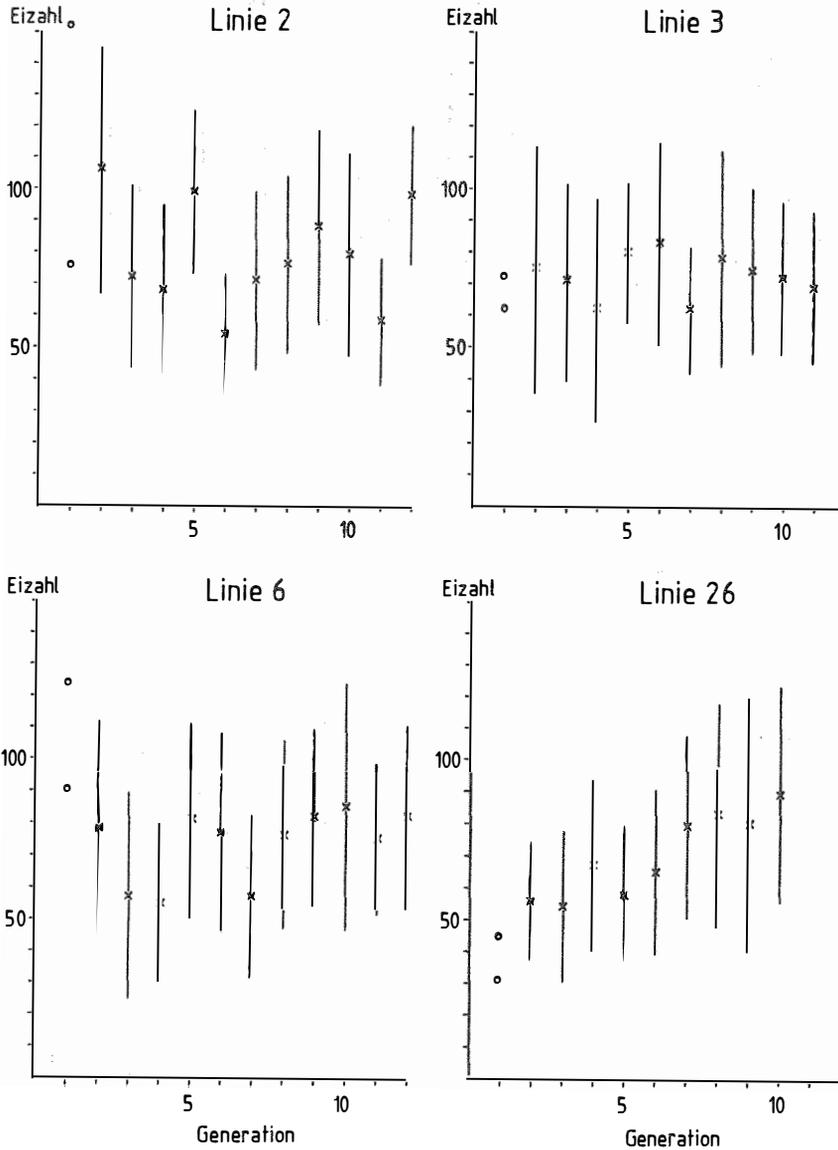


Abb. 5.2: Gelegegrößen im Verlauf der Stammzucht (o: Einzelgelege)

Fig. 5.2: Means of batch size (\pm SD) during breeding of single lines (o: single batch)

Trotz zum Teil erheblicher Unterschiede in den Mittelwerten einzelner Generationen, ergibt sich in keiner Linie ein eindeutiger Trend bei Betrachtung aller Mittelwerte der bis zu zwölf Generationen, über die sich die Zucht erstreckte hatte (Abbildung 5.2). Nur bei Linie 26 war die Eiproduktion der Weibchen in den ersten 6 Generationen niedriger als der allgemeine Durchschnitt.

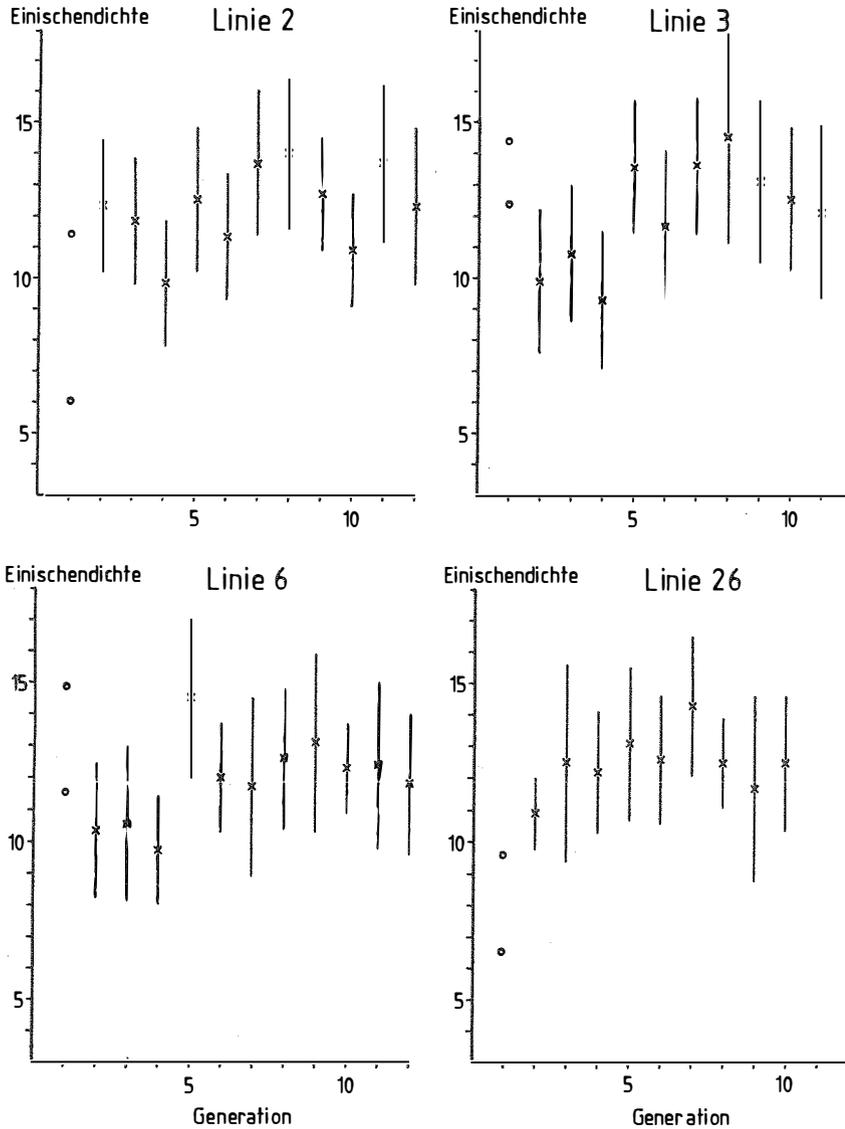


Abb. 5.3: Einischendichten im Verlauf der Stammzuchten (o: Einzelgelege)

Fig. 5.3: Means of egg densities (\pm SD) during breeding of single lines (o: single batch)

Bei der Eidichte ergab sich ein etwas anderes Bild (siehe Abbildung 5.3). Die ersten Generationen wiesen zum Teil deutlich niedrigere Werte auf als die darauf folgenden (Linie 2, 3 u. 6: F1 bis F4; Linie 26: F1 bis F3). Dies deckt sich genau mit dem Wechsel der Zuchten von Göttingen nach Wien und dürfte daher auf den damit verbundenen Wechsel des Brutssubstrates zurückzuführen sein.

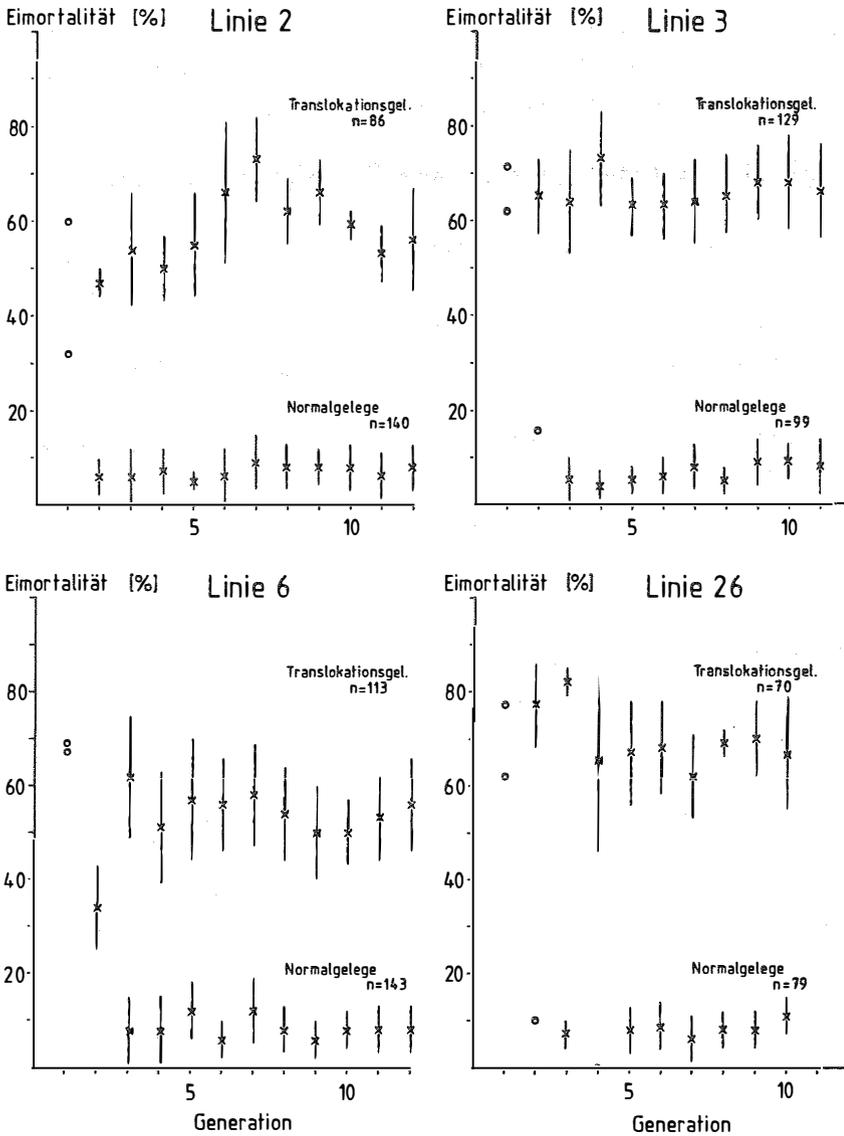


Abb. 5.4: Eimortalität im Verlauf der Stammzuchten (o: Einzelgelege)

Fig. 5.4: Means of egg mortality during breeding of single lines (o: single batch)

Die Eimortalitäten in Normal- und Translokationsgelegen blieben im Verlaufe der Generationen konstant. Dies deutet darauf hin, daß während der Zuchten keine Inzuchterscheinungen aufgetreten sind. Aus der Konstanz von Sterilitätsgrad und Varianz in allen Linien folgt außerdem, daß sich die Translokationen im Laufe der Zeit nicht verändert haben.

In den Linien 6 und 26 fiel auf, daß bei vielen der Translokationsgelege eine sehr charakteristische frühe Larvenmortalität auftrat, bei der die Larven schon nach einer Fraßstrecke von maximal 1cm abgestorben waren. Dieser sehr wahrscheinlich auf die Translokation zurückgehende Effekt erhöhte die effektive Sterilität in diesen Linien um etwa 5 - 10 %.

5.2.3 Vergleiche zwischen Normal- und Translokationstieren

Die Mittelwerte von Einischnzahl und Einischnichte für jede Generation aufgeschlüsselt nach dem Paarungstyp sind in Tabelle 3 im Anhang enthalten. Ein Vergleich dieser Werte, wobei Werte, die auf nur ein Gelege zurückgingen, nicht einbezogen wurden, ergab in keinem Fall einen signifikanten Unterschied zwischen Normal- und Translokationstieren.

Ein ähnliches Ergebnis brachte ein Vergleich der entsprechenden Mittelwerte aller Generationen, wie er in Tabelle 5.1 dargestellt ist. Allerdings waren hier die Gelege, die von Translokationsmännchen der Linie 26 befruchtet worden waren, hochsignifikant größer als die von Normaltieren befruchteten.

Tab. 5.1: Vergleich der Brutparameter verschiedener Paarungstypen
(statistische Bewertung: *: 10% -; **: 5% -; ***: 1%-Niveau)

Table 5.1: Comparison of breeding parameters of different types of coupling
(significance levels for differences: *: 10% -; **: 5% -; ***: 1%-niveau)

Linie	Einischnzahl				Einischnichte			
	2	3	6	26	2	3	6	26
T! * +	83,3	84,3	75,2	69,8	12,3	13,0	12,4	12,6
+! * +	92,7	70,4	72,0	81,5	12,5	12,1	12,4	12,2
Diff	-	*	-	-	-	-	-	-
+ * T!	72,7	67,0	72,3	84,9	12,1	12,1	11,9	13,1
+ * +!	79,5	69,7	69,6	63,0	12,5	12,2	11,5	12,8
Diff	-	-	-	***	-	-	-	-

5.3 Diskussion

Da bei der Zucht der Translokationslinien, von denen jede ja auf ein einziges F1-Individuum zurückgeht, bis zu einem gewissen Grad mit Inzuchterscheinungen gerechnet werden muß, waren beim Entwurf des Verpaarungsschemas Maßnahmen vorgesehen worden, die diese verhindern sollten. Sie bestanden in der Einkreuzung von Männchen aus der Stammzucht und in der Verwendung von möglichst nicht verwandten jungfräulichen Weibchen.

Inzucht äußert sich auf der einen Seite im Homozygotwerden von rezessiven Letalfaktoren, was im einfachsten Fall eine Eimortalität von etwa 25% im betroffenen Gelege verursacht. Eine ausführliche Betrachtung hierzu findet sich bei SHARMA (1981). Auf der anderen Seite kann eine Ansammlung von Subletal- und Subvitalfaktoren ganz allgemein die Fitness der betroffenen Individuen verringern, was u.a. zu einer höheren Eimortalität und insgesamt zu einer geringeren Aufzuchttrate führt.

In Bezug auf den ersten Punkt konnte zwar festgestellt werden, daß in allen Linien immer wieder einzelne Gelege mit etwa 25% Eimortalität auftraten, eine Zunahme ihres Anteils im Verlaufe der Generationen ließ sich jedoch nicht feststellen. Tests auf das tatsächliche Vorliegen eines rezessiven Letalfaktors durch Inzucht von Tieren aus diesen Gelegen wurden nicht durchgeführt, da dies neben den laufenden Zuchten zu aufwendig war.

Ein Auftreten allgemeinerer Inzuchterscheinungen sollte sich unter anderem in einer Verringerung der Gelegegrößen, einem Absinken der Einischendichte und einem Anstieg der Eimortalität äußern. Eine vergleichende Betrachtung ergibt jedoch, daß diese Werte im Verlaufe der Generationen relativ konstant geblieben sind (Abbildung 5.2, 5.3 und 5.4).

Aus diesen Gründen ist die Annahme berechtigt, daß im Verlauf der Zuchten keine Inzuchterscheinungen aufgetreten sind. Die im Zuchtplan vorgesehenen Maßnahmen haben also die gewünschte Wirkung gehabt.

In diesem Zusammenhang soll noch einmal der Unterschied in den Brutparametern beim Wechsel von Göttingen nach Wien aufgegriffen werden. Die in Wien verwendeten Bäume fielen von Anfang an dadurch auf, daß ihre Rinde sehr harzreich war, was möglicherweise mit ihrem relativ feuchten Wuchsort zusammenhängt.

So genügte in Göttingen meist ein vorgebohrtes Loch zur erfolgreichen Ansiedlung der Männchen, während in Wien zum Teil fünf bis sechs Stellen versucht werden mußten, bevor eine ohne Harzfluß gefunden wurde. Diesem erhöhten Widerstand gegen die Ansiedlung der Männchen stand aber offenbar eine bessere Eignung für die Ernährung der Weibchen gegenüber, wie vor allem der Anstieg der Einischendichten zeigt (Abbildung 5.3). Dies stimmt mit der

verschiedentlich gemachten Beobachtung überein, daß ein noch vitaler Baum für die Ernährung relativ primärer Borkenkäfer durchaus günstiger sein kann, als ein schon stärker geschwächter.

Eine Veränderung der Translokation im Laufe der Zucht, wie sie etwa von SCHULER (1983) beobachtet wurde, sollte sich sowohl auf die Eimortalität als auch auf deren Varianz auswirken. Da bei keiner der vier Linien ein statistisch gesicherter Effekt nachgewiesen werden konnte (siehe auch Abbildung 5.4), kann davon ausgegangen werden, daß die erzeugten Translokationen stabil geblieben sind.

Das Vorliegen von autosomalen Translokationen in allen vier Linien verhinderte einen direkten Vergleich mit Freilandtieren im Hinblick auf verschiedene für Kontrollmaßnahmen wichtige Parameter wie Konkurrenzfähigkeit, Fitness und physiologische Leistungsfähigkeit.

Wenigstens für die beiden letzten Parameter konnten jedoch Schätzungen durchgeführt werden, indem die Eizahlen und Einischendichten in Translokations- und Normalgelegen miteinander verglichen wurden (Tabelle 3 im Anhang). Da weder innerhalb einzelner Generationen noch in der Summe aller Generationen signifikante Unterschiede auftraten, kann festgestellt werden, daß translokationsheterozygote Tiere Tieren ohne Translokation im Hinblick auf Eiproduktion (und damit verknüpft Lebensdauer) und Einischendichte (entspricht Ausnutzung des Brutsubstrates) nicht unterlegen sind (siehe auch Kapitel 6).

Gerade dieser letzte Punkt ist von sehr großer Bedeutung für eventuelle Kontrollmaßnahmen, da die freigelassenen Tiere möglichst in jeder Beziehung konkurrenzfähig zu den Wildtieren sein müssen. So sind ständige Qualitätskontrollen wichtige Bestandteile bei allen Massenzuchten und werden zum Beispiel in Kontrollprogrammen gegen die Mittelmeerfruchtfliege in großem Umfang durchgeführt.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß bei *P. chalcographus* die Isolierung von Translokationen auf formalgenetischem Weg und auch die Dauerzucht einzelner Translokationslinien möglich ist. Als erschwerender Umstand kam in der vorliegenden Arbeit jedoch noch die Tatsache hinzu, daß nur autosomale Translokationen isoliert werden konnten.

6 KONKURRENZFÄHIGKEIT DER TRANSLOKATIONSTIERE

In diesem Kapitel soll versucht werden, die Daten über die Konkurrenzfähigkeit translokationsheterozygoter Tiere, wie sie über die Auswertung der Brutparameter gewonnen werden konnten (siehe Kapitel 5), durch direkte vergleichende Untersuchungen zu ergänzen. Dabei sollten speziell eventuelle Unterschiede zwischen den Weibchen in Bezug auf ihre Fähigkeit zur Etablierung in der Rammelkammer bzw. zwischen den Männchen in Bezug auf ihre Fähigkeit zur Anlockung von Weibchen gefunden werden.

6.1 Methodik

Um die Konkurrenzfähigkeit beider Geschlechter erfassen zu können, wurden zwei reziproke Versuche durchgeführt. Die Auswertung bestand in der Bestimmung des Genotyps des jeweiligen Elternteils, der Anzahl der jeweiligen Paarungspartner, sowie der Berechnung der Brutparameter getrennt für beide Genotypen.

6.1.1 Konkurrenzfähigkeit der Weibchen

An einem Stammstück von 50cm Länge wurden acht Männchen aus dem Normalstamm so eingezwängert, daß die entstehenden Rammelkammern gleichmäßig auf der Stammoberfläche verteilt waren. Nach zwei Tagen wurden die Zwinger entfernt und die Stammstücke in Plexiglasröhren von 15cm Durchmesser und 60cm Höhe gestellt, die oben und unten mit Drahtgaze-Deckeln verschlossen waren. Auf das Stammstück wurden zwölf Weibchen aus der F9 der Linie 3 gegeben. Die Brutsysteme wurden nach 8 Wochen ausgewertet. Anhand der Eimortalität konnte dann bestimmt werden, ob der jeweilige Muttergang von einem normalen oder von einem translokationsheterozygoten Weibchen angelegt worden war.

6.1.2 Konkurrenzfähigkeit der Männchen

In entsprechender Weise wurden bei diesem Ansatz vier Männchen aus dem Normalstamm und acht Männchen aus der F9 der Linie 3 eingezwängert. Nach Anlage der Rammelkammern wurden in die Plexiglasröhre 36 Weibchen aus der Stammzucht eingesetzt, sodaß auf jedes Männchen im Durchschnitt 3 Weibchen kamen.

6.2 Ergebnisse

6.2.1 Konkurrenzfähigkeit der Weibchen

Sieben der acht angesetzten Männchen legten Rammelkammern an. Von diesen konnten allerdings nur fünf Weibchen anlocken, sodaß fünf Brutsysteme mit insgesamt elf Weibchen ent-

standen. Wie aus Tabelle 6.1 hervorgeht, war ein Weibchen (Nr.2a) offensichtlich unbefruchtet und eines (Nr.7b) legte so wenig Eier ab, daß eine Zuordnung nicht möglich war. Von den verbleibenden Weibchen waren fünf translokationsheterozygot und vier normal, sodaß hier keine Abweichung vom zu erwartenden 1:1-Verhältnis festzustellen war.

Tab. 6.1: Genotypen und Brutparameter der Weibchen
Table 6.1: Genotypes and breeding parameters of females

Familie Nr	Eier		Sterilität [%]	MG- länge	Ei- dichte	Genotyp Weibchen
	Summe	tot				
1	-	-	-	-	-	-
2 a	38	38	100,0	4,0	9,5	?
b	102	62	60,8	7,7	13,2	T+
3 a	42	35	83,3	4,3	9,8	T+
b	57	42	73,7	4,6	12,4	T+
4 a	38	25	65,8	4,8	7,9	T+
b	48	35	72,9	3,2	15,0	T+
c	92	5	5,4	8,0	11,5	++
5	-	-	-	-	-	?
6 a	92	9	9,8	6,0	15,3	++
b	49	7	14,3	3,9	12,6	++
7 a	80	5	6,3	6,5	12,3	++
b	6	4	66,7	1,8	3,3	-

Hinsichtlich der Brutparameter ergaben sich folgende Mittelwerte (\pm Standartabweichung):

Genotyp	Sterilität	Eizahl	EN-Dichte
++	9,8 \pm 4,5	78,3 \pm 20,3	12,9 \pm 1,7
T+	71,3 \pm 8,6	57,4 \pm 25,9	11,7 \pm 2,8

Alle drei Parameter bewegten sich damit in den aus den Stammzuchten zu erwartenden Bereichen. Signifikante Unterschiede zwischen den beiden Genotypen hinsichtlich Eizahl und Einischendichte traten nicht auf.

6.2.2 Konkurrenzfähigkeit der Männchen

Zum Zeitpunkt der Auswertung hatten sich auf dem verwendeten Stammstück unerwartet viele Geschwister- bzw. F1-Bruten gebildet. Dadurch war der Bast zum Teil schon so zerstört, daß es unmöglich war, genaue Werte für die Brutparameter zu bestimmen. Es gelang aber bei jedem vorhandenen Brutsystem festzustellen, ob Teilsterilität aufgetreten war oder nicht, sodaß wenigstens der Genotyp der betreffenden Männchen bestimmt werden konnte.

In diesem Teilversuch mußte zwischen drei verschiedenen Männchentypen unterschieden werden (siehe Tabelle 6.2):

- normale Männchen aus der Stammzucht
- normale Männchen aus Linie 3
- translokationsheterozygote Männchen aus Linie 3

Alle angesetzten Männchen bohrten sich zwar ein, aber je einem Männchen aus der Stammzucht und aus Linie 3 gelang es nicht, ein Weibchen anzulocken, sodaß insgesamt zehn Brut-systeme zur Auswertung zur Verfügung standen. Von den 36 zu Anfang vorhandenen Weibchen legten 28 (78%) einen Muttergang an.

Tab. 6.2: Genotypen der Männchen

Table 6.2: Genotypes of males

Familie Nr	Herkunft Männchen	Anzahl MG	Teilsterilität	Genotyp
1	Linie 3	-	-	
2	Stamm	2	nein	++
3	Linie 3	1	nein	++
4	Stamm	3	nein	++
5	Linie 3	4	ja	T+
6	Linie 3	4	nein	++
7	Linie 3	3	ja	T+
8	Stamm	4	nein	++
9	Linie 3	3	nein	++
10	Stamm	-	-	
11	Linie 3	3	ja	T+
12	Linie 3	1	ja	T+

Wie aus Tabelle 6.2 hervorgeht, ergaben sich keinerlei signifikante Unterschiede zwischen den Zahlen an Weibchen, die von den einzelnen Männchentypen angelockt werden konnten.

6.3 Diskussion

Ein wichtiger Parameter bei allen biologischen Kontrollmaßnahmen ist die Konkurrenzfähigkeit der freigelassenen Individuen im Vergleich zu den im Freiland vorhandenen. Bei sehr vielen Versuchen auf dem Gebiet der genetischen Bekämpfung, die nicht den gewünschten Erfolg gebracht hatten, konnte dies später auf die nicht ausreichende Konkurrenzfähigkeit des Freilassungsmaterials zurückgeführt werden (ASMAN et al. 1981). Wie sehr dieser Faktor (zum Beispiel durch die Aufzuchtbedingungen im Labor) beeinflusst werden kann, zeigt die Tatsache, daß es durchaus auch den Fall gibt, daß der Laborstamm eine größere Konkurrenzfähigkeit besitzt als die Tiere aus der Freilandpopulation (LAVEN 1969).

Daher wurde trotz des Aufwandes, der für die Stammzucht getrieben werden mußte, und trotz des zahlenmäßig nicht sehr umfangreichen Tiermaterials, das für zusätzliche Versuche aus den Translokationslinien zur Verfügung stand, der Versuch gemacht, Daten zur Konkurrenzfähigkeit translokationsheterozygoter Tiere wenigstens aus einer Linie zu sammeln. Da in der F9 der Linie 3 eine etwas größere Zahl an Tieren aus Gelegen mit Teilsterilität zur Verfügung stand, wurde der Versuch mit diesen Tieren durchgeführt.

Für einen statistisch gut abgesicherten Vergleich müßte der Stichprobenumfang natürlich noch erweitert werden. Dies war jedoch aus den oben erwähnten Gründen nicht möglich, sodaß die Ergebnisse dieses Versuches nur Tendenzen wiedergeben können. Nachdem aber schon im Kapitel 5 keine Unterschiede zwischen normalen und translokationsheterozygoten Tieren - allerdings auf der Basis von Auswertungen der Brutparameter - nachgewiesen werden konnten, erscheint der Schluß gerechtfertigt, daß zumindest keine gravierenden Nachteile der translokationsheterozygoten Individuen hinsichtlich ihrer Konkurrenzfähigkeit bestehen.

Falls einmal Stammzuchten mit dem Ziel einer späteren Freilassung dieser Tiere eingerichtet werden sollten, müssen entsprechende Begleituntersuchungen auf jeden Fall in regelmäßigen Abständen durchgeführt werden, um eine gewisse Qualitätskontrolle des Freilassungsmaterials zu gewährleisten.

7 HOMOZYGOTISIERUNG VON TRANSLOKATIONEN

Die Tatsache, daß im Verlaufe der vorhergehenden Arbeiten nur autosomale Translokationen isoliert werden konnten, erschwerte weitergehende Versuche mit translokationsheterozygoten Tieren, da das Geschlecht als Markierung für die Translokation nicht herangezogen werden konnte (siehe Kapitel 4). Da bisher bei *P. chalcographus* auch keine Mutationen, die eventuell zur Identifizierung translokationsheterozygoter Tiere dienen könnten, bekannt sind, sollte versucht werden, Translokationen zu homozygotisieren.

Da es bei der Homozygotisierung einer Translokation auch zu einer Homozygotisierung von eventuell mit dieser gekoppelten Letal- und Subvitalfaktoren kommen kann, muß bei diesem Verfahren zwischen der Überprüfung der Homozygotisierbarkeit einerseits und der eigentlichen Homozygotisierung andererseits unterschieden werden.

7.1 Methodik

Bis auf die explizit angegebenen Fälle entsprach der Verpaarungsmodus dem während der vorhergehenden Arbeiten angewandten Verfahren. Es wurden also stets Auskreuzungen mit Tieren des Normalstammes oder im Falle der Weibchen mit möglichst nicht verwandten Tieren aus vollschlüpfenden Gelegen vorgenommen. Als Nachweis für das Vorhandensein einer Translokation wurde die auftretende Teilsterilität in den von den fraglichen Tieren befruchteten Gelegen herangezogen.

Bei der folgenden Beschreibung der Zuchten wurde der Begriff "aufbewahrt" für eine Haltung der Tiere bei 10°C und Langtag (16 Stunden Licht) verwendet, wobei die Tiere

- sich entweder noch im Brutsystem aufhielten
- oder an Fichtenbaststücken in Glasröhrchen gehalten wurden
- oder sich eingebohrte in der Rammelkammer befanden.

7.1.1 Überprüfung der Homozygotisierbarkeit

Das angewandte Kreuzungsschema beruht auf dem von KUTSCHE-OHMANN (1977) für *Culex pipiens* L. entwickelten und ist in Abbildung 7.1 dargestellt.

F1: Unter den Nachkommen eines translokationsheterozygoten Tieres (**Kreuzung 1**) werden die Weibchen für eine weitere Verwendung aufbewahrt. Die Männchen werden durch Verpaarung mit jeweils drei normalen Weibchen auf das Vorhandensein der Translokation hin überprüft (**Kreuzung T1 und T2**).

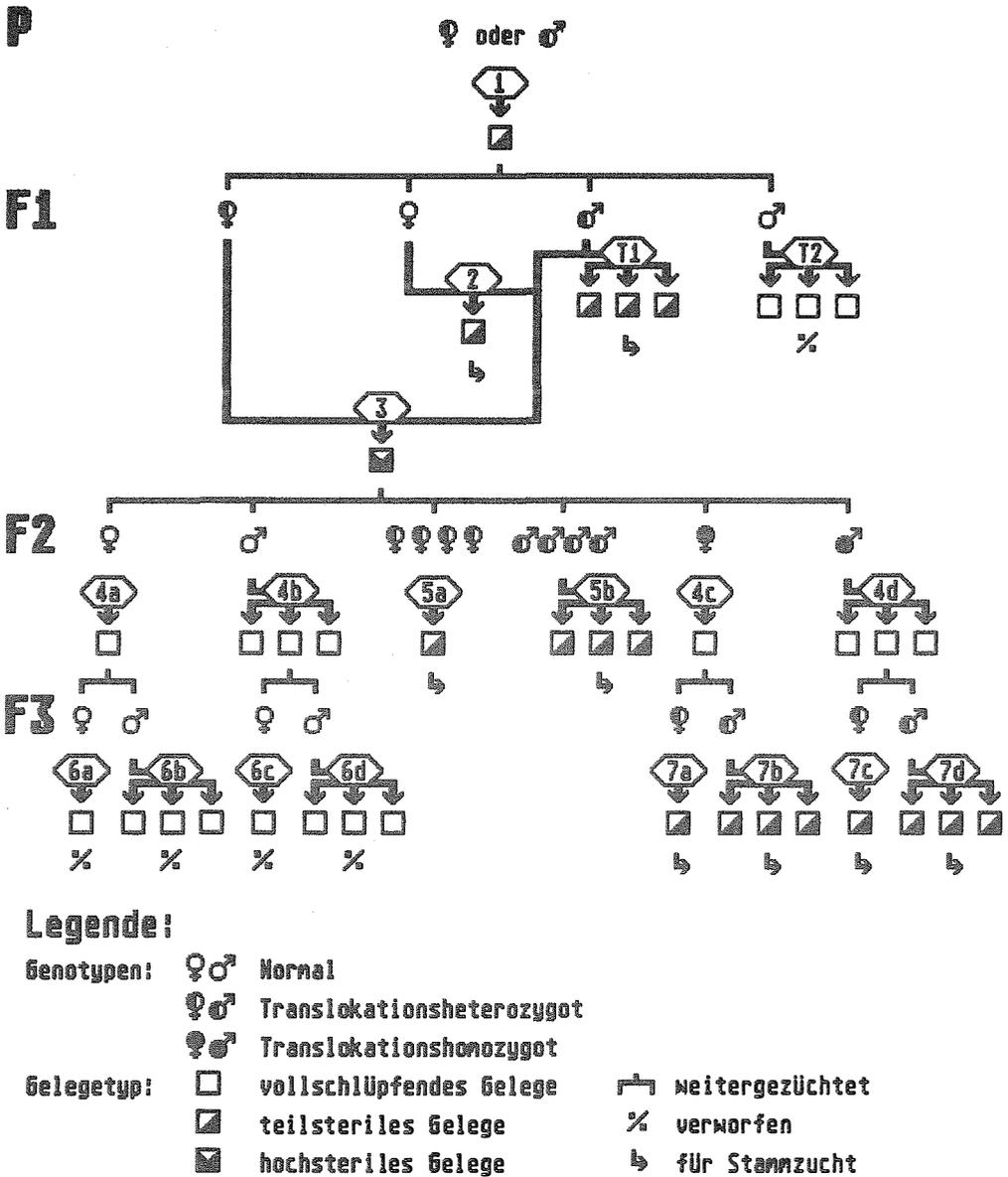


Abb. 7.1: Nachweis der Homozygotisierbarkeit von Translokationen

Fig. 7.1: Breeding scheme for testing the possibility to homozygotize a translocation (empty symbols: normal individuals resp. totally hatched egg batch
 half filled symbols: heterozygous individuals resp. semisterile egg batch
 filled symbols: homozygous individuals resp. highly sterile egg batches)

Eine Woche nach der Verpaarung werden die Männchen aus den Brutsystemen entfernt und an anderen Baumstämmen wieder angesetzt. Nach dem Anlegen der Rammelkammer werden auch sie aufbewahrt, bis die Auswertung der Testbruten nach weiteren zwei bis drei Wochen abgeschlossen ist.

Männchen, die vollschlüpfende Gelege produzierten, werden mitsamt ihrer Nachkommenschaft verworfen (**Kreuzung T2**). Väter von teilsterilen Gelegen (**Kreuzung T1**) - also translokationsheterozygote Tiere - werden mit einer ihrer Schwestern verpaart; die Testgelege können zur Weiterzucht der Translokationslinie verwendet werden. Nach einer Woche werden die Männchen abermals aus den Brutsystemen entfernt und sie erhalten erneut Gelegenheit zur Anlage einer Rammelkammer, worauf sie mit einer weiteren Schwester verpaart werden. Diese Prozedur wird so oft wie möglich wiederholt.

Gelege aus diesen Paarungen weisen entweder die in Gelegen translokationsheterozygoter Tiere zu erwartende Teilsterilität (theoretisch 50%) auf - dann war das Weibchen ein Normaltier (**Kreuzung 2**) -, oder aber die Eimortalität ist noch weiter erhöht (theoretisch bis auf 62,5%) - dann war das Weibchen ebenfalls translokationsheterozygot (**Kreuzung 3**). Diese Gelege sollten normale, translokationsheterozygote und translokationshomozygote Tiere im Verhältnis 1:4:1 enthalten (KUTSCHE-OHMANN 1977). Dies wurde in Abbildung 7.1 durch die Häufigkeit der Symbole angedeutet.

F2: Alle F2-Tiere werden ausgekreuzt. Als Ergebnis dieser Paarungen kommen entweder teilsterile (**Kreuzung 5**) oder vollschlüpfende (**Kreuzung 4**) Gelege in Frage. Je nachdem, ob translokationshomozygote Embryonen lebensfähig sind oder nicht, ergibt sich eine Aufspaltung vollschlüpfende:teilsterile Gelege von 2:4 oder 1:4. Im ersten Fall weisen also 67% der Gelege Teilsterilität auf, im zweiten 80%.

In dieser Phase der Zucht lassen sich daher erste Hinweise auf die Homozygotisierbarkeit der Translokation gewinnen. Für das weitere Vorgehen sind nur Tiere aus vollschlüpfenden Gelegen (**Kreuzung 4**) interessant, während Tiere aus teilsterilen Gelegen (**Kreuzung 5**) nicht benötigt werden und der Stammzucht zugeführt werden können.

F3: Aus jedem vollschlüpfenden Gelege werden zunächst nur zwei Männchen weitergezüchtet, um möglichst schnell einen Überblick über den Genotyp ihrer Eltern gewinnen zu können. Die Bäume mit den restlichen Nachkommen werden jedoch für eine eventuelle Überprüfung der Resultate aufbewahrt. Die produzierten Gelege schlüpfen voll (**Kreuzung 6**), falls die Großeltern normal waren (**Kreuzung 4a,b**); sie sind teilsteril (**Kreuzung 7**), falls diese translokationshomozygot waren (**Kreuzung 4c,d**). Damit wäre der formalgenetische Beweis für die Homozygotisierbarkeit der betreffenden Translokation erbracht.

7.1.2 Herstellung einer translokationshomozygoten Linie

Alle Männchen der F2 werden eine Woche nach der Verpaarung mit jeweils drei normalen Weibchen (Abb. 7.1 Kreuzung 4b,d) aus den Brutsystemen entfernt. Ihnen wird Gelegenheit gegeben, an einem anderen Baumstamm eine neue Rammelkammer anzulegen. Dann werden sie bis zum Vorliegen der Testergebnisse aus der F3 aufbewahrt. Das weitere Vorgehen ist in Abbildung 7.2 graphisch dargestellt, wobei das Männchen, von dem die Zucht ausgeht, mit dem translokationshomozygoten Männchen der F2 in Abbildung 7.1 identisch ist.

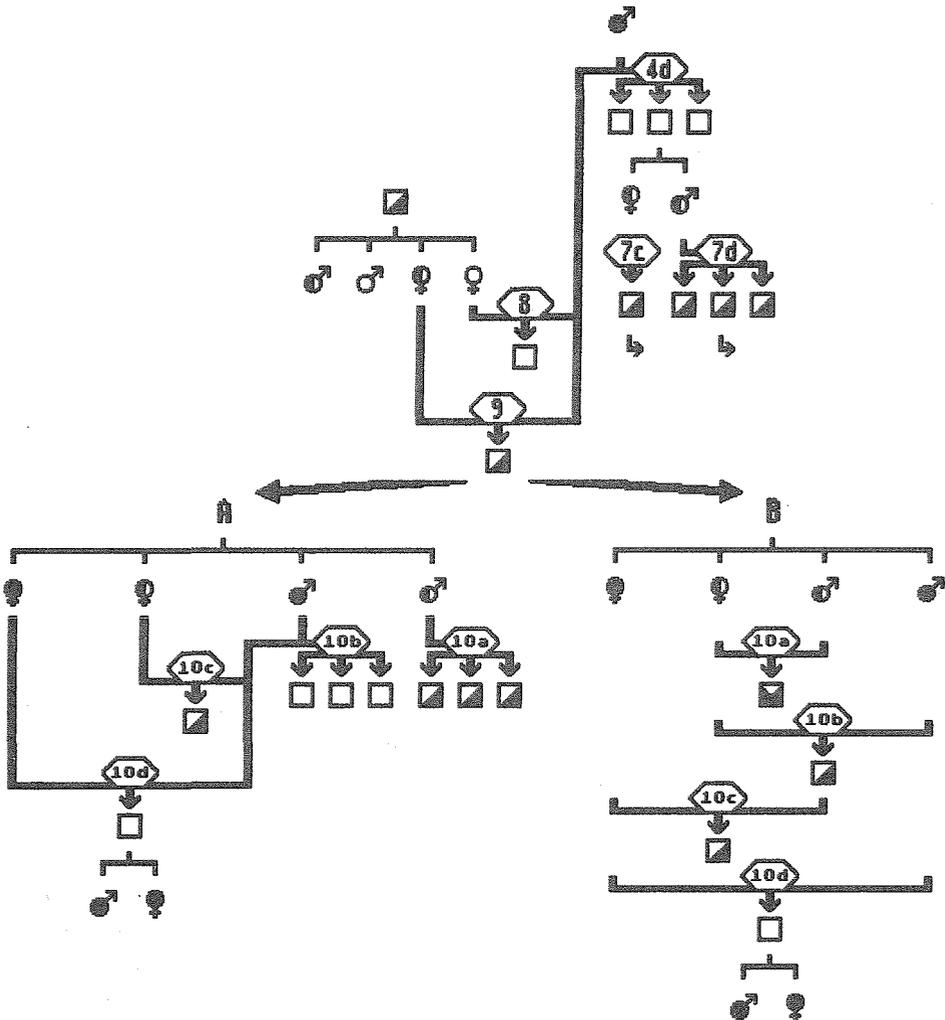


Abb. 7.2: Züchtung einer translokationshomozygoten Linie (Legende siehe Abb. 7.1)

Fig. 7.2: Breeding of a line homozygous for a translocation (Legend see Fig. 7.1)

Die Männchen, die sich als translokationshomozygot erwiesen haben (**Kreuzungen 4d und 7c,d**), werden mit jungfräulichen Weibchen aus einem teilsterilen Gelege verpaart. War das Weibchen normal (**Kreuzung 8**), so schlüpfen die produzierten Gelege voll, war es translokationsheterozygot (**Kreuzung 9**), so weisen diese Teilsterilität auf. Für das weitere Vorgehen existieren nun zwei Möglichkeiten:

- A. Die Weibchen aus einem solchen Gelege werden aufbewahrt, während die Männchen durch Verpaarung mit Normaltieren einem Vortest unterzogen werden (**Kreuzung 10a,b**). Väter von vollschlüpfenden Gelegen sind translokationshomozygot und werden nun mit möglichst vielen ihrer Schwestern verpaart, wobei sich im Verhältnis 1:1 vollschlüpfende (**Kreuzung 10d** und teilsterile (**Kreuzung 10c**) Gelege ergeben sollten. Die vollschlüpfenden Gelege stellen dann den gewünschten Ausgangspunkt für eine translokationshomozygote Linie dar.
- B. Männchen aus teilsterilen Gelegen der F3 (**Kreuzung 9**) werden einzeln mit möglichst vielen ihrer Schwestern verpaart. Es wird eine Aufspaltung der produzierten Gelege in hochsteril (**Kreuzung 10a**), teilsteril (**Kreuzung 10b,c**) und vollschlüpfend (**Kreuzung 10d**) im Verhältnis 1:2:1 erwartet. Durch weitere Inzucht der vollschlüpfenden Gelege läßt sich dann eine translokationshomozygote Linie etablieren.

Um möglichen Verlusten während der Testkreuzungen vorzubeugen und aus Zeitgründen wurde für die hier beschriebenen Versuche das Vorgehen nach Möglichkeit B gewählt.

7.2 Ergebnisse

7.2.1 Überprüfung der Homozygotisierbarkeit

7.2.1.1 Linie 6

Teilsterile Gelege dieser Linie weisen nach den Ergebnissen der Stammzuchten eine Eimortalität von $54,2 \pm 9,6\%$ auf. Unter Verwendung der bei KUTSCHE-OHMANN (1977) angegebenen Gleichungen ergibt sich daraus ein Wert von $64,3\%$ für die zu erwartenden hochsterilen Gelege, falls homozygote Embryonen vital sind und von $69,6\%$ falls diese absterben.

Ausgehend von einem teilsterilen Gelege, das von einem Weibchen der Stammzucht produziert worden war, wurden entsprechend zur Abbildung 7.1 sieben Männchen auf das Vorhandensein einer Translokation hin überprüft. Die Ergebnisse dieser und aller folgenden Kreuzungen gehen aus Tabelle 7.1 hervor. Diese Tabelle enthält auch die statistischen Bewertungen der Vergleiche zwischen den erwarteten und beobachteten Verhältnissen des Auftretens der verschiedenen Genotypen, die mit Hilfe des χ^2 -Testes unter der Einbeziehung der Korrektur nach YATES erhalten wurden.

Die vier nachgewiesenermaßen translokationsheterozygoten Männchen konnten mit bis zu drei ihrer Schwestern verpaart werden.

Drei der neun F1-Gelege wurden als hochsteril eingestuft, gingen also auf eine Verpaarung zweier translokationsheterozygoter Tiere zurück (Abb. 7.1 Kreuzung 3). Es konnten insgesamt 22 F2-Tiere weitergezüchtet werden. 3 Brutsysteme ergaben keine Nachkommen. Das Verhältnis zwischen teilsterilen und vollschlüpfenden Gelegen lag mit 11:8 näher an der Erwartung für vitale als an der Erwartung für letale translokationshomozygote Embryonen (siehe Tabelle 7.1)

Tab. 7.1: Überprüfung der Homozygotisierbarkeit der Translokation aus Linie 6: Gelegennummern, Eimortalitäten und Klassifizierung der Gelege als vs: vollschlüpfend, ts: teilsteril, hs: hochsteril oder ?: fraglich (kursiv: zu kleine Gelege; fett: Gelege mit erwünschter Sterilität *: signifikante Abweichung vom erwarteten Verhältnis)

Table 7.1: Test on homozygousability of the translocation in Line 6: Gallery number, egg mortality, and classification of galleries as vs=totally hatched, ts: semisterile, hs: highly sterile, ?: uncertain (italic: batch too small, bold: batch with desired degree of sterility *: significant deviation from expected proportion)

P Gelege	Test	F1 Verpaarung		F2 Verpaarung		F3-Verpaarung					
						1. Serie		2. Serie			
54,4 ts	M1	14,0 vs	A1 48,1 ts	A2.1 56,9	ts	A2.2.1 56,3	47,9	58,0	ts	A2.2.3 49,8 ts	
		4,2 vs	A2 59,6 hs	A2.2 15,4	vs	A2.2.2 51,2	60,7	-	ts		
		7,7 vs	A3 51,1 ts	A2.3 4,1	vs						
	M2	55,6 ts		A2.4 65,7	ts	A2.3.1 4,8	0,0	5,9	vs		
		55,9 ts		A2.5 59,1	ts	A2.3.2 10,0	8,2	3,3	vs		
		58,7 ts		A2.6 12,3	10,2	7,0	vs				
	M3	5,6 vs		A2.7 64,8	50,0	-	ts	A2.6.1 2,7	9,6	-	vs
		9,3 vs		A2.8 60,8	-	-	ts	A2.6.2 4,6	11,8	13,5	vs
		0,0 vs									
	M4	57,8 ts	B1 66,2 hs	B1.1 6,2	vs	B1.1.1 38,9	49,8	-	??	B1.1.3 8,9 vs	
		-	B2 47,8 ts	B1.2 54,3	ts	B1.1.2 -	-	-	-	B1.1.4 4,5 vs	
	M5	57,9 ts	C1 57,1 ts	B1.3 -		B1.4 9,5	4,6	7,5	vs	B1.1.5 -	
		47,6 ts		B1.5 57,8	40,0	52,0	ts	B1.4.1 6,0	7,1	0,5	vs
		44,7 ts		B1.6 60,0	55,0	-	ts	B1.4.2 3,2	-	-	vs
	M6	52,9 ts	D1 50,0 ts	B1.7 -	-	-					
		44,4 ts	D2 43,1 ts	D3.1 4,6	vs	D3.1.1 10,1	9,3	4,2	vs		
		58,6 ts	D3 64,8 hs	D3.2 52,6	ts	D3.1.2 1,8	2,2	7,9	vs		
	M7	5,9 vs		D3.3 52,9	44,4	38,2	ts	D3.6.1 56,9	52,0	55,8	ts
		2,5 vs		D3.4 -	-	-	ts	D3.6.2 61,6	58,3	48,4	ts
		5,7 vs		D3.5 63,8	58,6	-	ts	D3.7.1 55,1	50,4	-	ts
				D3.6 6,5	14,7	6,6	vs	D3.7.2 57,8	49,2	61,3	ts
			D3.7 2,2	12,9	-	vs					
Verhältnisse ++ : T+		++ : T+		W: (++)&TT) : T+		TT : ++					
beobachtet 3 : 4		6 : 3		4 : 5		beobachtet 3 : 5					
erwartet 3,5 : 3,5		4,5 : 4,5		TT(vit) 3,0 : 6,0		erwartet 4 : 4					
				TT(let) 1,8 : 7,2							
				M: (++)&TT) : T+							
				4 : 6							
				TT(vit) 3,3 : 6,7							
				TT(let) 2,0 : 8,0							
				Σ : (++)&TT) : T+							
				8 : 11							
				TT(vit) 6,1 : 12,9							
				TT(let) 3,8 : 15,2 *							

Die erste Verpaarungsserie der F3 mit jeweils zwei getesteten Männchen pro vollschlüpfendem F2-Gelege ergab bei vier Verpaarungen vollschlüpfende Gelege. Das Ergebnis einer Verpaarung mit durchschnittlich 44,4% Eimortalität (**B1.1.1**) war nicht sicher zuzuordnen, während die Nachkommen dreier Männchen eindeutig teilsterile Gelege produzierten (**A2.2.1/2; D3.6.1/2; D3.7.1/2**).

In die zweite Verpaarungsserie wurden Schwestern des Vaters des nicht eindeutig zuzuordnenen Geleges, sowie der Männchen, die teilsterile Gelege hervorgebracht hatten, einbezogen. Der Genotyp der Großmutter des zweifelhaften Geleges ließ sich dadurch als normal nachweisen; die anderen Gelege erwiesen sich wieder als teilsteril.

Damit konnte bei dreien der acht in Frage kommenden F2-Tiere nachgewiesen werden, daß sie homozygot gewesen waren. In den Gelegen dieser Tiere (**A2.2; D3.6; D3.7**) war bei der Auswertung außerdem eine erhöhte Larvenmortalität mit Werten zwischen 41 und 60% aufgefallen. Dies könnte auf eine Homozygotisierung von Letal- oder Subvitalfaktoren hindeuten. Allerdings wiesen auch einige Gelege von später als normal eingestuften Tieren leicht erhöhte Larvenmortalitäten auf.

7.2.1.2 Linie 26

Da die Mortalität teilsteriler Gelege in Linie 26 in der Stammzucht $68,0 \pm 9,6\%$ betrug, errechneten sich die Mortalitäten für hochsterile Gelege zu 76,6% (vitale translokationshomozygote Embryonen) bzw. zu 79,6% (letale translokationshomozygote Embryonen). Die Ergebnisse dieser Zuchten sind in Tabelle 7.2 enthalten.

In diesem Fall wurden als P-Gelege zwei durch ein translokationsheterozygoten Männchen befruchtete Gelege mit 76,8 und 64,6% Eimortalität ausgewählt. Es konnten insgesamt zehn Männchen getestet werden.

Vier Männchen erwiesen sich als translokationsheterozygot und wurden mit ihren Schwestern verpaart, was insgesamt zwölf F1-Gelege ergab. Vier dieser Gelege wurden wegen Eimortalitäten von über 70% als hochsteril eingestuft und weitergezüchtet.

17 der 19 F2-Gelege ließen sich auswerten und ergaben ein Verhältnis von 13 teilsterilen zu 4 vollschlüpfenden Gelegen. Dieser Wert liegt genau zwischen den Erwartungen für vitale und letale translokationshomozygote Embryonen (siehe Tabelle 7.2).

Die erste Verpaarungsserie der F3 ergab eigentlich schon ein relativ eindeutiges Ergebnis, da die höchste aufgetretene Eimortalität bei 47,8% lag. Allerdings betrug die Mortalität des Parallelgeleges nur 21,2%, sodaß Teilsterilität nicht angenommen werden konnte.

Tab. 7.2: Überprüfung der Homozygotisierbarkeit der Translokation aus Linie 26
(Legende siehe Tabelle 7.1)

Table 7.2: Test on homozygousability of the translocation in Line 26
(Legend see Table 7.1)

P Gelege	F1 Test	F1 Verpaarung	F2 Verpaarung	F3-Verpaarung			
				1. Serie	2. Serie		
76,8 ts 64,6 ts	M1	61,7 ts	A1 53,2 ts	A2.1 53,2	A2.3.1 7,6 6,2 - vs		
		70,8 ts	A2 70,3 hs	A2.2 54,5	A2.3.2 5,2 8,3 3,7 vs		
		-	A3 72,7 hs	A2.3 2,8			
	M2	7,1 vs	A4 63,3 ts	A2.4 20,0	??	A2.4.1 47,8 21,2 - ??	A2.4.3 8,1 vs
		6,9 vs		A2.5 46,9		A2.4.2 - - -	A2.4.4 5,6 vs
	M3	8,6 vs		A2.6 66,7 71,7 -			A2.4.5 11,0 vs
		11,8 vs		A2.7 28,6 - -			8,4 vs
		12,0 vs		A2.8 62,2 66,3 -			15,1 vs
	M4	12,7 vs					A2.4.6 4,8 vs
		67,3 ts	B1 62,2 ts	A3.1 62,1			6,5 vs
M5	73,0 ts	B2 54,5 ts	A3.2 45,2			-	
	-		A3.3 59,8 61,3 56,7				
	7,7 vs						
	6,0 vs						
	15,9 vs						
M6	30,8 ??	C1 64,9 ts	C2.1 58,3				
	10,2 vs	C2 76,7 hs	C2.2 86,5 68,9 77,0				
M7	8,9 vs	C3 66,7 ts	C2.3 81,5 - -				
	62,2 ts		C2.4 4,1 6,9 0,0				
M8	66,3 ts			C2.4.1 10,0 4,9 5,2 vs			
	-			C2.4.2 3,8 6,0 - vs			
M9	0,0 vs			D3.3.1 15,3 12,8 - ??		D3.3.3 8,9 vs	
	4,0 vs	D1 68,9 ts	D3.1 64,6	D3.3.2 18,9 - - ??		D3.3.4 4,5 vs	
M10	10,7 vs	D2 53,2 ts	D3.2 -			D3.3.5 10,2 vs	
	71,9 ts	D3 77,6 hs	D3.3 15,9			2,3 vs	
	66,2 ts		D3.4 71,6 62,6 62,9			6,9 vs	
	73,3 ts					5,0 vs	
	13,0 vs					-	
	12,2 vs						
	14,3 vs						
Verhältnisse ++ : T+		+ : T+	W: (++)&TT) : T+	TT : ++			
beobachtet 6 : 4		8 : 4	3 : 7	beobachtet 0 : 5			
erwartet 5 : 5		6 : 6	TT(vit) 3,3 : 6,7	erwartet 2,5 : 2,5 *			
			TT(let) 2,0 : 8,0				
			M: (++)&TT) : T+				
			1 : 6				
			TT(vit) 2,3 : 4,7				
			TT(let) 1,4 : 5,6				
			Σ : (++)&TT) : T+				
			4 : 13				
			TT(vit) 5,7 : 11,3				
			TT(let) 3,4 : 13,6				

Zur Sicherheit wurden jedoch aus den Gelegen A2.4 und D3.3 weitere Tiere getestet. Diese produzierten jedoch ausnahmslos als vollschlüpfend anzusprechende Gelege. Damit muß der Genotyp aller fünf in der F2 als Elter vollschlüpfender Gelege identifizierter Tiere homozygot normal gewesen sein. Ein translokationshomozygotes Tier ließ sich nicht nachweisen. Dies und die Aufspaltungsergebnisse der F2 deuten darauf hin, daß die in Linie 26 vorhandene Translokation mit einem Letalfaktor gekoppelt ist und sich nicht homozygotisieren läßt.

7.2.2 Züchtung translokationshomozygoter Linien

Nachdem sich aus den Zuchten der Linie 26 ergeben hatte, daß sich diese Translokation höchstwahrscheinlich nicht homozygotisieren läßt, wurden die aufbewahrten F2-Väter der Gelege A2.6; A2.7; A2.8; A3.3; C2.3 und D3.4 verworfen, da sie sich als translokationsheterozygot bzw. als normal erwiesen hatten.

Tab. 7.3: Homozygotisierung der Translokation aus Linie 6 (Legende siehe Tabelle 7.1)
 Table 7.3: Homozygotisation of the translocation of Line 6 (Legend see Table 7.1)

F2-Verpaarung Test				Zucht	F3-Verpaarung						
D3.6	6,5	14,7	6,6	vs	D3.6a	8,9	vs	D3.6b.1	50,1	56,7	ts
Test-Gelege					D3.6b	54,8	ts	D3.6b.2	45,8	-	ts
D3.6.1	56,9	52,0	55,8	ts	D3.6c	11,0	vs	D3.6b.3	15,3	12,8	vs
D3.6.2	61,6	58,3	48,4	ts				D3.6b.4	-		
D3.6.3	47,9			ts							
D3.6.4	57,5			ts							
D3.6.5	51,2			ts							
D3.7	2,2	12,9	-	vs	D3.7a	58,6	ts	D3.7a.1	62,2	69,8	hs
Test-Gelege					D3.7b	5,8	vs	D3.7a.2	-	-	
D3.7.1	55,1	50,4	-	ts				D3.7a.3	48,0		ts
D3.7.2	57,8	49,2	61,3	ts							
D3.7.3	56,2			ts							
D3.7.4	50,5			ts							
					♀♀ : T+						
					3 : 2		vs : ts : hs				
					2,5 : 2,5		1 : 3 : 1				
							1,25 : 1,25 : 1,25				

Aus der Linie 6 waren die F2-Männchen mit den Nummern A2.7, A2.8, B1.4, B1.6, D3.6 und D3.7 in neuen Rammelkammern aufbewahrt worden. Als translokationshomozygot hatten sich die Männchen D3.6 und D3.7 erwiesen. Sie wurden der Ausgangspunkt für den Versuch zur Herstellung einer translokationshomozygoten Linie.

Die Ergebnisse dieser Zuchten sind in Tabelle 7.3 analog zu den vorangegangenen Tabellen zusammengefaßt.

Die Männchen konnten vor ihrem Tod noch mit 3 bzw. 2 Weibchen verpaart werden, von denen zwei sich als translokationsheterozygot erwiesen (**D3.6b** und **D3.7a**). Die Inzucht dieser Gelege erfolgte in Form von Einzelverpaarungen. Von den auswertbaren Gelegen war nur eines als vollschlüpfend einzustufen, ein weiteres wurde als hochsteril und sechs als teilsteril klassifiziert.

In dem vollschlüpfenden Gelege (D3.6b.3) trat eine relativ hohe Larvenmortalität von 52,4% auf. Dies führte zu einer Ausbeute von nur sechs Imagines, unter denen allerdings fünf Männchen waren. Vier dieser Männchen konnten zum Anlegen einer Rammelkammer veranlaßt werden. Es gelang aber nicht, das einzige Weibchen mit einem dieser Männchen zu verpaaren.

Die Bemühungen zur Züchtung einer homozygoten Linie führten also zwar zur Produktion eines translokationshomozygoten Geleges, eine weitere Inzucht und damit die erfolgreiche Etablierung dieser Linie in Form einer Stammzucht war unmöglich.

7.3 Diskussion

Die Übertragung der für Stechmücken entwickelten Kreuzungsschemata auf die Verhältnisse bei Borkenkäfern brachte wohl die größten Unsicherheiten für das Gelingen der Homozygotisierungsversuche mit sich. Insbesondere die mehrfache Einzelverpaarung der Männchen mit der Notwendigkeit, daß jedes Mal eine neue Rammelkammer angelegt werden mußte, erschien zu Beginn der Versuche als kritisch.

In beiden Linien wurden insgesamt acht Männchen bis zu ihrem Tod weiterverpaart. Wie aus den Tabellen 7.1 und 7.2 hervorgeht, legten dabei fünf der Männchen 4 oder 5 Rammelkammern mit einer erfolgreichen Brut an. Bei der Aufbewahrung der F₂-Männchen für eine Weiterzucht mit dem Ziel der Etablierung von homozygoten Linien konnten 13 der 18 vorhandenen Tiere eine zweite Rammelkammer anlegen.

Diese relativ guten Erfolge bei der Mehrfachverpaarung waren eine wichtige Grundlage für die weiteren Zuchten und sind auch in populationsdynamischer Hinsicht recht interessant, weil sie zeigen, daß auch Männchen durchaus in der Lage sind "Geschwisterbruten" anzulegen. Die Klärung der Frage inwieweit sie dies nur tun, wenn sie dazu gezwungen werden, oder ob die alte Rammelkammer auch freiwillig verlassen und eine neue angelegt wird, muß speziell dazu bestimmten Versuchen überlassen bleiben.

Die relativ schwache statistische Absicherung der gefundenen Verhältnisse (siehe Tabelle 7.1 und 7.2) in der F₂ machte die Entscheidung darüber, ob die Translokation homozygotisierbar ist, in diesem Stadium der Zucht unmöglich. Allerdings ist dies sicherlich auf die relativ geringen Gelegezahlen zurückzuführen, die zur Verfügung standen.

Immerhin lag das Verhältnis zwischen vollschlüpfenden und teilsterilen Gelegen in der F₂ der Linie 6 durchweg näher bei der Erwartung für vitale als bei der für letale translokationshomozygote Embryonen. Dies zeigt sich auch in der signifikanten Abweichung des Gesamtverhältnisses der Gelege aus dieser Generation vom dem für translokationshomozygot letale Embryo-

nen. Eine Bestätigung erfährt diese Feststellung durch das Auftreten von vollschlüpfenden und teilsterilen Gelegen in der F3.

In Linie 26 ergaben sich keine signifikanten Abweichungen von den Erwartungen für vitale bzw. letale translokationshomozygote Embryonen. Allerdings lagen die beobachteten Verhältnisse in zwei Fällen ($\sigma\sigma$ und Σ) näher bei der Erwartung für letale translokationshomozygote Embryonen. Diese Vermutung konnte dann auch in der F3 durch das alleinige Auftreten von vollschlüpfenden Gelegen bestätigt werden.

Das Auftreten einer erhöhten Larvenmortalität in den Gelegen der als translokationshomozygot identifizierten Tiere ist ein weiterer Beweis für die Beobachtung, daß eine Homozygotisierung von Translokationen oft mit einer Homozygotisierung von mit dieser gekoppelten Letal- oder Subvitalfaktoren einhergeht. So erwiesen sich zum Beispiel bei *Culex pipiens* L. von 21 getesteten Linien 3 als homozygotisierbar und 18 als homozygot letal (KUTSCHE-OHMANN 1977).

Bei *P. chalcographus* konnten nur zwei Linien getestet werden, wovon sich eine als homozygotisierbar erwies. Dieses Ergebnis erscheint im Vergleich zu dem oben zitierten als relativ günstig. Möglicherweise könnte hierbei die Tatsache mitspielen, daß das Genom bei *P. chalcographus* im Vergleich zu anderen Arten, bei denen solche Versuche unternommen worden sind, auf relativ viele Chromosomen aufgeteilt ist. So besitzt *C. pipiens* - wie alle Stechmücken - nur drei Chromosomen, Taufliegen (*Drosophila melanogaster* L.) haben vier und Fruchtfliegen (*Ceratitis capitata* Wied.) sechs Chromosomen im haploiden Satz (RADU et al. 1975).

Der einzige Käfer, bei dem bisher Translokationen erzeugt wurden, *Sitophilus oryzae* (L.), besitzt mit 11 Chromosomen ein Chromosom mehr als *P. chalcographus*. Trotz der Existenz von autosomalen Translokationen wurde jedoch kein Versuch zu ihrer Homozygotisierung gemacht (SHARMA 1981).

Die Bemühungen zur Züchtung einer translokationshomozygoten Linie wurden durch das Auftreten einer ungewöhnlich hohen Larvenmortalität - wie sie auch schon in entsprechenden Gelegen aus der Überprüfung der Homozygotisierbarkeit festgestellt worden war - erschwert. Immerhin gelang es, ein translokationshomozygoten Gelege zu produzieren, womit die Anwendbarkeit des ausgearbeiteten Zuchtprogramms nachgewiesen werden konnte.

Die Etablierung einer translokationshomozygoten Linie scheiterte dann aber an der geringen Anzahl der aus diesem Gelege schlüpfenden Imagines und an dem äußerst ungünstigen Geschlechtsverhältnis von fünf Männchen zu einem Weibchen. Da sich dieses Weibchen auch noch mit keinem seiner Brüder verpaaren ließ, war eine Weiterzucht unmöglich.

Erfolgreiche Verpaarungsversuche bei Geschwisterinzucht waren schon früher bei anderen Experimenten beobachtet worden. Dies war unter anderem auch der Grund gewesen, warum bei der Isolierung und Dauerzucht der translokationsheterozygoten Linien besonderes Augenmerk auf die Vermeidung von zu starker Inzucht gelegt worden war (siehe Kapitel 4 und 5). Im Falle der Homozygotisierung irgendwelcher Gene oder Chromosomenaberrationen ist aber ein erhöhtes Maß an Inzucht mit den daraus erwachsenden Folgen praktisch nicht zu vermeiden.

Abschließend läßt sich feststellen, daß auch die Homozygotisierung geeigneter Translokationen nach den Ergebnissen dieses Versuches prinzipiell möglich erscheint. Allerdings ist dies mit einem nicht unerheblichen Arbeitsaufwand verbunden, da die Zuchten auf eine breitere Basis gestellt werden müssen, als dies in den hier beschriebenen Versuchen möglich war.

8 CYTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN

8.1 Methode

Die Darstellung von Meiosestadien erfolgt aus Hodengewebe, da in diesem stets eine viel größere Anzahl Zellen in der Reifeteilung begriffen ist als in den Ovarien. Die Aufarbeitung folgt dabei im Prinzip einer Methode, die von MEREDITH (1969) für Säugerhoden ausgearbeitet und von SCHULER (1983) für die Darstellung von Stechmückenchromosomen abgewandelt wurde.

Während der Anpassung an die Verhältnisse bei *P. chalcographus* wurde die Technik soweit verbessert, daß sogar Hoden einzelner Tiere mit guter Ausbeute an Meiosestadien aufgearbeitet werden konnten. Diese Version der Methodik soll hier genauer dargestellt werden.

Konditionierung

Den zur Sektion vorgesehenen Männchen wird Gelegenheit zur Anlage einer Rammelkammer und zur Kopulation mit mehreren Weibchen gegeben. Zwei bis drei Tage nach der Verpaarung werden die Männchen aus den Brutsystemen entfernt.

Sektion

Die Entnahme der Hoden erfolgt unter dem Binokular in einem mit Insektenringerlösung gefüllten Blockschälchen. Die Zugabe von einigen Tropfen einer 5%igen Triton-X-100-Lösung bewirkt wegen der Herabsetzung der Oberflächenspannung einen schnelleren Tod der Tiere durch besseres Eindringen der Lösung in die Tracheen, eine leichtere Manipulation mit dem Sezierbesteck in der Lösung und eine Emulgierung der aus dem verletzten Fettkörper austretenden Lipide.

Bei der Sektion wird der caudale Fortsatz des ersten Abdominalsterniten mit einer am Ende hakenförmig gebogenen Präpariernadel erfaßt und langsam nach ventral hinten gezogen. Hierdurch werden die dorsal liegenden paarigen Hoden, die in sich wieder in zwei Hemisphären gegliedert sind, mitsamt Anhangsdrüsen und Ausführgängen am schonendsten und ohne Gefahr einer Beschädigung aus der Körperhöhle entfernt. Nach Abpräparierung der Ausführgänge und eventuell noch anhaftenden Fettkörpers werden die Hoden mit einer Pasteurpipette in Eppendorf-Reaktionsgefäße von 1,5ml Fassungsvermögen überführt, die 50µl Insektenringer enthalten.

Aufarbeitung

Die die Quellung der Zellkerne bewirkende hypotonische Behandlung wird entweder erreicht, indem die Ringerlösung durch eine 0.4%ige Trinatriumcitratlösung ersetzt oder indem sie mit destilliertem Wasser auf das doppelte Volumen verdünnt wird. Nach 20 Minuten Hypotonie

wird 10 Minuten bei 600U/Min zentrifugiert bevor die hypotonische Lösung vorsichtig abgesaugt und durch 70µl Fixativ (Methanol/Eisessig 3:1) ersetzt wird.

Fixiert wird über Nacht im Kühlschrank, wobei die Präparate in diesem Stadium durchaus auch mehrere Tage bis ca. 2 Wochen aufbewahrt werden können.

Zur weiteren Verarbeitung wird das Fixativ nach erneuter Zentrifugierung (s.o.) durch 50µl 60%ige Essigsäure ersetzt, die zur Mazerierung des Gewebes und zur Suspendierung der Zellen dient. Die Suspension wird nach mehrmaligem Aufsaugen und wieder Ausdrücken mit Hilfe einer Pasteurpipette auf einen auf 60C erwärmten Objektträger aufgebracht, der durch mehrtägiges Aufbewahren in einem Äther/Methanol-Gemisch (1:1) entfettet worden war. Nach wenigen Sekunden Wartezeit wird die Suspension langsam wieder aufgesaugt.

Dies wird mehrere Male wiederholt, bevor der Rest der Suspension verworfen werden kann. Auf einem Objektträger kann so das Material der Hoden von zwei Individuen getrennt aufgebracht werden. Nachdem alle Essigsäurereste verdunstet sind, läßt man die Objektträger erkalten und lagert sie 24 bis 48 Stunden bei Zimmertemperatur.

Färbung

Zur Färbung wird eine 5%ige Lösung von Giemsa in einem Hydrogenphosphat/Dihydrogenphosphat-Puffersystem nach SOERENSEN (pH 6,8) verwendet. Nach 20 Minuten ist die Färbung in der Regel beendet. Es kann aber bei Bedarf entsprechend nachgefärbt werden. Die Färbung mit essigsauerm Orcein erbringt ähnlich gute Resultate, wurde aber in der vorliegenden Arbeit nur versuchsweise durchgeführt.

Auswertung

Die Präparate wurden im Lichtmikroskop bei 400facher Vergrößerung unter Verwendung des Differential-Interferenz-Kontrast Verfahrens durchgemustert. Die photographische Dokumentation erfolgte bei 1000facher Vergrößerung im Phasenkontrast auf Agfa-Ortho-25 Film (2-4 Sekunden Belichtungszeit).

Negative geeigneter Stadien wurden auf Papier projiziert, die Umrisse der Chromosomen nachgezeichnet und dann mit Hilfe eines Millimeterpapierstreifens vermessen. Dabei wurde die Länge des kurzen (p) und des langen Armes (q) bestimmt und die Länge der einzelnen Chromosomen (L), der Armindex (I), die relative Genomlänge (G), sowie die relativen Armlängen (%p und %q) und die relative Chromosomenlänge (%L) nach folgenden Formeln berechnet:

$$\begin{aligned}L_i &= p_i + q_i & \%L_i &= 100 * L_i/G \\I_i &= p_i/q_i & \%p_i &= 100 * p_i/G \\G &= \sum C_i & \%q_i &= 100 * q_i/G\end{aligned}$$

Durch Vermessung eines mitfotografierten und mitprojizierten Maßstabes von 10 μm Länge konnte auch die absolute Genomlänge (A) bestimmt werden:

$$A = 10 * G / \text{relative Länge des Maßstabes}$$

Die Darstellung der Chromosomensätze aus mehreren Metaphasen in der Form von Karyogrammen (PATAU 1960) ermöglichte anschließend eine qualitative und teilweise auch quantitative Ansprache einzelner Chromosomen oder Chromosomengruppen im Normalkaryotyp und die Feststellung von Abweichungen in Präparaten von Tieren mit Chromosomenaberrationen. Dieses Verfahren konnte für eine Translokationslinie durchgeführt werden.

Die Klassifizierung der Chromosomen nach ihrem Armindex als metazentrisch, submetazentrisch, subtelozentrisch und telozentrisch folgte den von LEVAN et al. (1964) vorgeschlagenen Kriterien.

8.2 Ergebnisse

Bei der Auswertung der Präparate konnten Zellkerne aus fast allen Stadien der Spermatogenese identifiziert werden. Diese sind in den Photos der Abbildung 8.1 dargestellt.

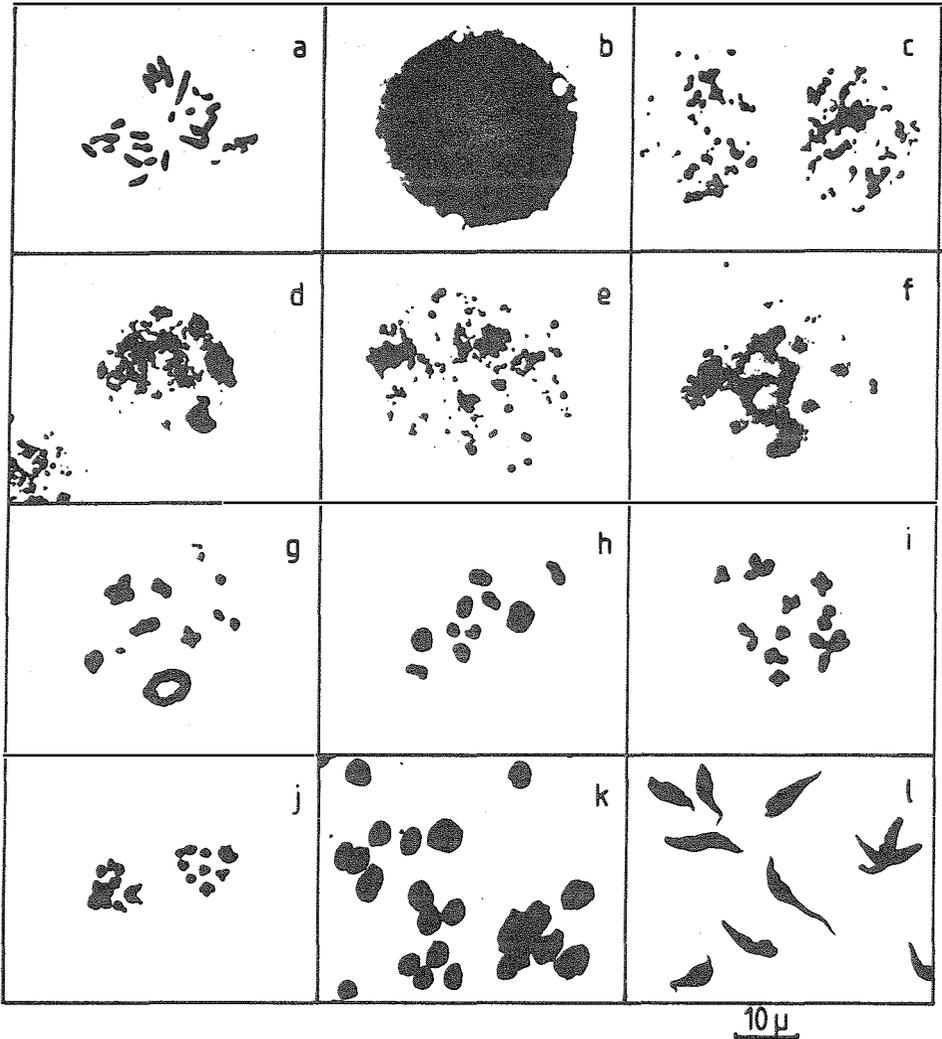


Abb. 8.1: Spermatogenese von *P. chalcographus*

Fig. 8.1: Spermatogenesis of *P. chalcographus*

a: Spermatogonienmetaphase	d: Zygotän	g: Diakinese	j: Telophase
b: Spermatogonienkern	e: Pachytän	h: Metaphase	k: Spermatidenkerne
c: Leptotän	f: Diplotän	i: Metaphase II	l: Spermatisden

8.2.1 Karyotyp von Normaltieren

Für die Vermessung der Chromosomen wurden nur Metaphase-II-Stadien herangezogen, da in diesen die Chromosomen relativ wenig kontrahiert (vgl. Metaphase I) und morphologisch am deutlichsten gegliedert sind.

Neben den relativen Armlängen $\%p$ und $\%q$ läßt sich in den folgenden Karyogrammen auch die relative Gesamtlänge der Chromosomen, $\%L$, auf der schrägen Achse ablesen. Diese Achse gibt gleichzeitig das größtmögliche Armverhältnis von 1,0 an. Die anderen schrägen Linien entsprechen mit 0,14, 0,33 und 0,59 den Armlängenverhältnissen, die LEVAN et al. (1964) als Grenzen zwischen den Chromosomenklassen herangezogen haben.

Die Positionen der Chromosomen wurden in der Reihenfolge ihrer Größe in der jeweiligen Metaphase abwechselnd mit runden und eckigen Symbolen eingezeichnet, wobei die Zahlen innerhalb der Symbole die Nummer der Metaphase in der entsprechenden Tabelle im Anhang angeben. Da die Chromosomen 4, 5 und 6 nicht voneinander zu unterscheiden sind, wurden sie nur mit verschiedenen Symbolen (Quadrat, Kreis, Dreieck) jedoch ohne Nummer dargestellt.

Die Abbildungen 8.2 und 8.3 ermöglichen einen Vergleich der Karyogramme von Metaphasen mit X- bzw. Y-Chromosom (siehe auch Abbildung 8.4). Die beiden größten Chromosomen (Nr. 1 und 2) sind metazentrisch und liegen deutlich isoliert. Sie lassen sich daher eindeutig identifizieren.

Es folgt eine Gruppe von vier meta- bis submetazentrischen Chromosomen, von denen sich in vielen Fällen eines wegen seiner Größe und der fast genau metazentrischen Zentromerlage abhebt. Das X-Chromosom gehört ebenfalls in diese Gruppe und ist etwa so groß wie das eben angesprochene Chromosom Nr. 3; hat aber mit 0,57 ein kleineres Armverhältnis. Dies folgt daraus, daß sich in Abbildung 8.3 in dem der Abbildung 8.2 entsprechenden Bereich keine Chromosomen finden. Die folgenden Chromosomen 4, 5 und 6 sind durch Vermessung nicht zu unterscheiden, da die Unterschiede zwischen ihnen kleiner als der Meßfehler sind.

Von den drei subtelozentrischen Chromosomen lassen sich die beiden größten nicht immer eindeutig voneinander trennen, während das kleinste wiederum leicht zu identifizieren ist.

Das kleinste Chromosom des ganzen Genoms und gleichzeitig das einzige, dessen Zentromerlage nicht bestimmt werden konnte, ist das Y-Chromosom. Seine Position ist daher auch nur auf der Ordinate eingezeichnet. In wenigen Fällen war jedoch eine leichte Einschnürung in der Mitte des Chromosoms zu erkennen, was darauf hindeuten könnte, daß dieses Chromosom ebenfalls metazentrisch ist, wie von SCHERB (1964) postuliert wurde.

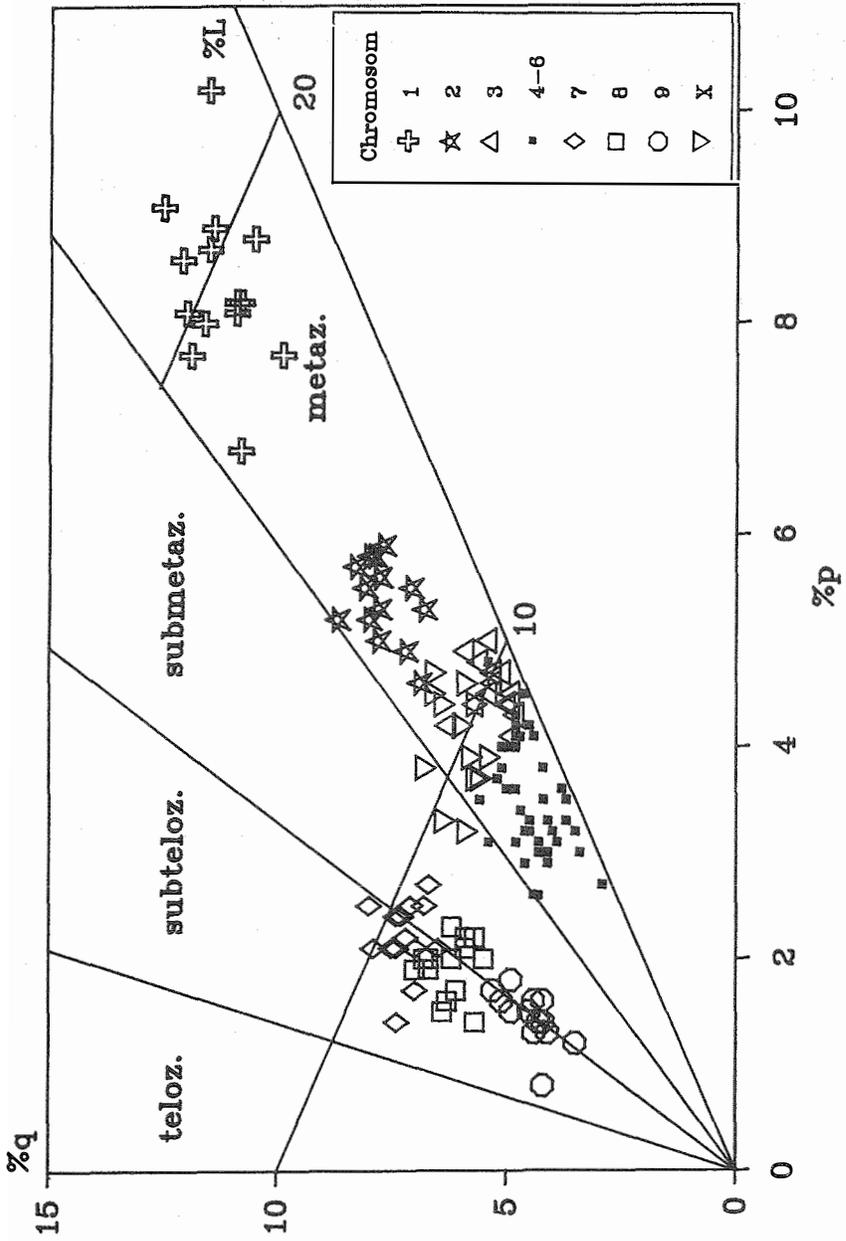


Abb. 8.2: Karyogramm von Normaltieren: 14 Metaphasen mit X-Chromosom (vgl. Tabelle 14.5)
Fig. 8.2: Karyogram of normal individuals: 14 metaphases with X-chromosomes (see Table 14.5)

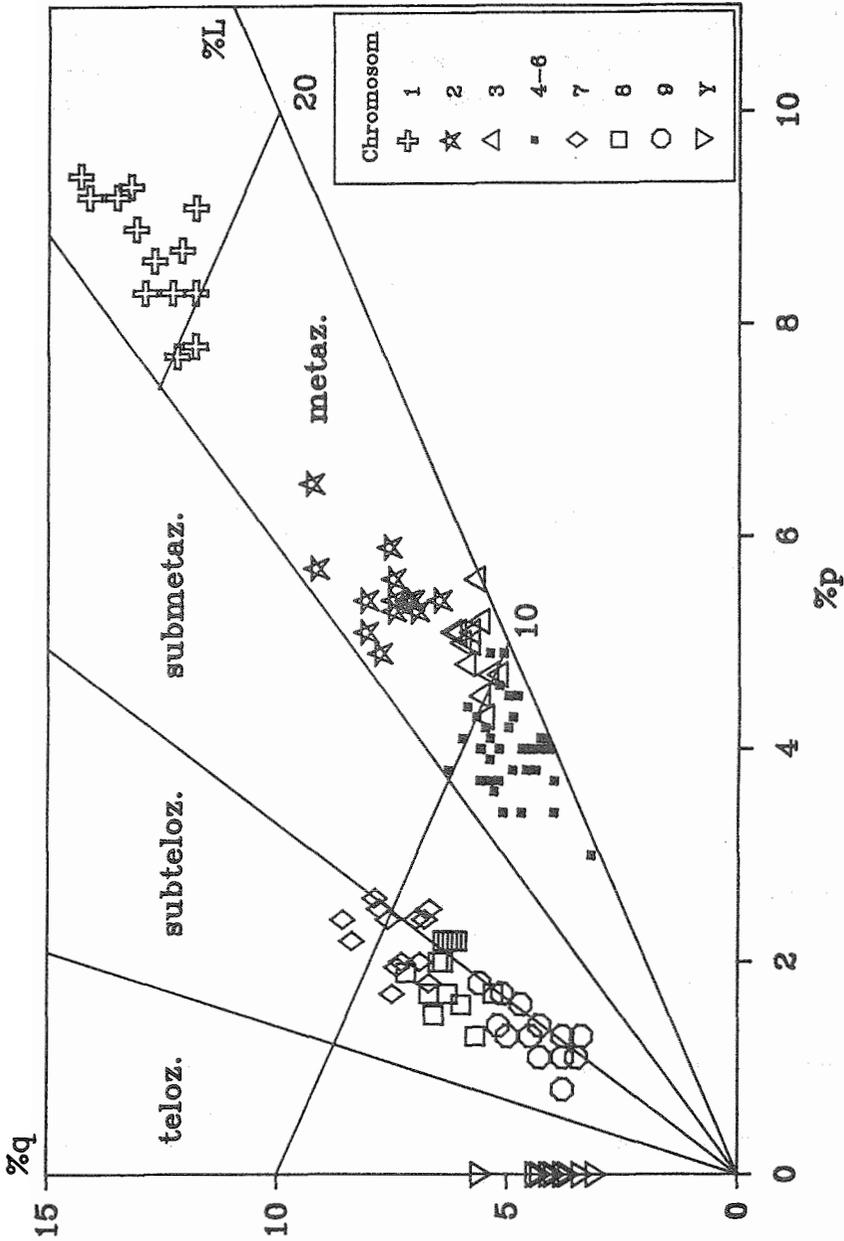


Abb. 8.3: Karyogramm von Normaltieren: 13 Metaphasen mit Y-Chromosom (vgl. Tabelle 14.4)

Fig. 8.3: Karyogram of normal individuals: 13 metaphases with Y-chromosomes (see Table 14.4)

Abbildung 8.4 zeigt nochmals die Positionen der Chromosomen im %p-%q-Diagramm. In die Berechnungen gingen dabei die Werte der Chromosomen aller 27 in den Abbildungen 8.2 und 8.3 dargestellten Metaphasen ein (siehe auch Tabelle 5 und 6 im Anhang). Ausgehend vom Gesamtmittelwert für %p und %q für das betreffende Chromosom sind die Flächen eingezeichnet, die durch die doppelten Standardabweichungen von %p, %q, %L und p/q begrenzt werden. Innerhalb einer solchen Fläche sollten daher etwa 77% der jeweiligen Chromosomen liegen.

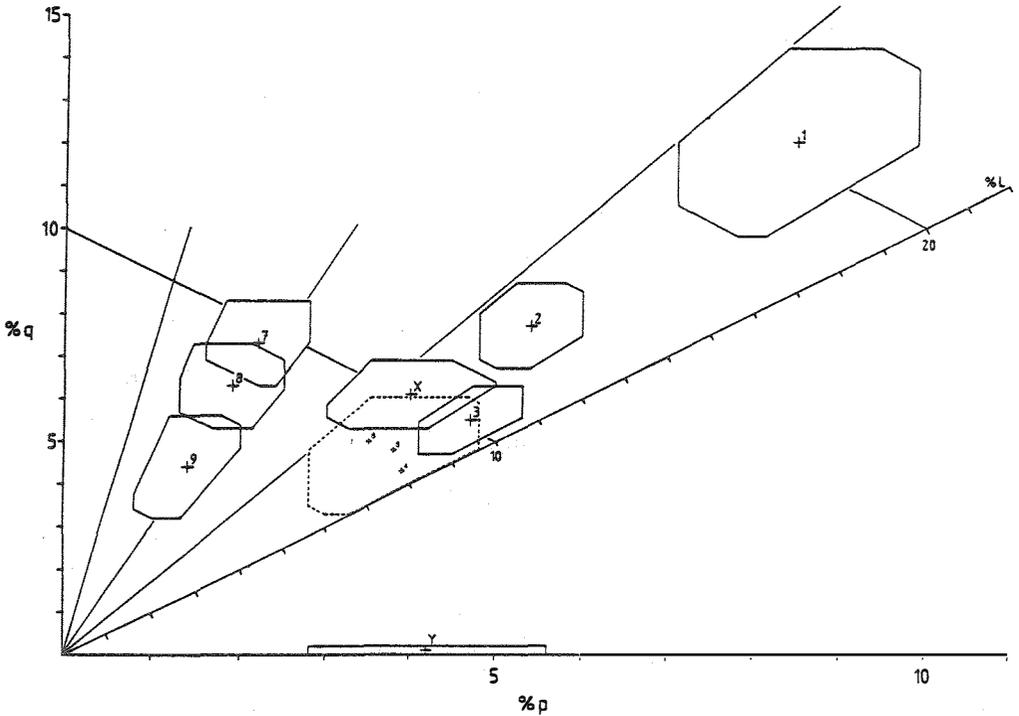


Abb. 8.4: Lage der Chromosomen im Karyogramm

Fig. 8.4: Position of chromosomes in the karyogram
(areas are constructed by graphing double standard deviations for %q, %p, p/q, and %L for the values of Fig. 8.2 and 8.3)

Die Werte für die drei nicht weiter unterscheidbaren kleinen metazentrischen Chromosomen wurden in der gestrichelt umrahmten Fläche zusammengefaßt. Die drei Kreuze markieren die hypothetischen Positionen dieser Chromosomen, wenn man sie innerhalb der jeweiligen Metaphase nach ihrem Zentromerindex ordnet.

8.2.2 Untersuchungen an Tieren aus den Translokationslinien

Da Heterozygotie für eine Translokation in der Prophase I zur Bildung eines Quadrivalentes aus den betroffenen beiden Bivalenten führt, verringert sich die Zahl der Chromosomenaggregate von zehn (9 Bivalente + Xyp) auf neun (7 Bivalente + 1 Quadrivalent + Xyp). Außerdem kann man in Diakinese und Metaphase I typische Kreuzkonfigurationen der Quadrivalente erkennen.

Die Abbildung 8.5 zeigt Bilder entsprechender Stadien aus drei der vier in Dauerzucht gehaltenen Linien. Eine eindeutige Identifizierung der an der Translokation beteiligten Chromosomen ist jedoch wegen ihrer starken Kondensation in dieser Phase der Meiose nicht möglich.

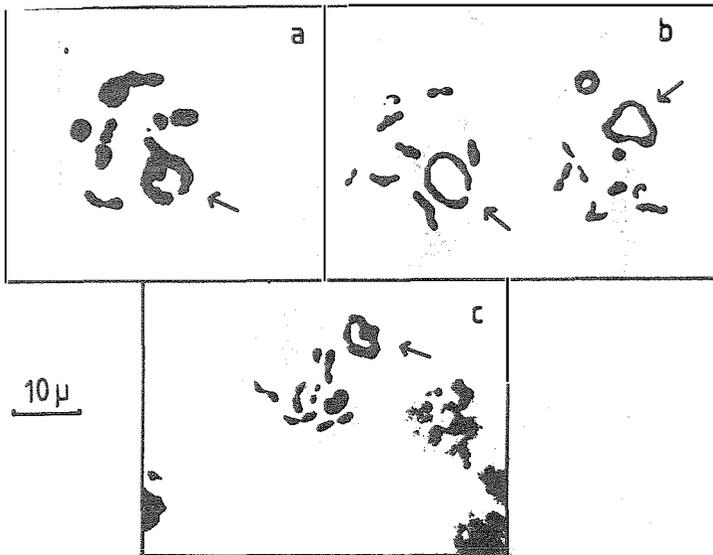


Abb. 8.5: Quadrivalentbildung (Pfeile) in der Prophase I
a) Linie 2 b) Linie 3 c) Linie 26

Fig. 8.5: Formation of Quadrivalents (arrows) in prophase I
a) Line 2 b) Line 3 c) Line 26

Eine ausreichende Anzahl von Metaphase-II-Stadien konnte nur bei Präparaten von Tieren der Linie 15 ausgewertet werden. Diese stammten allerdings aus einer Vorversuchsserie, in der noch die Hoden mehrerer Männchen gepoolt worden waren, um eine größere Materialmenge zur Verfügung zu haben. Dadurch lassen sich die Metaphasen nicht mehr bestimmten Männchen zuordnen.

Bei den in den Abbildungen 8.6 und 8.7 dargestellten 14 Metaphasen lassen sich nur bei einer, nämlich Y6, Abweichungen in der Lage der Chromosomen feststellen, wie man durch Vergleich mit den Positionen der Chromosomen des Normalkaryotyps in der Abbildung 8.4

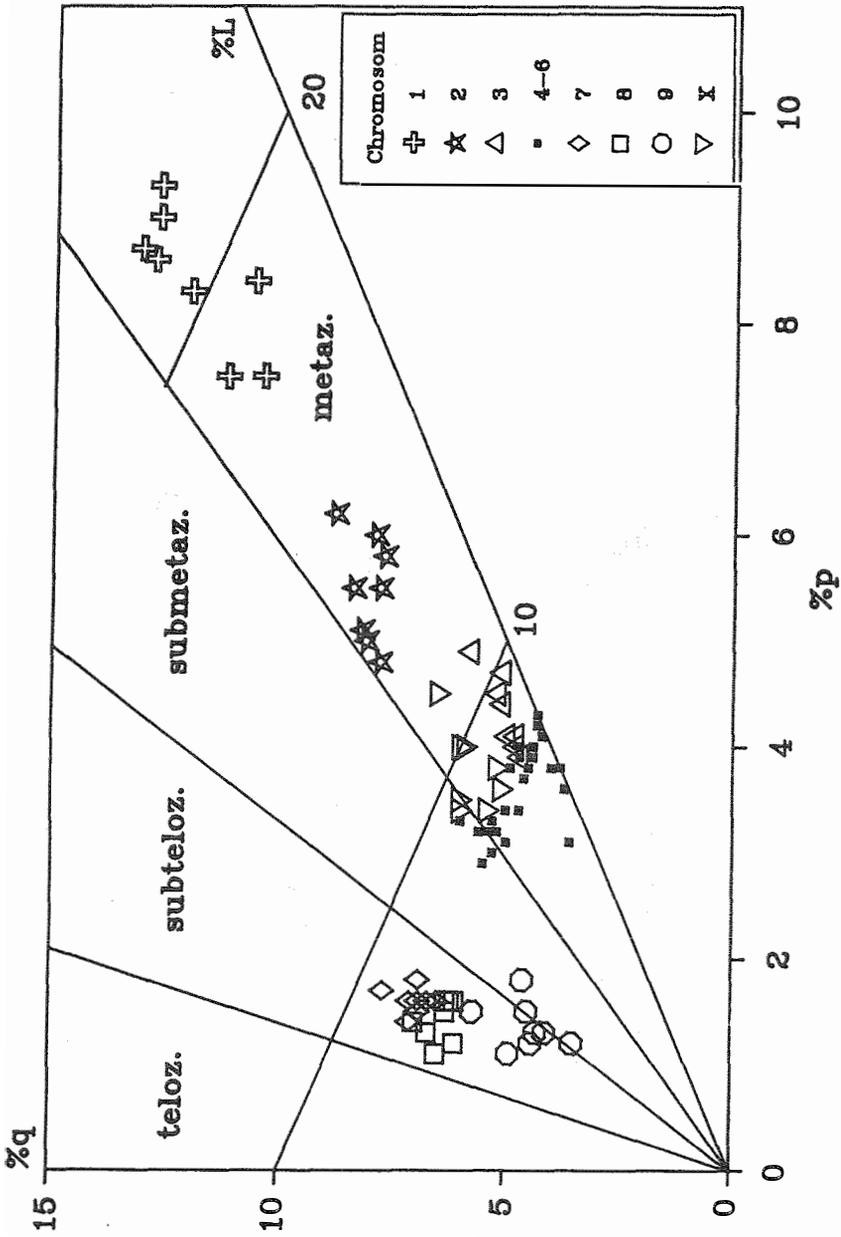


Abb. 8.6: Karyogramm von Tieren der Linie 15: Metaphasen mit X-Chromosom (vgl. Tabelle 14.7)

Fig. 8.6: Karyogram of individuals of Line 15: metaphases with X-chromosome (see Table 14.7)

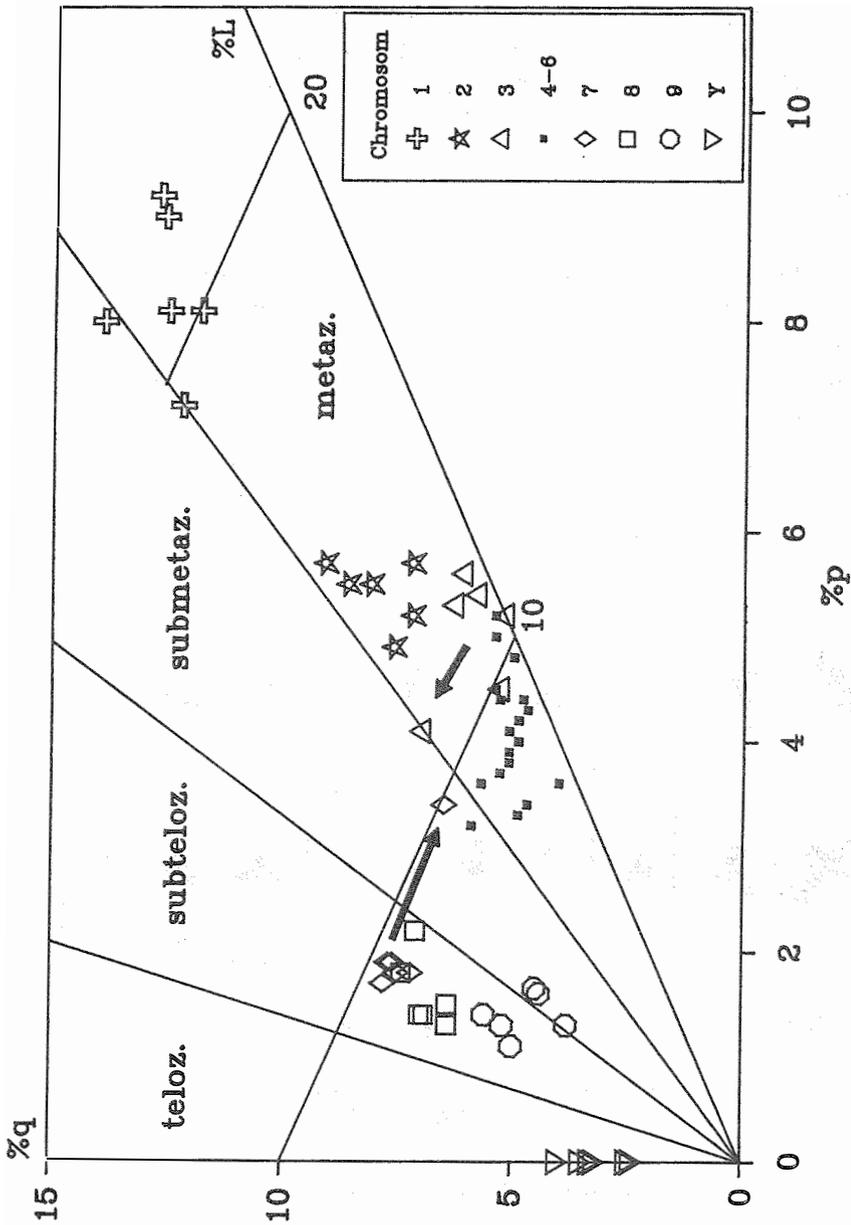


Abb. 8.7: Karyogramm von Tieren der Translokationslinie 15: Tiere mit Y-Chromosom (vgl. Tab. 14.6; Pfeile zeigen auf "verschobene" Chromosomen)

Fig. 8.7: Karyogram of individuals of Line 15: metaphases with Y-chromosome (see Table 14.6; arrows indicate "shifted" chromosomes)

feststellen kann (vgl. auch die Tabellen 6 und 7 im Anhang). Die Chromosomen, die in dem Bereich liegen, in dem normalerweise keine Chromosomen zu erwarten sind, stammen einerseits aus der Gruppe der subtelozentrischen, andererseits aus der Gruppe der metazentrischen Chromosomen. Dies läßt sich als Anhaltspunkt für das Vorliegen einer Chromosomenaberration deuten.

8.3 Diskussion

Die Chromosomenzahlen amerikanischer Scolytiden - speziell der Gattung *Ips* - sind durch Arbeiten von SMITH (1950, 1953, 1960 und 1962), LANIER (1966, 1970a und 1970b) und LANIER & WOOD (1968) recht gut bekannt. Es wurden dabei in der Regel 15 Autosomenpaare und ein Geschlechtschromosomendimorphismus gefunden, der in der Meiose I zur Bildung eines fallschirmähnlichen Bivalentes (Xy_p) führt. Die Karyotypformel lautet also $15AA+Xy_p$. Der relativ große Unterschied in der Länge der Geschlechtschromosomen wird dabei durch die Formel Xy symbolisiert. Entsprechend wird die Bezeichnung XY bei Arten mit gleich großen und relativ langen Geschlechtschromosomen gewählt (SMITH 1960).

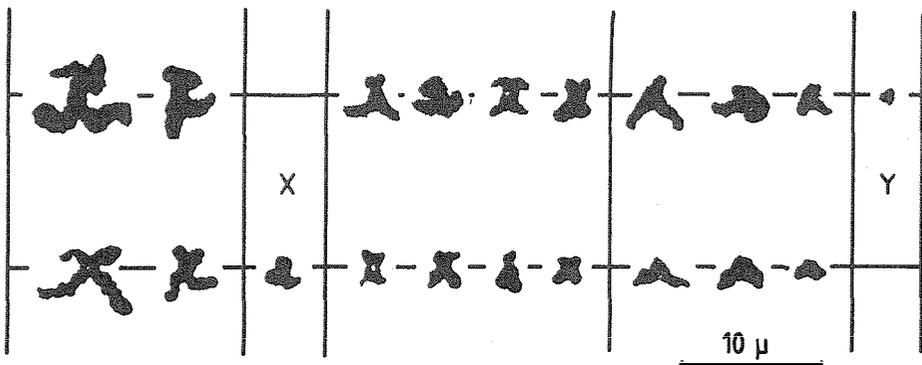


Abb. 8.8: Metaphase-II-Chromosomen von *P. chalcographus*
oben: mit Y-Chromosom; unten: mit X-Chromosom

Fig. 8.8: Chromosomes of *P. chalcographus* (Metaphase II)
above: set with Y-chromosome; below: set with X-chromosome

Morphologische Merkmale von Einzelchromosomen konnten jedoch erst angesprochen werden, nachdem es gelang Metaphase-II-Chromosomen darzustellen, da Chromosomen aus früheren Stadien der Meiose immer sehr stark kontrahiert sind (LANIER 1970a und 1970b).

Die Karyotypen europäischer Scolytiden wurden von VIRKKI (1960) und SCHERB (1964) untersucht und dabei in zwei Gruppen mit unterschiedlichen Chromosomenzahlen eingeteilt. VIRKKI fand Käfer mit 9 und 14 Autosomenpaaren, während SCHERB - zum Teil bei denselben Arten

- 8 bzw. 13 Autosomenpaare feststellte. Die Geschlechtschromosomen lagen durchwegs in der typischen Xy_p -Konfiguration vor.

Für *P. chalcographus* konnte VIRKKI neben der Chromosomenzahl von $9AA+Xy_p$ keine weiteren morphologischen Merkmale feststellen. SCHERB beschrieb den Karyotyp von *P. chalcographus* dagegen durch die Formel $8AA+Xy_p$ mit 3 akrozentrischen und 4 metazentrischen Autosomenpaaren. In einer neueren Arbeit bestimmte KLIPSTEIN (1983) diese Formel bei *P. chalcographus* zu $9AA+Xy_p$ mit einem akrozentrischen und 8 metazentrischen Autosomenpaaren.

In diese etwas verworrenen Verhältnisse wurde in der vorliegenden Arbeit dadurch Klarheit gebracht, daß Metaphase-II-Chromosomen dargestellt und ausgewertet werden konnten. Die Ergebnisse von VIRKKI und KLIPSTEIN wurden in Bezug auf die Chromosomenformel von $9AA+Xy_p$, die von SCHERB in Bezug auf das Vorhandensein von 3 akrozentrischen - bzw. subtelozentrischen - Autosomenpaaren bestätigt.

Die Vermessung der morphologisch relativ gut differenzierten Metaphase-II-Chromosomen ist auch eine Voraussetzung für den Nachweis von Veränderungen an einzelnen Chromosomen, wie sie bei Translokationen auftreten.

Eine solche Abweichung konnte in einem Fall, allerdings nur in einer von 14 Metaphasen, gefunden werden. In einem Translokationsmännchen sollte aber der Prozentsatz an aberranten Metaphasen wesentlich höher, nämlich bei 50% liegen. In diesem speziellen Fall könnte die große Abweichung von der Erwartung dadurch erklärt werden, daß dieses Präparat aus einer Phase stammt, in der noch die Hoden mehrerer Männchen gepoolt worden waren, um die Ausbeute an Meiosestadien zu erhöhen. Da sich der Anteil an normalen Metaphasen durch die gemeinsame Aufarbeitung von mehreren Männchen stark erhöhen kann - falls nämlich zufälligerweise hauptsächlich normale Männchen verarbeitet wurden - wurde in der Folge von diesem Vorgehen Abstand genommen. Weitere Präparate von Männchen dieser Linie nach der Vervollkommnung der Methodik konnten nicht angefertigt werden, weil ihre Zucht nach der F4 beendet worden war.

Die geometrische Auswertung des Karyogramms der aberranten Metaphase in Abbildung 8.7 durch Vergleich mit der Lage der entsprechenden Chromosomen im Normalkaryotyp ergibt, daß am kurzen Arm des Chromosoms 3 ein Stück der relativen Länge 2,5% fehlt, während der kurze Arm des Chromosoms 7 um etwa denselben Betrag länger geworden ist. Da sich diese Aussage auf Daten aus nur einer einzigen Metaphase stützt, ist sie jedoch nur als grobe Schätzung zu betrachten. Auf der anderen Seite zeigt dieses Beispiel, daß schon relativ geringe Veränderungen in der Länge einzelner Chromosomenarme zu deutlichen Positionverschiebungen des betroffenen Chromosoms im Karyogramm führen können. Diese Methode erscheint also durchaus geeignet, solche Veränderungen aufzuspüren und quantitativ zu erfassen.

9. SIMULATION DER FREILASSUNG VON TRANSLOKATIONSTIEREN

Berechnungen der zahlenmäßigen Entwicklung von Populationen unter dem Einfluß verschiedenster Kontrollmaßnahmen können dazu dienen, Einsatzmöglichkeiten und Erfolgsaussichten derselben abzuschätzen. Im Bereich von genetischen Bekämpfungsmaßnahmen gilt es vor allem günstige Freilassungsmodalitäten zu finden und diese auch im Hinblick auf den Zeitpunkt des Einsatzes zu optimieren. So unternahm z.B. KNIPLING et al. 1976 den Versuch verschiedene Methoden aus dem Bereich der genetischen Kontrolle von Insektenpopulationen miteinander zu vergleichen. An ihr Modell lehnt sich auch das in dieser Arbeit verwendete an.

9.1 Methodik

9.1.1 Aufbau des Modelles

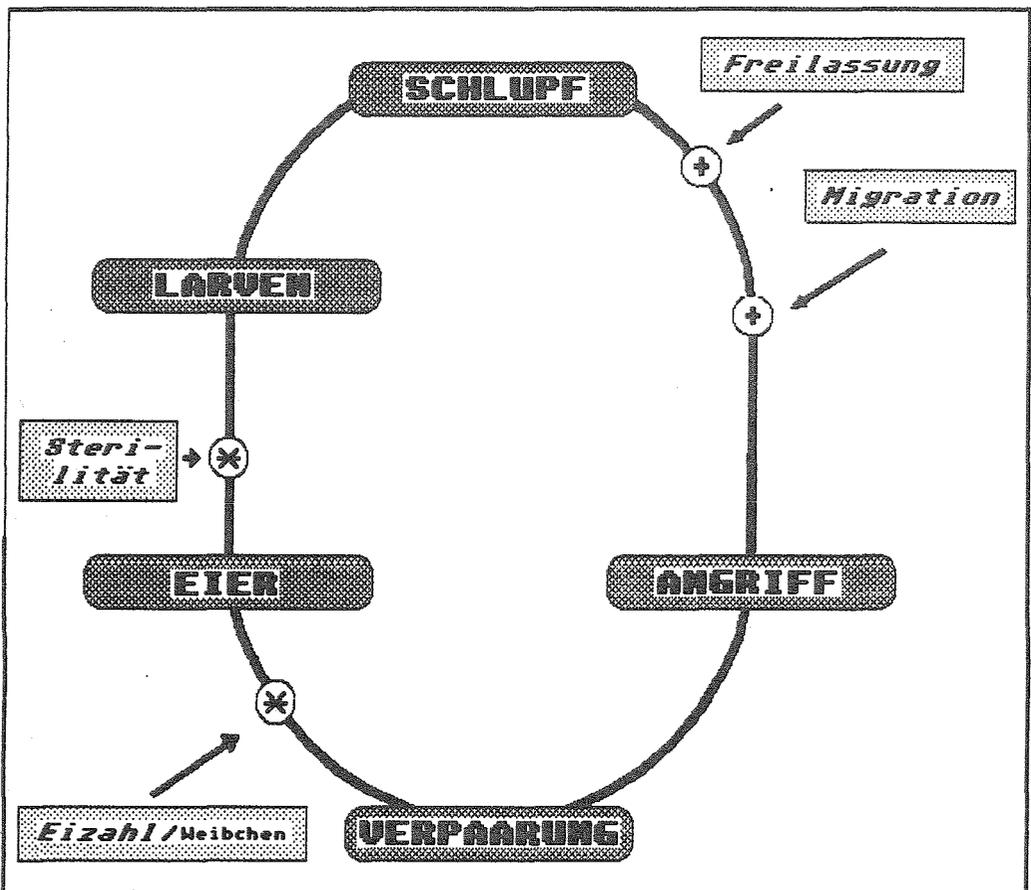


Abb. 9.1: Entwicklungsstadien und Einflußgrößen im Populationsmodell

Fig. 9.1: Stages and parameters in the population model

In Abbildung 9.1 ist der Aufbau des Modelles graphisch dargestellt. Die dunkel schraffierten Flächen stellen Stadien im Verlauf eines Generationszyklus dar, die nacheinander berechnet werden, wobei die durch hell schraffierte Flächen symbolisierten Parameter modifizierend einwirken.

Die Verfolgung des Vererbungsmodus von translozierten Chromosomen gestaltet sich dadurch relativ einfach, daß man eine Translokation als ein dominantes Allel ansehen kann, dessen Vererbung den genetischen Gesetzen folgt. Entsprechend werden normale, translokationsheterozygote und translokationshomozygote Tiere als ++, T+ bzw. TT betrachtet und die Berechnungen für diese Klassen getrennt vorgenommen. Da die Simulation auch für geschlechtsgekoppelte Translokationen möglich sein sollte, mußten die Berechnungen auch noch getrennt für beide Geschlechter durchgeführt werden, sodaß sich also für jedes Stadium 6 verschiedene Klassen ergaben.

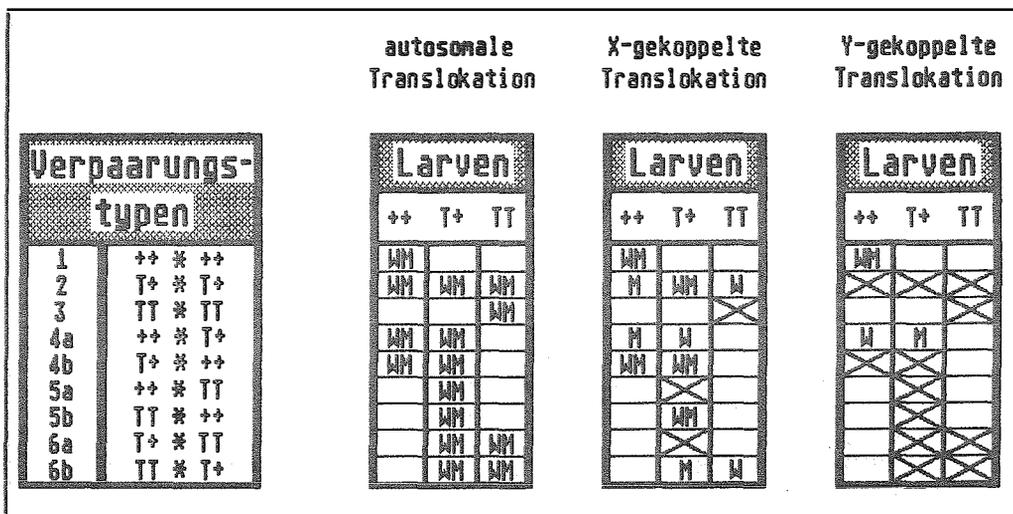


Abb. 9.2: Genotypen- und Geschlechterverteilung bei verschiedenen Translokationstypen
 Fig. 9.2: Distribution of genotypes and sex in the offspring of different types of translocation (autosomal, X-linked, Y-linked)

Durch Kombination der jeweils drei Genotypen bei Männchen und Weibchen ergeben sich neun Verpaarungstypen, von denen allerdings nur bei autosomalen Translokationen auch alle auftreten. Bei X-gekoppelten Translokationen entfallen die Paarungstypen mit homozygoten Männchen (3, 5a und 6a), da Männchen nie zwei X-Chromosomen haben können. Bei Y-gekoppelten Translokationen existieren keine translokationsheterozygoten Weibchen und überhaupt keine homozygoten Tiere, sodaß nur die Verpaarungstypen 1 und 4a übrig bleiben.

Diese Verhältnisse gehen auch aus Abbildung 9.2 hervor, in der zusätzlich noch die Verteilung der Geschlechter auf die Genotypenklassen in Abhängigkeit vom Translokationstyp dargestellt

ist. Den Weg der Berechnungen mit der Aufspaltung in die drei Genotypenklassen und der Berücksichtigung der Sterilität translokationsheterozygoter Tiere zeigt Abbildung 9.3.

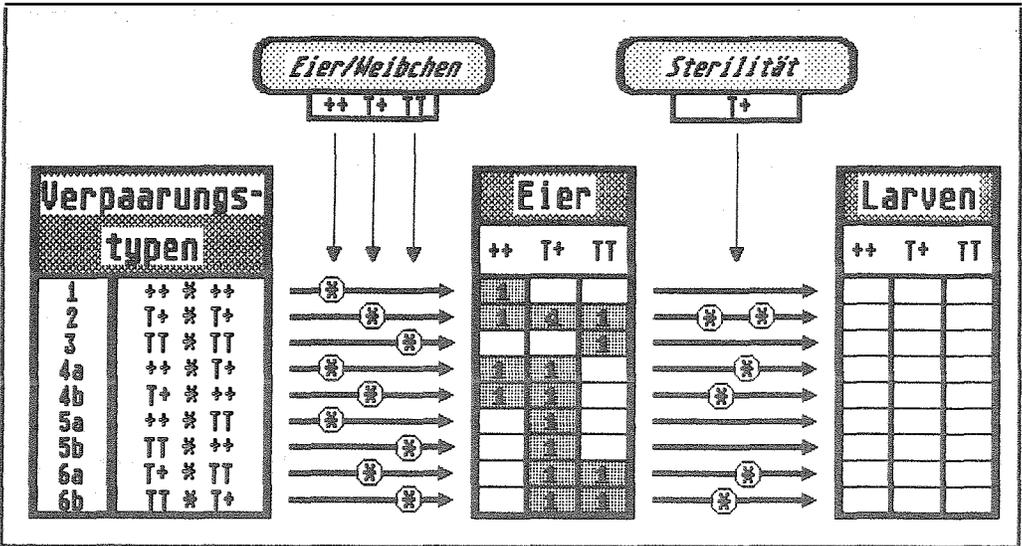


Abb. 9.3: Berechnung von Anzahl und Verteilung der Genotypen für das Stadium "Larven"

Fig. 9.3: Mode of calculation of number and distribution of genotypes at stage "larvae"

9.1.2 Randbedingungen

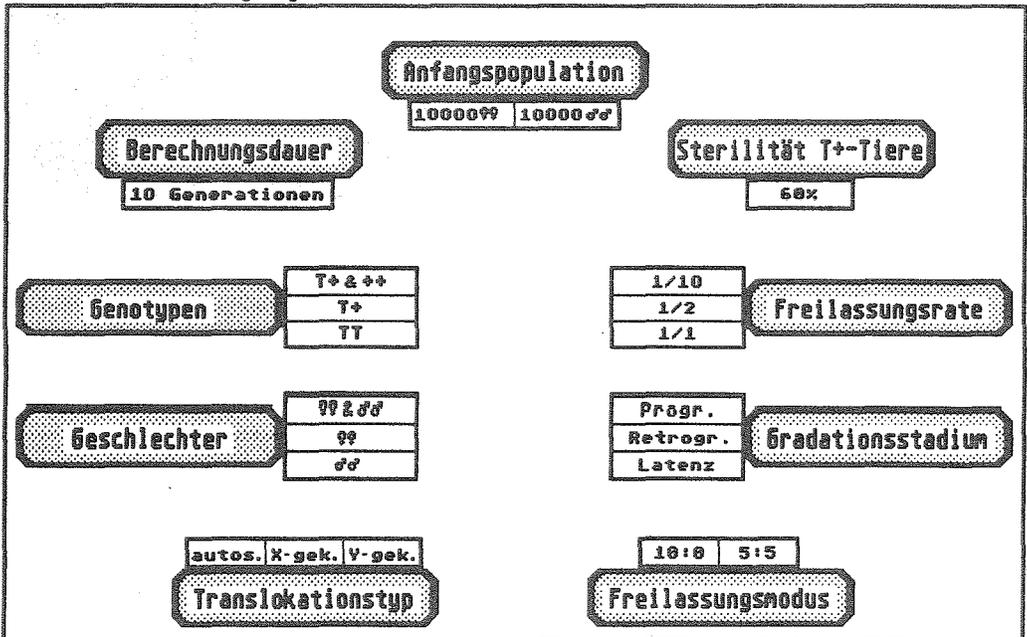


Abb. 9.4: Randbedingungen und Variation der verschiedenen Parameter

Fig. 9.4: Conditions and variation of parameters

Abbildung 9.4 stellt alle Einflußgrößen dar, die im Verlaufe der Berechnungen berücksichtigt wurden und die jetzt kurz erläutert werden sollen. Alle Simulationen wurden mit 10000 Männchen und 10000 Weibchen begonnen und für einen Zeitraum von 10 Generationen durchgeführt. Als erbliche Eimortalität bei translokationsheterozygoten Tieren wurde ein Wert von 60% angenommen. Dieses Ausmaß an Sterilität entspricht ungefähr dem Wert, der auch bei den bei *P. chalcographus* isolierten Translokationslinien beobachtet worden war.

Um die Effektivität der Freilassung von Translokationen während verschiedener Stadien des Massenwechsels untersuchen zu können, wurden diese durch die Wahl der entsprechenden Vermehrungsfaktoren und damit der effektiven Eizahlen/♀♀ gemäß folgender Aufstellung simuliert.

Tab. 9.1: Simulation verschiedener Gradationsstadien

Table 9.1: Simulation of types of gradation

<u>Gradationsstadium</u>	<u>Vermehrungsfaktor</u>	<u>Eier/♀♀</u>
Progradation	2	4
Retrogradation	0.5	1
Latenz	1	2

Die Freilassungsrate der Labortiere orientierte sich an der Anfangspopulation und blieb dann während einer Simulation konstant. Die Populationsentwicklung wurde dabei für Freilassungsraten von 1/10, 1/2 und 1/1 der Ausgangspopulation berechnet.

Weiterhin wurden bei der Berechnung die Parameter der freigelassenen Population folgendermaßen variiert:

- die Genotypenzusammensetzung
 - T+ und ++
 - ausschließlich T+
 - ausschließlich TT
- die Geschlechterzusammensetzung
 - ♀♀ und ♂♂
 - ausschließlich ♀♀
 - ausschließlich ♂♂

Hinsichtlich der Dauer der Freilassung wurden zwei Varianten vorgesehen:

- 10 Generationen Freilassung
- 5 Generationen Freilassung, 5 Generationen ungestörte Entwicklung der Restpopulation.

Wie schon erwähnt, mußte außerdem der Translokationstyp (autosomal, X-gekoppelt oder Y-gekoppelt) berücksichtigt werden. Allerdings wurden die Berechnungen vornehmlich für autosomale Translokationen vorgenommen, weil bei *P. chalcographus* bisher nur diese isoliert werden konnten.

9.1.3 Berechnung und Darstellung der Ergebnisse

Die Berechnungen wurden auf einem Personalcomputer mit Hilfe eines Tabellenkalkulationsprogrammes durchgeführt. Die Ergebnisse wurden einerseits als Entwicklung der Populationsgröße, andererseits als Entwicklung entweder des Anteils an translozierten Chromosomen am Gesamtbestand der Population oder der Genotypfrequenzen über alle Generationen dargestellt, wobei immer die Populationsgröße bzw. -zusammensetzung zum Zeitpunkt des Schlüpfens jeder Generation herangezogen wurden.

9.2 Ergebnisse

9.2.1 Populationsentwicklung unter dem Einfluß ständiger Freilassungen

Als Ausgangspunkt für die Planung weiterer Simulationen wurden zunächst Berechnungen für alle Kombinationen der folgenden Randbedingungen durchgeführt:

Translokationstyp:	autosomal
Freilassungsdauer:	10 Generationen
Gradationsstadium:	Progradation Retrogradation Latenz
Freilassungsraten:	1/10 1/2 1/1 } der Ausgangspopulation
Genotypen:	T+ und ++ nur T+ nur TT
Geschlechter:	♀♀ und ♂♂ nur ♀♀ nur ♂♂

Wegen der grundsätzlichen Unterschiede in der Vermehrungsrate der Population in den drei Gradationsstadien wird die Besprechung der Ergebnisse sich an dieser vorgegebenen Gliederung orientieren.

9.2.1.1 Progradation (Abbildung 9.5a und b)

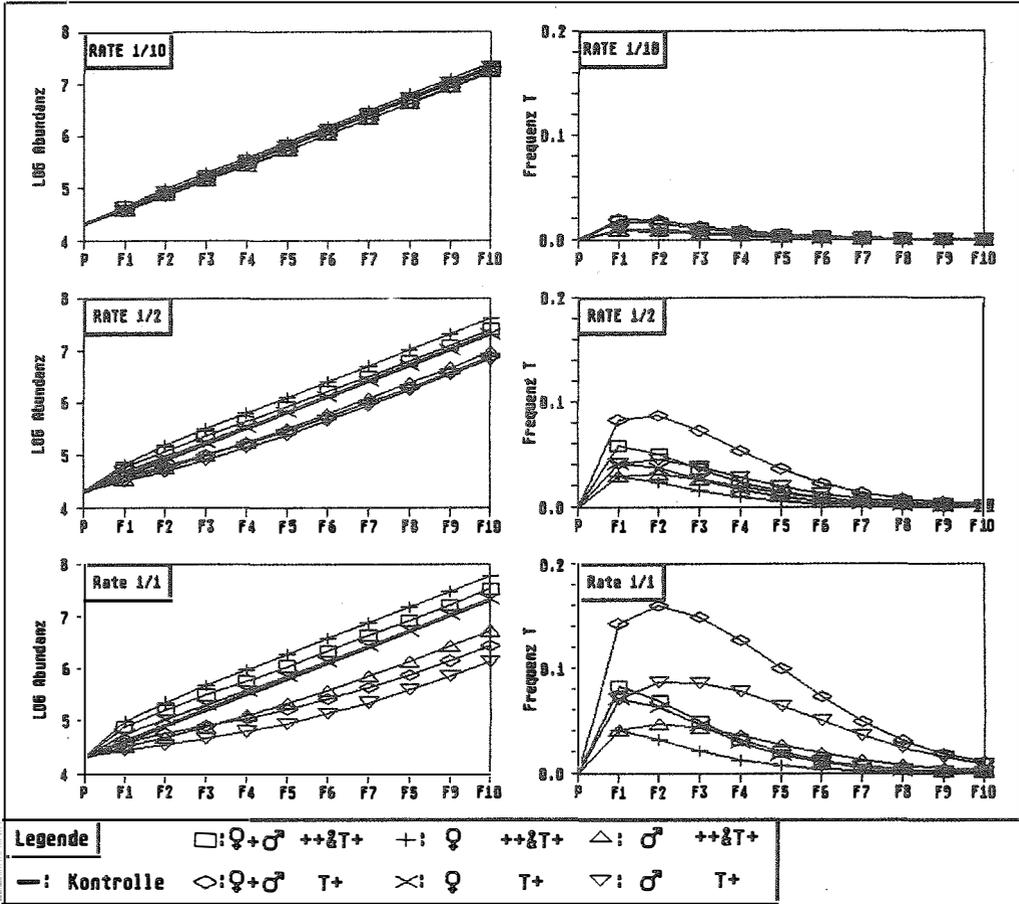


Abb. 9.5a: Progradation: Populationsentwicklung und -zusammensetzung bei Freilassung translokationsheterozygoter Tiere
 Fig. 9.5a: Progradation: Development and composition of the population during release of translocation-heterozygous individuals

Bei der geringsten Freilassungsrate konnte mit keiner der verschiedenen Geschlechts- und Genotypenzusammensetzungen ein nennenswerter Effekt erzielt werden.

Die Freilassungsraten 1/2 und 1/1 ergaben in den Varianten mit beiden Genotypen (T+ und ++) und gleichzeitiger Freilassung von Weibchen (entweder in Kombination mit Männchen oder allein) immer eine zusätzliche Verstärkung der Populationszunahme ohne eine Etablierung der Translokation in der Population. Eine Freilassung der Genotypen T+ oder TT mit denselben Geschlechterkombinationen hatte dagegen eine mehr oder weniger ausgeprägte Verzögerung der Populationsentwicklung zur Folge, die bei translokationshomozygoten Tieren in der Regel

am deutlichsten ausgeprägt war. Gleichzeitig gelang es nur mit diesen Tieren die normalen Chromosomen der Ausgangspopulation vollständig durch translozierte Chromosomen zu ersetzen.

Eine gewisse Ausnahme bildet die Kombination translokationshomozygote Weibchen und Männchen mit der Freilassungsrate 1/1; hier erfolgte der Austausch der beiden Chromosomentypen so rasch, daß die während der Übergangsphase entstehenden translokationsheterozygoten Tiere keinen starken Einfluß auf die Populationsentwicklung ausüben konnten, sodaß sich die Freilassung translokationsheterozygoter Tiere als überlegen erwies.

Eine Freilassung von Männchen allein hatte bei beiden höheren Freilassungsraten eine Verlangsamung der Populationszunahme zur Folge, deren Ausmaß direkt von der "Menge" der einge-

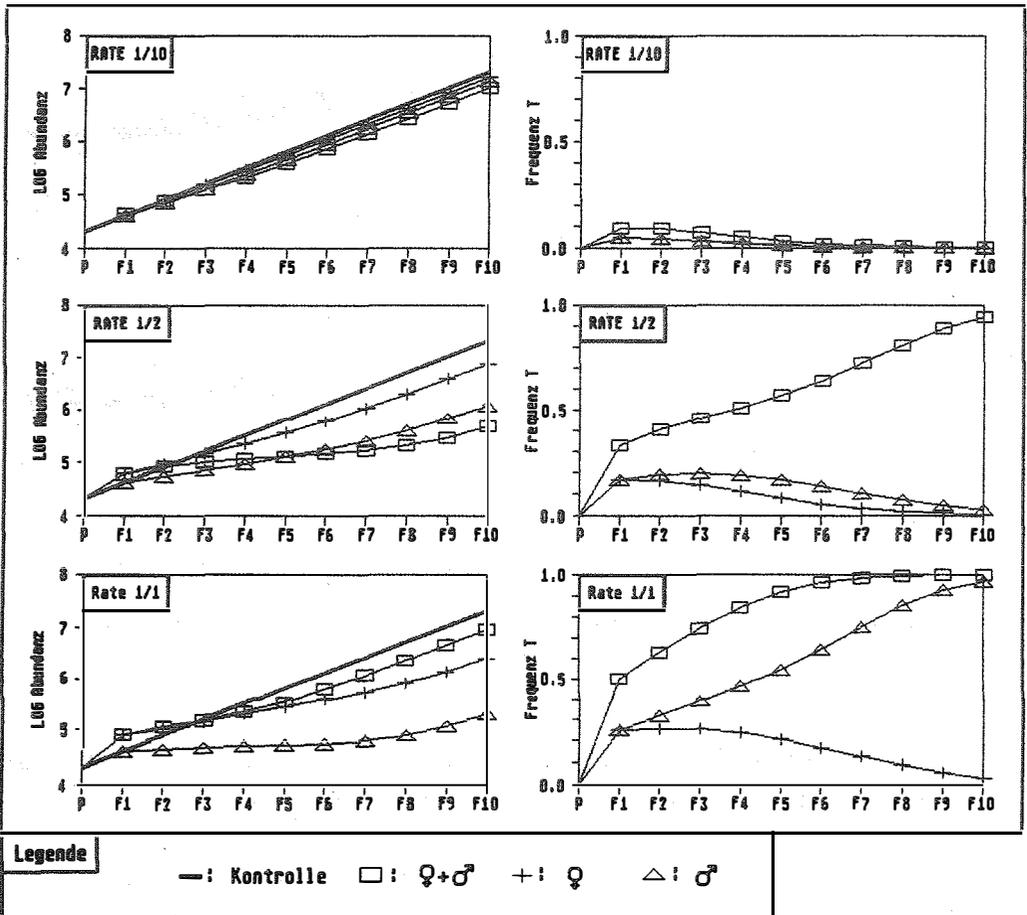


Abb. 9.5b: Progradation: Populationsentwicklung und -zusammensetzung bei Freilassung translokationshomozygoter Tiere

Fig. 9.5b: Progradation: Development and composition of the population during release of translocation-homozygous individuals

fürten translozierten Chromosomen abhing, also von der Variante "T+ und ++" über "T+" bis "TT" anstieg. Ein Ersatz der normalen Chromosomen gelang hier allerdings nur bei der höchsten relativen Freilassungsrate.

Diese Variante war gleichzeitig auch diejenige mit der stärksten Verlangsamung der Populationsentwicklung. Die Population vermehrte sich statt um das 1024-fache nur um das etwa 10-fache. Erwartungsgemäß gelang es durch die Freilassung von translokationstragenden Tieren nicht, ein Anwachsen der Population zu verhindern; dieses konnte höchstens verzögert werden.

9.2.1.2 Retrogradation (Abbildung 9.6a und b):

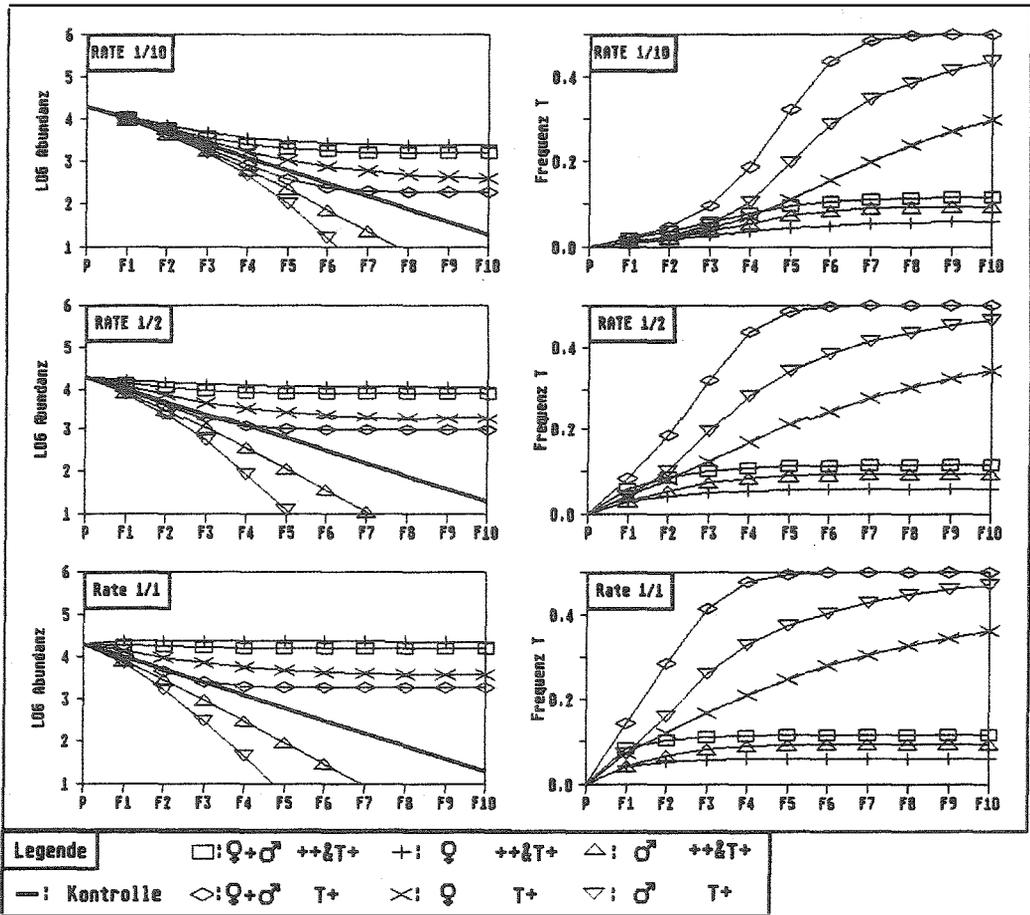


Abb. 9.6a: Retrogradation: Populationsentwicklung und -zusammensetzung bei Freilassung translokationsheterozygoter Tiere

Fig. 9.6a: Retrogradation: Development and composition of the population during release of translocation-heterozygous individuals.

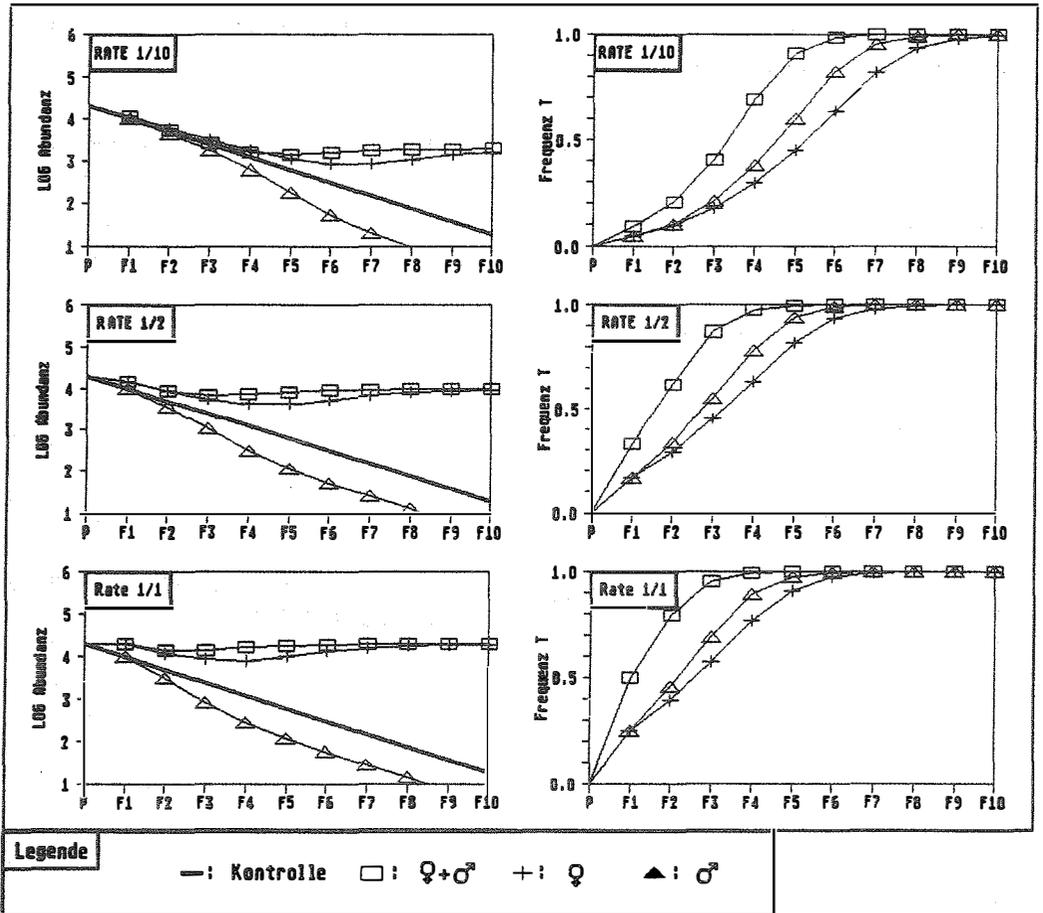


Abb. 9.6b: Retrogradation: Populationsentwicklung und -zusammensetzung bei Freilassung translokationshomozygoter Tiere in der Retrogradation

Fig. 9.6b: Retrogradation: Development and composition of the population during release of translocation-homozygous individuals.

In dieser Phase des Gradationszyklus zeigte sich wieder der Unterschied zwischen den Freilassungsmodi mit und denen ohne Weibchen. Die Modi "♀♀+♂♂" sowie "♀♀" zeigten zu Beginn eine Populationsentwicklung, die der "natürlichen" Abnahme der Population entsprach, die aber schon nach wenigen Generationen zu einer konstanten Populationsgröße führte. Das Niveau, auf dem sich die Population stabilisierte, entsprach dabei der jeweiligen Freilassungsrate.

Die Populationsentwicklung bei Freilassung translokationshomozygoter Tiere "TT" entsprach dabei am Anfang derjenigen des Freilassungstyps "T+", näherte sich dann aber mit zunehmendem Anteil an translozierten Chromosomen immer mehr derjenigen des Typs "T+ und ++".

Diese Entwicklung verlief bei den geringeren Freilassungsraten langsamer als bei den höheren, sodaß die daraus resultierende vorübergehende Populationsreduktion etwas stärker ausfiel.

In Bezug auf die Etablierung von Translokationschromosomen in der Population ergab sich ein vollständiger Ersatz der normalen Chromosomen nur bei Freilassung translokationshomozygoter Tiere (Unterschiedliche Skalierung der Ordinate!). Die Freilassung translokationsheterozygoter Tiere ergab maximal einen Prozentsatz von 50%, der beim Freilassungstyp " $\varphi\varphi + \sigma\sigma$ " je nach Freilassungsrate zwischen der F5 und der F8 erreicht wurde. Bei Freilassung beider Genotypen (" $T+$ und $++$ ") lag der bestenfalls zu erreichende Anteil an Translokationschromosomen schließlich nur noch bei 10%.

Die Freilassung von Männchen führte immer zu einer teilweise erheblichen Beschleunigung des Zusammenbruches der Population, wobei sich translokationsheterozygote Tiere als besonders effektiv erwiesen. Die Variante " TT " war in ihrer Auswirkung auf die Populationsgröße zu Beginn mit der Variante " $T+$ und $++$ " zu vergleichen. Nach dem Ersatz der normalen Chromosomen wurde jedoch keine Sterilität mehr eingeführt, sodaß die Populationsentwicklung nur noch im Rahmen der vorgegebenen Abnahme verlief.

9.2.1.3 Latenz (Abbildung 9.7a und b):

Die alleinige Freilassung von Weibchen führte bei den Varianten " $T+$ " und " TT " interessanterweise nur bei der Freilassungsrate $1/10$ zu einer leichten Populationsreduktion, während die Freilassungsrate $1/2$ keinen Effekt hatte und die Freilassungsrate $1/1$ eine leichte Vergrößerung der Population mit sich brachte. Ein Ersatz der normalen Chromosomen gelang nur mit translokationshomozygoten Tieren bei den Freilassungsraten $1/2$ und $1/1$, während dieser mit der Freilassungsrate $1/10$ noch einige weitere Generationen beansprucht hätte. Der Anteil an Translokationschromosomen, der sich mit den Genotypen " $++$ und $T+$ " erzielen ließ, erreichte schon nach wenigen Generationen eine Obergrenze von günstigstenfalls etwas über 10% und ließ sich auch durch fortgesetzte Freilassungen nicht weiter steigern.

Ähnliche Effekte ergaben sich auch bei der Freilassung beider Geschlechter. Die Variante mit beiden Genotypen führte in jedem Fall zu einer Stabilisierung der Population auf einem etwas höheren Niveau ohne eine Etablierung der Translokationschromosomen in der Population. Die Freilassung von ausschließlich translokationsheterozygoten Tieren führte mit allen drei Freilassungsraten zu einer Populationsabnahme, die bei der kleinsten Freilassungsrate am deutlichsten ausfiel. Dies dürfte damit zusammenhängen, daß die schon öfter beobachtete 50%-Grenze für den höchstens erzielbaren Anteil an Translokationschromosomen im Verlaufe der simulierten 10 Generationen noch nicht erreicht worden war.

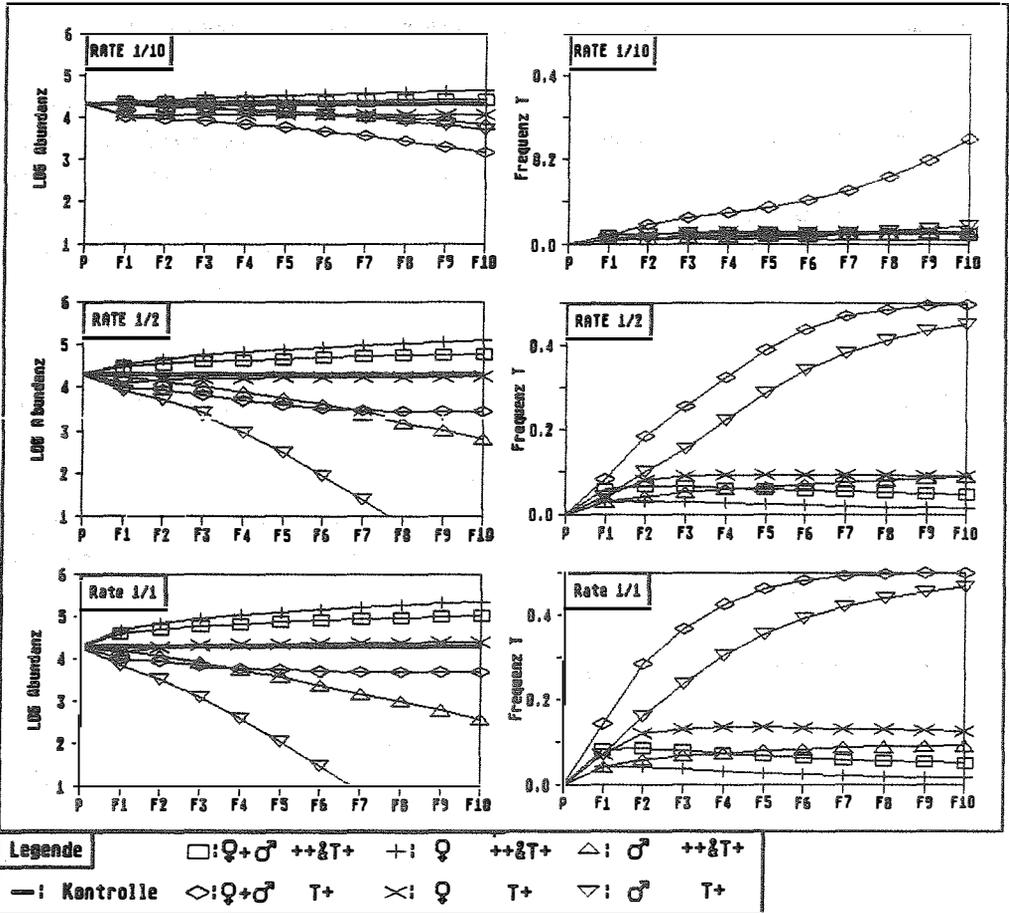


Abb. 9.7a: Latenz: Populationsentwicklung und -zusammensetzung bei Freilassung translokationsheterozygoter Tiere

Fig. 9.7a: Endemic phase: Development and composition of the population during release of translocation-heterozygous individuals.

Die Freilassung translokationshomozygoter Tiere in Verbindung mit Weibchen brachte in jedem Fall einen Ersatz der normalen Chromosomen mit sich, wobei sich die Populationsgröße nur bei der geringsten Freilassungsrate vorübergehend leicht verringerte.

Auch in dieser Gradationsphase hatte die Freilassung von ausschließlich Männchen die ausgeprägtesten Effekte. Bei der Freilassungsrate 1/10 erwies sich die Variante "TT" als geringfügig überlegen in Bezug auf die Populationsreduktion. Bei den anderen Freilassungsraten führte die alleinige Freilassung von translokationsheterozygoten Tieren noch innerhalb der simulierten Zeitspanne zum Aussterben der Population, obwohl der Anteil an Translokationschromosomen nie die 50%-Marke überschritt.

Eine leichte aber stetige Populationsabnahme verbunden mit einem relativ geringen Prozentsatz an translozierten Chromosomen (~10%) brachte die Freilassung beider Genotypen mit sich, während die Freilassung translokationshomozygoter Männchen die Population nach dem vollständigen Ersatz der normalen Chromosomen auf einem niedrigeren Niveau stabilisierte.

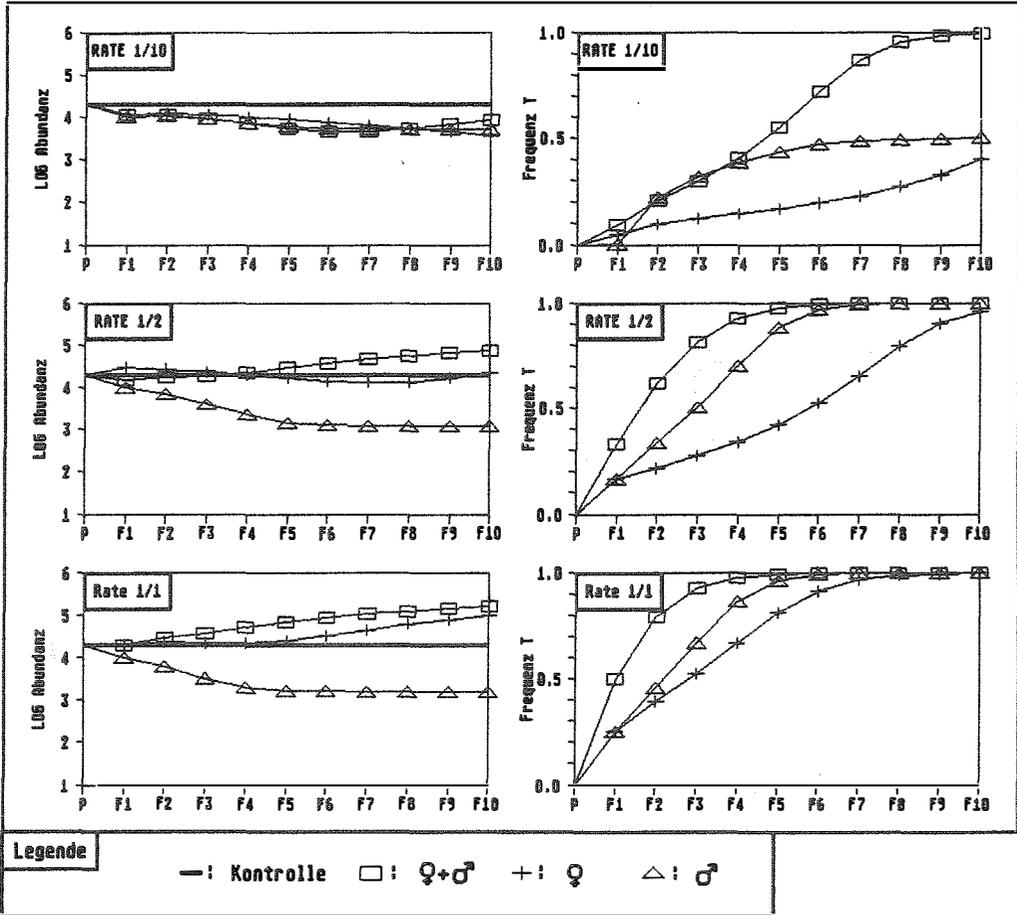


Abb. 9.7b: Latenz: Populationsentwicklung und -zusammensetzung bei Freilassung translokationshomozygoter Tiere in der Latenz

Fig. 9.7b: Endemic phase: Development and composition of the population during release of translocation-homozygous individuals.

9.2.2 Populationsentwicklung nach Beendigung der Freilassungen

Für die Phase "Latenz" wurde ein Freilassungsmodus untersucht, bei dem nach fünf Generationen Freilassungen kein weiterer Einfluß auf die Population genommen wurde. In Bezug auf die Geschlechterzusammensetzung der freigelassenen Population wurden nur die Modi "♀♀+♂♂"

und "♂♂" berücksichtigt. Bei den Berechnungen wurde die Annahme zugrunde gelegt, daß die Vermehrungsbedingungen der Latenz weiterhin gelten.

Außerdem wurde für die Variante "Männchen" eine zusätzliche Berechnung unter der Annahme durchgeführt, daß sich die Bedingungen nach den Freilassungen im Sinne einer Progradation ändern. Die Ergebnisse dieser Simulationen sind in den Abbildungen 9.8 und 9.9 dargestellt.

Die Einstellung der Freilassungen nach 5 Generationen hatte bei allen Varianten mit translokationsheterozygoten Tieren zur Folge, daß der Anteil an Translokationschromosomen wieder abnahm. Die Population stabilisierte sich aber auf einem Niveau, das etwa 1/10 der Ausgangspopulation entsprach. Nur die Freilassung beider Geschlechter und beider Genotypen führte zu einer umfangreicheren Population.

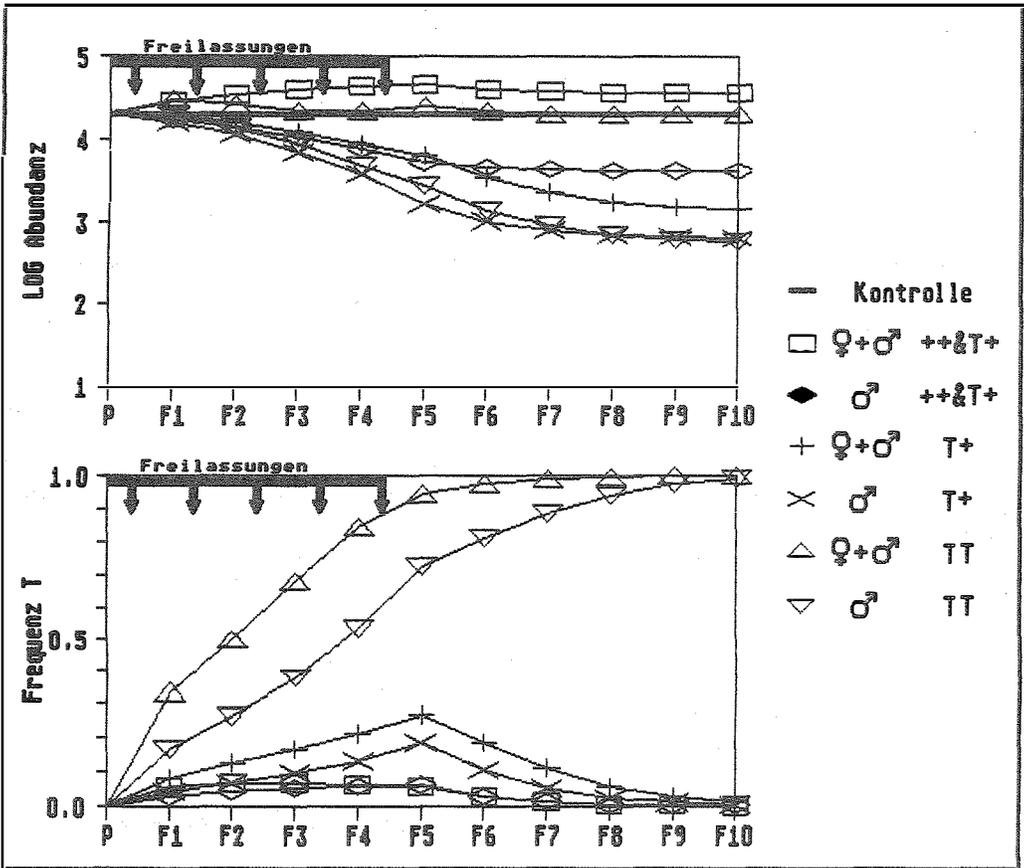


Abb. 9.8: Populationsentwicklung unter den Bedingungen:
Latenz - Freilassungsrate 1/2 - Freilassung über 5 Generationen

Fig. 9.8: Development of population under the conditions:
Endemic phase - Rate of release 1/2 - Releases for 5 generations

Bei Freilassung translokationshomozygoter Tiere wurde in der Population schon nach weniger als 5 Generationen ein so hoher Anteil an Translokationschromosomen erreicht, daß sich diese in der Population weiter verbreiten und schließlich ganz durchsetzen konnten. Je nach Freilassungsmodus ergab sich zugleich eine in der Größe kaum veränderte ("♀♀+♂♂") oder eine auf etwa 1/10 geschrumpfte ("♂♂") Population. Damit entsprach dieser Effekt demjenigen, der bei einer Freilassung von translokationsheterozygoten Männchen erzielt werden konnte.

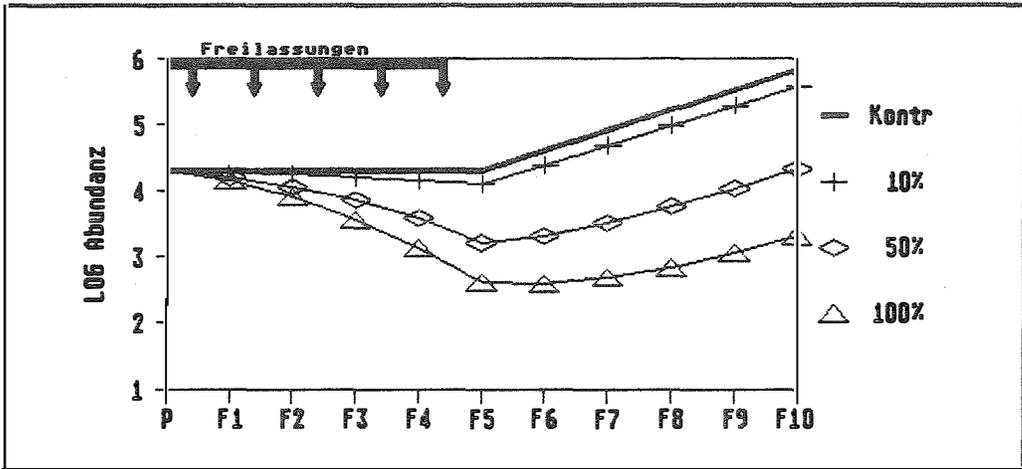


Abb. 9.9: Populationsentwicklung unter den Bedingungen: Latenz : Progradation 5:5 - Freilassung von translokationsheterozygoten Männchen über 5 Generationen

Fig. 9.9: Development of population under the conditions: Endemic phase : Progradation 5:5 - Releases of translocation-heterozygous males for 5 generations

Neben der zu erwartenden noch schnelleren Abnahme der Translokationschromosomen unter den Bedingungen einer Progradation nach Beendigung der Freilassungen ist vor allem die Verzögerung der Populationsentwicklung im Vergleich zu einer unbeeinflussten Population bedeutsam (Abbildung 9.9). Hier zeigt sich, daß sich die Populationszunahme durch die vorherige Freilassung translokationsheterozygoter Männchen um etliche Generationen verzögern läßt. Bei der Freilassungsrate 1/2 (50%) beträgt dieser Zeitraum etwa 5 Generationen.

9.2.3 Entwicklung einer translokationshomozygoten Population unter dem Einfluß der Migration von Normaltieren

Da sich nach den vorher dargestellten Ergebnissen durchaus der Fall einstellen kann, daß eine Population entsteht, die ausschließlich translokationstragende Chromosomen besitzt, sollte die Stabilität dieser Population unter der Annahme einer Migration von Normaltieren untersucht werden. Dabei wurden zwei Fälle simuliert:

- Migration über fünf Generationen, danach unbeeinflusste Entwicklung (Abb. 9.10)
- einmalige Migration (Abbildung 9.11)

Im ersten Fall, der für Migrationsraten von 5 bis 30% (bezogen auf die Ausgangspopulation) berechnet wurde, zeigte sich, daß sich die Population bei Migrationsraten von bis zu 15% nach Aufhören des Einflusses wieder erholt, sodaß sich nach einigen Generationen wieder der ursprüngliche Zustand einstellt.

Allerdings führt das Auftreten translokationsheterozygoter Tiere während der Übergangszeit zu einer zum Teil beträchtlichen Verminderung der Populationsgröße. Dieser Parameter vermindert sich zwar auch noch bei höheren Migrationsraten, die Population besteht aber am Ende nur noch aus den Tieren des eingewanderten Normaltyps.

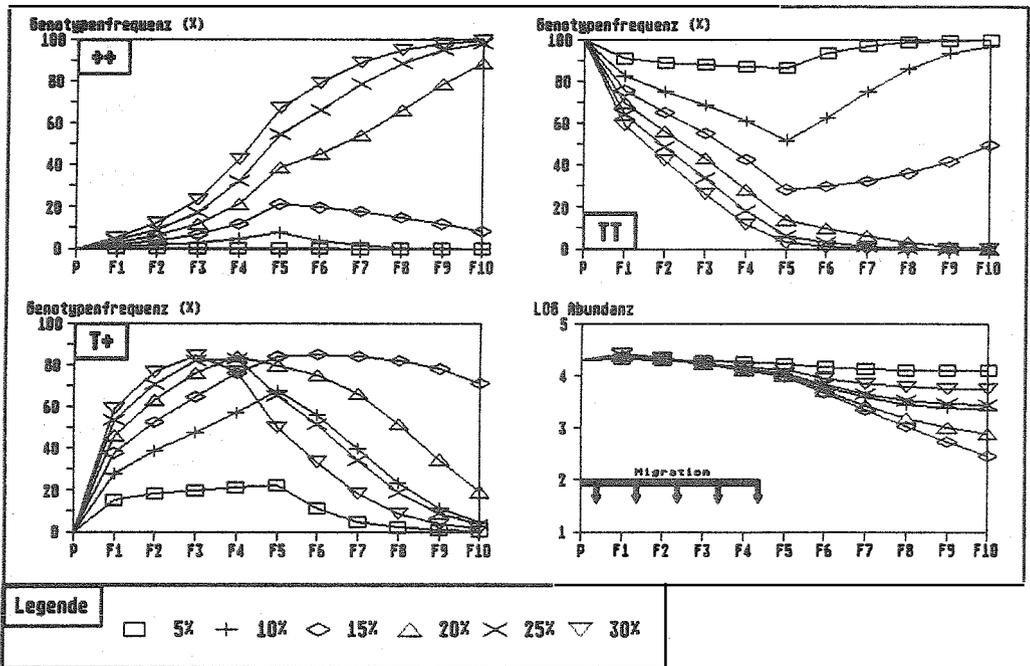


Abb. 9.10: Einwanderung von Normaltieren in eine translokationshomozygote Population während eines Zeitraumes von fünf Generationen

Fig. 9.10: Effect of immigration of normal individuals into a population homozygous for a translocation during a period of 5 generations

Der Grenzwert bei dem das "Umkippen" der Entwicklung der Genotypfrequenzen erfolgt, liegt dabei bei etwa 25% Anteil an normalen Tieren. Bei Migrationsraten in der Nähe dieses Grenzwertes ergibt sich gleichzeitig die stärkste und am längsten andauernde Präsenz von translokationsheterozygoten Tieren in der Population, wodurch sich auch die ebenfalls in der Nähe dieses Wertes auftretende starke Reduzierung der Abundanz erklärt.

Da sich die Toleranz der Population gegenüber einer nur einmaligen Einwanderung von Normaltieren als größer erwies, als dies in der vorigen Variante der Fall war, wurden hier Einwanderungsraten von 20 bis 120% der Ausgangspopulation simuliert.

Auch hier konnte ein Grenzwert beobachtet werden, bei dem ein Umkippen der Entwicklung auftrat. Dieser Wert wurde erreicht, wenn der Umfang der einwandernden genau dem der vorhandenen Population entsprach. Dies führte zu einem Anteil von 22% an Normaltieren und zu einem Gleichgewichtszustand, in dem sich die Anteile der beteiligten Genotypen nicht mehr veränderten. Als Folge hiervon starb die Population aus.

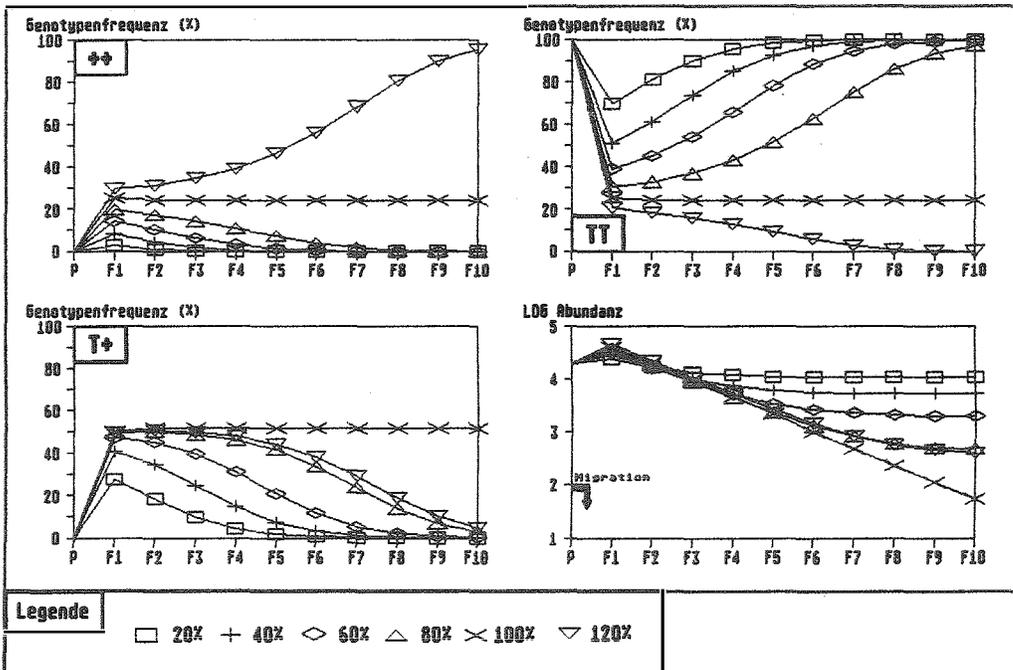


Abb. 9.11: Einmalige Einwanderung von Normaltieren in eine translokationshomozygote Population

Fig. 9.11: Effect of immigration of normal individuals into a population homozygous for a translocation only in the first generation

Entsprechend dem vorher geschilderten Fall erholte sich die Population bei Unterschreitung dieses Grenzwertes wieder, während sich der normale Genotyp bei höheren Einwanderungsraten durchsetzte. In allen diesen Fällen stabilisierte sich die Populationsgröße auf einem Niveau, das umso niedriger war, je näher die Einwanderungsrate am oben erwähnten Grenzwert lag.

9.3 Diskussion

9.3.1 Planung des Modells

Nachdem kein mathematisches Modell die komplizierten und äußerst komplexen Zusammenhänge während des Massenwechsels simulieren kann, mußten auch bei der Planung dieses Modells einige vereinfachende Annahmen gemacht werden. Die wesentlichste Vereinfachung besteht darin, daß keinerlei dichteabhängige Prozesse berücksichtigt wurden. Dies drückt sich darin aus, daß die Vermehrungsrate der Population in Form der Nettoeiproduktion der Weibchen einbezogen wurde. Dies führt zu den in der Tabelle 9.1 angegebenen Werten für die einzelnen Gradationsstadien.

Da die meisten in der Literatur beschriebenen Modellrechnungen - eine Zusammenstellung gibt DAVIDSON 1974 - ebenfalls von dieser Annahme ausgehen, wurde auch das hier verwendete Modell entsprechend angelegt. In speziellen Fall von *P. chalcographus* kommt noch hinzu, daß es kaum Daten über diesen Aspekt der Populationsdynamik gibt. Es erschien daher wenig sinnvoll, das Modell durch die Berücksichtigung dichteabhängiger Faktoren weiter zu komplizieren.

Wie CURTIS & HILL (1968) zeigen konnten, darf die Wirkung dichteabhängiger Faktoren jedoch bei genaueren Modellrechnungen nicht vernachlässigt werden. Daher ist geplant, bei Vorliegen entsprechender Daten auch diesen Aspekt im Populationsmodell zu berücksichtigen.

9.3.2 Freilassungsmodi

Da sich die bei *P. chalcographus* isolierten Translokationen alle als autosomal gekoppelt erwiesen hatten, ist es nicht ohne weiteres möglich zwischen translokationstragenden und normalen Tieren zu unterscheiden. Aus diesem Grund wurde von einem Freilassungsmodus "♀♀+♂♂; T+ und ++" ausgegangen, obwohl zu erwarten war, daß sich dieser nicht als optimal erweisen würde.

Als auch in der Praxis relativ einfach zu realisierende Varianten wurden dann alleinige Freilassungen der beiden Geschlechter in Betracht gezogen, obwohl die Freilassung von Weibchen - je nach relativer Freilassungsrate - erheblich zur allgemeinen Fertilität der Population beiträgt, und so die vermehrungshemmende Wirkung der Translokationen neutralisieren kann.

Die ebenfalls durchgerechnete Freilassung von ausschließlich translokationsheterozygoten Tieren ist unter den zur Zeit gegebenen Umständen - wie schon erwähnt - nicht möglich. Es bestehen aber durchaus Chancen die Erkennung von Translokationen zu ermöglichen, sobald auch bei *P. chalcographus* geeignete Markiergene zur Verfügung stehen sollten.

Die Freilassung von translokationshomozygoten Individuen stellt in gewisser Weise einen Sonderfall dar, da es nur auf diese Weise zu einem vollständigen Ersatz der normalen durch translokationstragende Chromosomen kommen kann. Aus diesem Grund wurde auch die Freilassung von Tieren mit diesem Genotyp verschiedentlich vorgeschlagen und erprobt (CURTIS 1968a; CURTIS 1968b; LORIMER et al. 1976).

Oft ist es allerdings unmöglich eine in heterozygotem Zustand vorliegende Translokation zu homozygotisieren, da eventuell mit dieser gekoppelte Subvital- oder Letalfaktoren ebenfalls homozygotisiert werden. Dadurch kann es zu einer Verminderung der Fitness, zu einer eingeschränkten Reproduktionsfähigkeit oder sogar zu einem Absterben der Tiere in einem frühen Stadium der Ontogenese kommen. Von den beiden in dieser Hinsicht überprüften Translokationen bei *P. chalcographus* (vgl. Kapitel 7) erwies sich eine als homozygotisierbar, sodaß auch eine Einbeziehung dieses Freilassungsmodus in die Berechnungen notwendig erschien.

9.3.3 Vergleich der verschiedenen Freilassungstypen

Wie schon bei der Darstellung der Ergebnisse ausgeführt wurde, muß man bei der Interpretation der Berechnungen grundsätzlich zwischen zwei möglichen Zielen einer Freilassung von translokationsstragenden Tieren unterscheiden:

- möglichst starke Reduktion der Populationsdichte
- Einführung des veränderten Genoms in die Population

Es erhebt sich nun die Frage, ob eines dieser Ziele - oder auch beide - unter den bei *P. chalcographus* gegebenen Voraussetzungen (autosomale Translokationen, keine Markiergene) zu erreichen ist. Dabei sollen die Fälle der Freilassung von translokationsheterozygoten bzw. translokationshomozygoten Tieren getrennt diskutiert werden.

Da unter den oben erwähnten Bedingungen keine Trennung von translokationsheterozygoten und normalen Tieren möglich ist, muß zunächst einmal die Freilassung eines Gemisches (1:1) beider Genotypen in Betracht gezogen werden. Es zeigt sich, daß ein solcher Freilassungsmodus ("♀+♂; ++ und T+") in jedem der berechneten Fälle zu einer Vergrößerung der Population führt, ohne daß sich ein nennenswerter Anteil an Translokationschromosomen erreichen läßt. Diese Möglichkeit ist also auszuschließen.

Eine Manipulation, die relativ leicht zu bewerkstelligen wäre, ist die Trennung der Geschlechter in der Stammzucht und die Freilassung von entweder nur Weibchen oder nur Männchen. Dabei schneidet die Variante mit Weibchen-Freilassungen noch schlechter ab, als die vorher angesprochene. Die Freilassung von Männchen allerdings kann je nach relativer Größe der freigelassenen Population in der Progradation die Populationszunahme verlangsamen, in der

Retrogradation den Zusammenbruch der Population beschleunigen und auch in der Latenz zu einer stetigen Populationsabnahme führen.

In keinem dieser Fälle kommt es jedoch zu einer Etablierung der Translokationschromosomen in der Population, sodaß ihre Häufigkeit nach Beendigung der Freilassungen wieder abnimmt. Wie aus Abbildung 9.8 hervorgeht, stabilisiert sich die Population dann aber auf einen niedrigeren Niveau, sodaß eine erneute Populationszunahme trotzdem verzögert wird.

Hat man mit der Translokation gekoppelte Markiergene zur Verfügung, so lassen sich die Freilassungsmodi mit ausschließlich translokationsheterozygoten Tieren verwirklichen. Im Vergleich zur Freilassung des Genotypengemisches ergibt sich dadurch eine Erhöhung der Effektivität im Sinne einer Populationsreduktion. Der Grenzwert für den maximalen Anteil an Translokationschromosomen steigt gleichzeitig von etwa 10% auf 50% an. Dadurch verlangsamt sich auch der schon erwähnte Ausdünnungsprozeß nach Beendigung der Freilassungen. In Bezug auf die Geschlechterzusammensetzung der freigelassenen Population erwies sich wieder die Freilassung von Männchen als am günstigsten, gefolgt von den Modi "♀♀+♂♂" sowie "♀".

Es ergibt sich also folgende Reihung der Freilassungsmodi translokationsheterozygoter Tiere nach zunehmender Effektivität in Bezug auf die Populationsreduktion:

- ♀♀; ++ und T+
- ♀♀+♂♂; ++ und T+
- ♀♀; T+
- ♀♀+♂♂; T+
- ♂♂; ++ und T+
- ♂♂; T+

Man erkennt, daß mit zunehmendem Aufwand für eine optimale Zusammensetzung der freizulassenden Population in Bezug auf das Geschlecht ("sexing") und/oder den Genotyp ("Markierung der Translokation") auch eine größere Effektivität der Kontrollmaßnahmen erreicht werden kann.

Der Schwerpunkt der Auswirkung von Freilassungen translokationshomozygoter Tiere liegt eindeutig in einem Ersatz des natürlich vorhandenen Genoms durch das im Translokationsstamm vorhandene. Für diesen Zweck erweist sich die Freilassung beider Geschlechter als am geeignetsten, als zweites folgt die Freilassung von Männchen allein. Bei der Freilassung von Weibchen läuft dieser Prozeß am langsamsten ab. Populationsreduktionen ergaben sich in Latenz und Retrogradation nur bei der Freilassung von ausschließlich Männchen. Die in der Progradation auch bei Freilassung der anderen Geschlechterkombinationen zu erzielende Verlangsamung der Populationszunahme zeigt jedoch, daß auch die Populationsgröße durch Freilassung translokationshomozygoter Tiere reduziert werden kann.

Dieser Effekt ist offensichtlich umso ausgeprägter, je langsamer der Genomersatz abläuft. Dadurch bewegt sich der Anteil an Translokationschromosomen länger in einem mittleren Bereich, sodaß sich die Sterilität der translokationsheterozygoten Individuen stärker und länger auf die Gesamtentwicklung auswirken kann.

9.3.4 Spezielle Freilassungsmodi

Die in den Abbildung 9.8 dargestellten Berechnungen sollten erkennen lassen, wie lange nach einer Einstellung von Freilassungen noch mit einem Einfluß des veränderten Genoms gerechnet werden kann. Auch hier wird wieder der generelle Unterschied zwischen translokationsheterozygoten und translokationshomozygoten Tieren deutlich: nur bei der Variante mit translokationshomozygoten Tieren setzt sich die Entwicklung im Sinne einer Etablierung der Translokationschromosomen weiter fort, im anderen Fall verschwinden sie wieder aus der Population. Allerdings kommt es zu einer z.T. beträchtlichen Reduktion der Populationsgröße, wodurch ein späterer Wiederanstieg derselben deutlich verzögert wird.

Dies zeigt sich auch unter der Annahme einer Änderung der Randbedingungen im Sinne einer Progradation (Abbildung 9.9), wo die Zunahme der Population mit einer Verzögerung von mehreren Generationen erfolgt.

Für die Praxis würde dies bedeuten, daß nach dem plötzlichen Anfall größerer Mengen an bruttauglichem Holz eine längere Zeitspanne bleibt, bis die Größe der Population einen bedrohlichen Umfang angenommen hat. Hierdurch wäre die Frist, die zur Beseitigung des Schadholzes bleibt, verlängert und die Möglichkeit zu weiteren Gegenmaßnahmen gegeben.

9.3.5 Migration bei translokationshomozygoten Populationen

In praktisch allen Simulationen für die Freilassung von translokationshomozygoten Tieren kam es über kurz oder lang zu einem Ersatz der normalen Chromosomen durch translozierte. Aus diesem Grund wurde auch schon mehrfach vorgeschlagen diesen Umstand auszunutzen, um unerwünschte Genotypen durch erwünschte oder zumindest tolerierbare zu ersetzen. Bei allen diesen Überlegungen erhebt sich natürlich sofort die Frage, inwieweit eine solche Population dem Einfluß einer Immigration von Normaltieren widerstehen bzw. bis zu welchem Grad sie sich wieder davon erholen kann.

Die entsprechenden Berechnungen sollten einerseits einen längerandauernden (Abbildung 9.10) andererseits einen einmaligen (Abbildung 9.11) derartigen Einfluß simulieren. Beide Varianten zeigten eine überraschend hohe Regenerierungsfähigkeit nach dem Aufhören der Immigration. Ein vollständiges Durchsetzen des normalen Genotyps gelingt im gewählten Beispiel erst bei ständigen Immigrationsraten von über 15% der Anfangspopulation bzw. bei einer einmaligen

Immigration einer Population von derselben Größe wie die schon vorhandene. Beide Fälle dürften in der Praxis kaum einmal natürlich auftreten, sodaß sich eine translokationshomozygote Population auch im Freiland relativ lange halten können sollte.

Wie aus Abbildung 9.10 ebenfalls hervorgeht, sinkt die tolerierbare Immigrationsrate aber mit der Dauer dieser Beeinflussung. So ist schon bei Raten von 10% eine progressive Abnahme des homozygoten bei gleichzeitiger entsprechender Zunahme des normalen Genotyps festzustellen, was nach einigen weiteren Generationen ebenfalls zu einem sich Durchsetzen des immigrierenden Genotyps führen würde.

In einem Übersichtsartikel zur Kontrolle von Stechmückenpopulationen mit genetischen Methoden haben ASMAN et al. (1981) eine Zusammenstellung aller Projekte gegeben, die bis in das Stadium des Feldversuches vorangetrieben werden konnten. Auch sie betonen die überraschend hohe Toleranz von translokationshomozygoten Populationen gegenüber der Immigration von Normaltieren. Auch einige theoretische Aspekte der Dynamik von Populationen unter dem Einfluß von verschiedenen Translokationstypen werden hier diskutiert.

Bei Immigrationsraten in der Nähe des tolerierbaren Grenzwertes kommt es außerdem zu einer starken Populationsabnahme, bedingt durch die hohen, mehrere Generationen lang vorhandenen Anteile an translokationsheterozygoten Tieren (siehe Teilabbildungen "T+"). Im Fall der einmaligen Immigration wird bei der Variante "100%" sogar genau dieser Grenzwert erreicht. Damit stellt sich offenbar ein neues Gleichgewicht zwischen den drei Genotypen ein, das ohne weitere fremde Einflüsse bei konstanter Populationszusammensetzung zu einem vollständigen Aussterben der Population führt.

Diese Ergebnisse deuten darauf hin, daß um eine Kernzone aus translokationshomozygoten Tieren herum eine Übergangszone entstehen könnte, in der sich die Auseinandersetzung zwischen den beiden Genotypen abspielt und in der die Abundanz der betreffenden Art infolgedessen stark vermindert ist.

9.4 Zusammenfassung

Unter Verwendung eines Tabellenkalkulationsprogrammes wurde ein Populationsmodell entwickelt, daß es ermöglichte, die Entwicklung der Abundanz einer Population sowie die Veränderung der Genotypen- bzw. Allelfrequenzen unter dem Einfluß der Freilassung von translokations-tragenden Tieren zu berechnen. Das Modell erlaubte die Variation wichtiger Parameter der freizulassenden Population, wie Geschlechter- und Genotypenzusammensetzung und Translokationsart, sowie allgemeinerer Randbedingungen, wie Vermehrungsrate der Weibchen, Freilassungsdauer und -rate.

Wie die Ergebnisse zeigen, ist die Freilassung von ausschließlich translokationsheterozygoten Männchen am ehesten geeignet eine nachhaltige Populationsreduktion herbeizuführen. Aber schon die Trennung der Geschlechter vor der Freilassung, die bei Borkenkäfern sicher einfacher zu erreichen sein wird als eine Markierung der Translokationen, ergab recht gute Resultate in dieser Hinsicht.

Homozygote Translokationen erwiesen sich nur dann als geeignet für eine Populationsreduktion, wenn der Ersatz der normalen Chromosomen hinreichend langsam ablief. Erst dadurch konnte sich die Sterilität der während der Übergangsphase entstehenden translokationsheterozygoten Tiere genügend intensiv auswirken.

Auch nach einer Einstellung der Freilassungen bewirkte der Einfluß der Translokation eine je nach erreichtem Anteil an translozierten Chromosomen verlangsamte Zunahme der Population, wodurch in der Praxis mehr Zeit zur Planung und Durchführung konventioneller Gegenmaßnahmen gewonnen werden kann.

Hat sich der veränderte Genotyp nach Freilassung von translokationshomozygoten Tieren erst einmal in der Population durchgesetzt, so erweist er sich auch gegenüber der Immigration von Normaltieren sehr resistent. Gleichzeitig könnte sich eine Zone verminderter Populationsdichte am Rande dieser Population ausbilden, in der die beiden Genotypen aufeinander treffen und dadurch zu einer Populationsabnahme bedingt durch die auftretende Sterilität führen.

10 AUSBLICK

Da diese Arbeit mit dem Anspruch begonnen wurde, die Anwendungsmöglichkeit der Translokationsmethode zur Kontrolle von Borkenkäferpopulationen zu überprüfen, soll an ihrem Schluß der Versuch gemacht werden, die hier erzielten Ergebnisse und die dabei gewonnenen Erkenntnisse in einen Zusammenhang mit der möglichen praktischen Anwendung zu bringen.

Eine wesentliche Vereinfachung dabei wäre die Möglichkeit ausschließlich translokationsheterozygote Tiere freilassen zu können. Dies ist nur bei Translokationen der Fall, von denen auch das Geschlechtschromosom betroffen ist. Solche konnten im Rahmen dieser Arbeit nicht isoliert werden.

Da das X-Chromosom sich aber als dritt- oder viertgrößte Chromosom des Genoms erwiesen hat, erscheint es durchaus möglich, X-gekoppelte Translokationen mit einem vertretbaren Aufwand an Material und Zeit zu erzeugen, nachdem die Grundlagen hierzu in dieser Arbeit gelegt werden konnten. Y-gekoppelte Translokationen sind wegen der Kleinheit dieses Chromosoms allerdings nur mit sehr geringer Wahrscheinlichkeit zu erwarten.

Die Entdeckung und Isolierung von phänotypisch sichtbaren Mutationen, die als Markiergene verwendet werden könnten, würde die Vorgehensweise deutlich vereinfachen. Ein solches System kam zum Beispiel bei *Culex tarsalis* in einem Pilotversuch zur Anwendung (ASMAN et al. 1979; MILBY et al. 1980). In diesem Fall wäre auch der Einsatz autosomaler Translokationen denkbar.

Auch die Isoenzymanalyse durch elektrophoretische Methoden, wie sie von RITZENGRUBER & FÜHRER (1986) für *P. chalcographus* beschrieben wird, könnte eine weitere Anwendung finden, da eine Lokalisierung bestimmter Enzymloci auf den Geschlechtschromosomen die Isolierung gewünschter Translokationen wesentlich erleichtern würde. Allerdings ist die formalgenetische Anwendung und Auswertung der Isoenzymanalyse bei *P. chalcographus* derzeit noch nicht weit genug fortgeschritten, um in diesem Sinn eingesetzt werden zu können.

Ein noch vollkommen ungelöstes Problem ist die Methode der rationellen und genügend sicheren Trennung der Geschlechter, da das im Labor angewandte Verfahren der optischen Auslese nach äußeren Merkmalen sich nicht für größere Käfermengen eignet. Wegen der weitgehend geschlechtsunspezifischen Wirkung der Pheromonsysteme - zumindest bei polygamen - Borkenkäfern, erscheint auch ihr Einsatz zu diesem Zweck nicht möglich. In diesem Zusammenhang soll aber darauf hingewiesen werden, daß bei verschiedenen Insekten schon Systeme existieren, die es erlauben dieses "sexing" auf genetischem Weg relativ einfach durchzuführen.

Ins Auge zu fassen wäre auch der Versuch, schon isolierte Translokationen zu homozygotisieren. Hierbei ist allerdings zu beachten, daß vorher heterozygote Letal- und Subvitalfaktoren dadurch ebenfalls homozygot werden können. Dies hatte sich ja auch in den entsprechenden Versuchen bei *P. chalcographus* gezeigt. Da hierdurch die Homozygotisierung überhaupt verhindert oder aber die Fitness der homozygoten Tiere zu sehr vermindert werden kann, läßt sich immer nur im Einzelfall überprüfen, ob eine Translokation homozygotisierbar ist. Neben dem in der vorliegenden Arbeit erprobten Verfahren wurden entsprechende Zuchtansätze zum Beispiel von KUTSCHE-OHMANN (1978) für *Culex pipiens* und von CURTIS (1971) für *Glossina morsitans* beschrieben.

Ein sehr wesentlicher Faktor bei Bekämpfungsaktionen im Freiland - ganz unabhängig von der angewandten Methode - ist die Möglichkeit, die Abundanz der Zielart zuverlässig überwachen zu können. Da die Fangbaumethode hierzu sicherlich nicht genau genug ist, müssen andere Verfahren gefunden werden.

Die Populationsüberwachung mit Hilfe von Pheromonpräparaten, wie sie sich auch für *P. chalcographus* in Entwicklung befinden (BAADER 1989), erscheint zumindest im derzeitigen Stadium noch nicht anwendbar. Dazu sind die Beziehungen zwischen der Anzahl der gefangenen Käfer und der tatsächlichen Populationsgröße noch zu wenig genau bekannt, obwohl zum Beispiel für *I. typographus* mittlerweile schon die Erfahrungen einiger Jahre vorliegen (VITE 1988).

Andere Verfahren, wie zum Beispiel die Markierung der Käfer durch seltene Erden mit anschließender Aktivierung durch Neutronenbestrahlung (NAUMANN-ETIENNE et al. 1977) sind ebenfalls noch nicht so weit entwickelt, daß eine Anwendung in größerem Rahmen aussichtsreich erscheint.

Eine Farbmarkierung der Käfer ist nach STURIES & FÜHRER (1979) möglich; in Bezug auf die Dauerhaftigkeit einer solchen Färbung im Freiland werden aber sicherlich noch einige Probleme zu überwinden sein.

Eine weitere Schwierigkeit für einen Freilandversuch liegt darin, daß es sicher nicht ganz leicht sein wird, ein genügend isoliertes Flichtenvorkommen zu finden, um dort definierte Randbedingungen für einen solchen Versuch schaffen zu können. Hinzu kommt das Fehlen gesicherter Informationen über das Dispersionsverhalten und -vermögen von *P. chalcographus*. Für *Ips typographus* veröffentlichte GRIES (1985) erste Ergebnisse in dieser Hinsicht.

Nicht zuletzt würde das Vorliegen solcher Informationen auch die Entwicklung umfangreicherer und genauerer theoretischer Modelle erlauben, mit deren Hilfe das Verhalten der beeinflussten Populationen vorausberechnet werden könnte. Aus dem Vergleich von Theorie und Praxis

könnten dann wertvolle Schlüsse für weitere Maßnahmen gezogen werden. So erlaubt zum Beispiel schon das in dieser Arbeit entworfene - noch relativ einfache - Modell die Bedeutung der Trennung der Geschlechter und die der alleinigen Freilassung von Translokationstieren zu erkennen.

Insgesamt läßt sich daher sagen, daß die Möglichkeiten zur Entwicklung von Translokationsstämmen und zu ihrer Erhaltung im Rahmen von Laborzuchten zwar gegeben sind, daß der Schritt bis zu ihrer Anwendung im Freiland aber noch sehr groß ist; aus Gründen allerdings, die nicht nur in der Translokationsmethode selbst, sondern auch im noch unzureichenden Kenntnisstand über wesentliche biologische und ökologische Parameter der Zielorganismen zu suchen sind.

Die Chancen für die Verwirklichung eines genetischen Kontrollprogrammes gegen Borkenkäfer steigen natürlich mit der wirtschaftlichen Bedeutung der betreffenden Art. Neben *Pityogenes chalcographus*, der in den letzten Jahren zunehmend zum Primärschädling geworden ist, kämen auch weitere wichtige Borkenkäferarten in Frage. In Europa wäre dies vor allem *Ips typographus*. Das Verfahren ließe sich aber prinzipiell auch auf verschiedene amerikanische *Dendroctonus*-Arten übertragen, über deren Populationsdynamik und Dispersionsverhalten zum Teil schon recht umfangreiches Material vorliegt.

11 ZUSAMMENFASSUNG

11.1 Es wurde die Dosisproportionalitätskurve für Bestrahlung von *P. chalcographus* mit Röntgenstrahlen ermittelt und mit Werten anderer Insektenarten verglichen.

Eine 50%ige (90%ige) Sterilisierung der Männchen wurde bei einer Dosis von 1000 R (5000 R) erreicht. *P. chalcographus* erwies sich damit als etwas empfindlicher gegenüber Röntgenstrahlen als andere Insekten.

11.2 49 Nachkommen der bestrahlten Männchen wurden mit formalgenetischen Methoden auf das Vorhandensein einer Translokation überprüft. Dabei diente die bei translokationsheterozygoten Tieren auftretende Teilsterilität als Markierung. Es konnten insgesamt 14 Translokationen nachgewiesen werden. Eine Koppelung der Translokation mit den Geschlechtschromosomen konnte in keinem Fall, mit Autosomen hingegen in acht Fällen bewiesen werden.

11.3 Die Zucht von vier ausgewählten Translokationslinien über bis zu zwölf Generationen ergab, daß sich mögliche Inzuchterscheinungen durch das Einkreuzen von Tieren aus dem Normalstamm vermeiden ließen, sodaß eine Dauerzucht von Translokationslinien möglich erscheint.

Die Mittelwerte und Standardabweichungen für die Eimortalität der einzelnen Linien erreichten dabei folgende Werte:

Linie 2 : $57,3 \pm 9,1\%$

Linie 3 : $65,9 \pm 8,4\%$

Linie 6 : $54,2 \pm 9,6\%$

Linie 26: $68,0 \pm 9,6\%$

Die Konstanz dieser Werte und besonders auch der Varianzen im Verlaufe der Generationen berechtigt zu der Annahme, daß die Translokationen im Verlaufe der Zucht stabil geblieben sind.

11.4 Die Betrachtung der Entwicklung der Brutparameter Eizahl und Einischendichte im Zuchtzeitraum, sowie ihr Vergleich zwischen translokationsheterozygoten und normalen Tieren ergab keinerlei Hinweise auf eine Unterlegenheit translokationsheterozygoter Käfer.

11.5 Konkurrenzversuche zwischen translokationsheterozygoten Tieren einerseits und Normaltieren aus der Stammzucht andererseits ergaben keine Anhaltspunkte für eine Unterlegenheit der genetisch veränderten Tiere in Bezug auf die Anlockung des Paarungspartners und verschiedene Brutparameter.

- 11.6 Mit Translokationen aus zwei in Dauerzucht gehaltenen Linien (6 und 26) wurde überprüft, ob sich diese homozygotisieren ließen. Dazu wurde ein modifiziertes Zuchtschema verwendet, das sich bei Stechmücken bewährt hatte. Als Markierung für das Vorhandensein einer Translokation konnte dabei nur die bei Nachkommen translokationsheterozygoter Tiere auftretende Teilsterilität dienen. Tiere aus der Linie 26 erwiesen sich als translokationshomozygot nicht lebensfähig. Bei der Linie 6 gelang der formalgenetische Nachweis des Auftretens translokationshomozygoter Individuen.
- 11.7 Unter Verwendung der in den Zuchten der Linie 6 aufgetretenen translokationshomozygoten Männchen wurde der Versuch unternommen, einen translokationshomozygoten Stamm zu erzeugen. Dieser Versuch scheiterte aber an der zu geringen Individuenzahl, die schließlich noch zur Verfügung stand.
- 11.8 Es wurde eine Methode entwickelt, die die Aufarbeitung der Hoden einzelner Tiere ermöglicht und die das Auftreten verschiedener Meiosestadien in genügender Anzahl gewährleistet.

Die Chromosomenformel von *P. chalcographus* wurde zu $9AA+Xy_p$ bestimmt, wobei sich der Karyotyp in drei Gruppen gliedert: 2 große, metazentrische Chromosomen, 4 kleine metazentrische Chromosomen und 3 kleine subtelozentrische Chromosomen. Das X-Chromosom gehört dabei zur zweiten Gruppe, während das Y-Chromosom als kleinstes Chromosom des gesamten Genoms in Bezug auf seine Zentromerlage nicht eingeordnet werden konnte.

Bei allen vier Translokationslinien konnte das Vorliegen einer Translokation durch die cytologisch erkennbare Quadrivalentbildung in der Pro- und Metaphase I nachgewiesen werden. In einer Linie wurde der Versuch unternommen, anhand der morphologisch besonders gut differenzierten Metaphase-II-Chromosomen die an der Translokation beteiligten Chromosomen und die Länge der ausgetauschten Stücke auch quantitativ zu bestimmen. Dies gelang jedoch nur unvollkommen.

- 11.9 Mit Hilfe eines Computermodells wurden verschiedene Freilassungsvarianten von translokationsheterozygoten und translokationshomozygoten Tieren simuliert. Die Berechnungen zeigten, daß erfolgreiche Kontrollmaßnahmen auch mit autosomalen Translokationen durchgeführt werden können, wobei die Effektivität durch Vorsortierung der freizulassenden Population in Bezug auf Geschlecht und/oder Genotyp wesentlich gesteigert werden kann.

Eine einmal etablierte translokationshomozygote Population erwies sich nach den Ergebnissen der Modellrechnungen gegenüber der Immigration von Normaltieren als sehr stabil und erholte sich auch nach längerdauerndem Migrationseinfluß durch Normaltiere wieder.

- 11.10 Die Chancen für einen Einsatz von Translokationen zur Kontrolle von Borkenkäferpopulationen werden diskutiert. Dabei wurden die Möglichkeiten zur Gewinnung von Tieren, die für eine Freilassung geeignet sind, die Möglichkeiten zur Populationsüberwachung und Versuchsdurchführung, sowie ökonomische Aspekte berücksichtigt.

12 SUMMARY

12.1 The dose-response-curve for irradiation of male *Pityogenes chalcographus* with x-rays in the range up to 5000 R has been established and compared to that of some other insects. The results are shown in Fig. 3.2 (page 7) and Fig. 3.3 (page 9). A 50% (90%) sterilisation was achieved with a dose of 1000 R (5000 R). *Pityogenes chalcographus* proved to be slightly more susceptible than other insect species. Data from WOOD & STARK 1966 for *Ips confusus* - the next related species for which data are available - show this difference, too (see Table 3.2 on page 9).

12.2 Out of the offspring of the irradiated males 49 individuals were screened for the presence of a translocation by formal genetic methods using the semisterility of translocation heterozygotes as a marker. The scheme of breeding is shown in Fig. 4.1 (page 11). According to Table 4.2 (page 12) 14 galleries showed high sterility in generation F1 after irradiation. In 8 of these proof of a translocation could be established. In no case a sex-linked translocation was present; all translocations behaved as autosomal ones would do.

12.3 4 translocations were maintained for up to 12 generations. An attempt to avoid inbreeding was made by outcrossing with individuals from the stock bred at the institute. Means and standard deviations for egg mortality over all generations were as follows:

Line 2 : 57.3 ± 9.1%

Line 3 : 65.9 ± 8.4%

Line 6 : 54.2 ± 9.6%

Line 26: 68.0 ± 9.6%

As these values (especially the variances) were constant in the course of time (see Fig. 5.4, page 23) it can be assumed that the translocation remained unaltered during the period of laboratory rearing.

12.4 A consideration of the breeding parameters "Number of Eggs" and "Density of Egg Niches" as indicators for fitness of females for every generation and for all generations showed that there were no indications to a inferiority of translocation heterozygous individuals in this respect (see Fig. 5.2, 5.3, and Table 5.1 on pages 23, 24, and 26 resp.).

12.5 The same results had a test of competitiveness between translocation-heterozygous and normal individuals. The latter were derived both from the stock and from the tested lines. These experiments took into consideration the factors "Attraction of the other sex", "Establishment in the Gallery" and the breeding parameters "Egg Mortality", "Number of Eggs", and "Density of Egg Niches" (Table 6.1 and 6.2 on pages 30 and 31).

- 12.6 By modifying a scheme, which had been successfully used for mosquitoes, an attempt was made to make two out of the four translocation lines homozygous (Fig. 7.1 page 34). Again only semisterility in the offspring of translocation-heterozygous individuals could be used as a marker for the translocations. Individuals from Line 26 were not viable as translocation homozygotes, whereas in Line 6 the genetic proof of occurrence of translocation-homozygous individuals could be produced. See Table 7.1 and 7.2 (pages 38 and 40) for detailed description of this experiment.
- 12.7 According to Fig. 7.2 (page 36) and by using the translocation-homozygous males, which could be bred in line 6, it was tried to derive a translocation-homozygous line. This experiment however failed in the end because there were too few individuals to establish the homozygous line (see Table 7.3 on page 41).
- 12.8 To ascertain the formal genetic results cytologic investigations were made. A method has been developed which made possible the processing of testes of single males. This guaranteed an optimal gain of diverse stages of meiosis (Fig. 8.1 on page 48).

The chromosome formula of *Pityogenes chalcographus* was determined as $9AA + Xy_p$. The karyogram (Fig. 8.8 page 56) could be divided into three easily distinguishable groups of autosomes (Fig. 8.4 page 52): 2 large, metacentric chromosomes, 4 small metacentric chromosomes, and 3 small subtelocentric chromosomes.

The X-chromosome could be classified as one of the greater chromosomes in the second group being slightly more telocentric than the other members of this group. This differentiation, however, was not in all cases unambiguously possible. The Y-chromosome was so small, that no measurements of its centromeric position could be made.

In all four translocation lines evidence for a translocation was found, because the typical forming of quadrivalents in diakinesis of translocation heterozygous individuals could be noticed (Fig. 8.5 page 53).

In one line an attempt was made to assess the involved chromosomes and the length of the changed pieces by measuring the morphologically very well differentiated chromosomes in metaphase II. But this experiment had limited success because only one metaphase II with obviously translocated chromosomes could be detected.

- 12.9 Computer simulations of the effects of releases of translocation heterozygous and translocation-homozygous individuals into a population of beetles with an unaltered chromosome set were made. A graphical display of the involved parameters is given in Figs 9.1 and 9.4 on pages 58 and 60 respectively. Special attention was given to an

exact calculation of the behaviour of the different genotypes and their offspring (see Fig. 9.2 and 9.3 on pages 59 and 60). It could be demonstrated, that an effective control could be achieved even by releases of autosomal translocations. Their effectivity could be enhanced, however, by sorting the population to be released by sex and/or genotype (Figs. 9.5 to 9.7, pages 63 to 69).

Having inserted a translocation during endemic levels of population density the development towards an outbreak was delayed for several generations as can be seen from Fig. 9.9 on page 71. Thus the authorities could gain some more time to start and execute conventional methods of bark beetle control.

An established translocation homozygous population was remarkably stable against immigration of normal individuals and reconstituted its chromosomal status even after some generations of immigration (Fig. 9.10 on page 72).

12.10 Based upon the results of this paper the chances for using translocations to control populations of bark beetles are considered. It has to be pointed out, that at the present there is much more work to be done before this can be achieved. This is not mainly due to the translocation method itself, but has to be subdued to our unsatisfactory knowledge on important biological and ecological parameters of the target organisms.

Therefore the chances for a realisation of such a project will depend upon the economic impact of the concerned species. Besides *Pityogenes chalcographus*, which has become a primary pest to an increasing extent during the last years, some other important species of bark beetles could come into consideration. In Europe this would mainly be *Ips typographus*, but principally this method could be applicable to some American species of *Dendroctonus*, too.

13 TABELLENANHANG

Tab. 13.1: Bestrahlung von *P.c.*: Brutparameter getrennt nach Dosis und Ansatzbaum
 Table 13.1: Irradiation of *P.c.*: Breeding parameters separate for dose and breeding log

Dosis Baum	0				500		1000				1500		
	1.1	1.2	2.1	2.2	2.1	2.2	1.1	1.2	2.1	2.2	1.1	1.2	
EINISCHENZAHL													
1	63	59	18	78	51	124	x97	35	68	124	70	120	
2	-	112	29	99	26	120	25	x 7	70	140	x34	134	
3	52	82	60	69	78	80	-	90	15	121	27	116	
4	54	109	24	x111	40	97	102	15	61	128	x 8	70	
5	48	93	79	108	16	61	x 9	47	53	108	125	119	
6	x21	31	95	117	77	78	21	60	56	114	32	65	
MW(Baum)	54	81	57	94	54	93	49	58	62	123	64	104	
MW(Vers)	70,3 ± 27,3				75,8 ± 31,3		54,3 ± 31,6				94,8 ± 33,1		
MW(Dosis)	73,1 ± 28,7				75,6 ± 30,6		79,1 ± 37,5				87,8 ± 39,8		
EINISCHENDICHTE													
1	13,4	8,8	7,8	12,4	9,8	13,3	x 8,3	10,0	9,1	12,9	7,8	13,4	
2	-	13,7	10,4	12,7	8,1	11,5	8,1	x14,0	7,6	11,5	x9,4	13,1	
3	11,3	12,4	9,8	10,5	10,8	15,6	-	11,7	6,5	13,5	7,5	12,2	
4	13,8	13,6	7,7	x14,4	9,7	13,6	11,2	8,8	10,5	10,3	x6,6	9,2	
5	11,2	11,9	11,6	12,3	6,9	10,1	x 9,0	10,7	8,8	14,2	9,7	12,1	
6	x 8,1	12,4	11,9	12,9	15,0	8,1	7,5	12,0	12,1	11,6	6,8	8,1	
MW(Baum)	12,4	12,1	9,9	12,2	10,7	12,0	8,9	11,1	9,6	12,2	8,0	11,4	
MW(Vers)	12,3 ± 1,6		11,2 ± 1,6		11,4 ± 2,6		10,2 ± 1,8		11,1 ± 2,1			10,0 ± 2,5	
MW(Dosis)	11,7 ± 1,6				11,4 ± 2,6		10,7 ± 2,0				10,0 ± 2,5		
EIMORTALITÄT													
1	1,6	5,4	11,8	3,8	35,3	36,2	x81,2	51,4	40,9	58,8	77,1	64,1	
2	-	7,1	3,4	6,5	42,3	15,3	60,0	28,6	67,1	62,8	x91,1	66,4	
3	3,8	2,4	6,9	1,4	32,3	10,0	-	50,0	73,3	53,7	59,2	78,4	
4	16,7	12,3	8,3	x38,5	17,5	65,9	60,8	26,7	49,1	52,3	75,0	72,8	
5	8,3	6,5	3,8	5,9	x25,1	31,1	66,7	31,9	23,9	55,5	47,3	80,6	
6	x42,9	3,2	7,4	9,7	35,0	35,8	61,9	32,7	30,3	66,6	71,8	83,0	
MW(Baum)	7,6	6,2	6,0	5,5	32,5	32,5	60,9	41,5	42,3	58,3	63,9	74,2	
MW(Vers)	6,7 ± 4,7		5,7 ± 2,6		32,5 ± 15,0		49,8 ± 12,8		51,0 ± 14,1			70,1 ± 11,0	
MW(Dosis)	6,2 ± 3,7				32,5 ± 15,0		50,5 ± 13,2				70,1 ± 11,0		
korrig.	0,0				27,9		47,5				67,1		

Tab. 13.1(Forts.): Bestrahlung von *P.c.*: Brutparameter getrennt nach Dosis und Ansatzbaum
 Table 13.1(continued): Irradiation of *P.c.*: Breeding parameters separate for dose and breeding log

Dosis Baum	2000				2500		3000		4000		5000	
	1.1	1.2	2.1	2.2	2.1	2.2	1.1	1.2	1.1	1.2	1.1	1.2
1	x 2	4	5	-	31	111	73	107	58	5	86	-
2	104	71	52	32	75	32	27	88	59	-	93	21
3	109	29	95	87	57	124	50	44	97	x14	109	-
4	34	-	28	18	46	70	-	117	83	95	77	56
5	x 5	17	30	131	16	163	94	99	63	81	34	111
6	5	76	125	92	80	158	30	-	74	90	25	15
MW(Baum)	82	59	66	86	58	109	55	91	72	89	71	63
MW(Vers)	70,5 ± 33,7 74,7 ± 40,4				86,1 ± 46,9		72,9 ± 32,9		77,8 ± 15,1		68,0 ± 35,2	
MW(Dosis)	73,0 ± 36,7				86,1 ± 46,9		72,9 ± 32,9		77,8 ± 15,1		68,0 ± 35,2	
1	x 5,0	6,7	4,5	-	9,7	11,7	10,1	11,3	10,4	10,0	14,6	-
2	12,2	11,1	7,8	13,3	10,0	6,8	8,4	10,5	10,7	-	11,6	13,1
3	12,4	9,4	10,0	13,2	11,2	10,6	8,1	12,9	14,1	x 8,8	14,2	-
4	8,1	-	8,5	10,6	8,5	10,4	-	12,9	11,2	9,8	8,0	12,2
5	x10,0	13,1	11,1	13,9	6,9	13,6	11,1	13,0	11,9	13,1	13,1	13,7
6	7,1	11,0	10,8	12,3	9,9	14,1	12,5	-	9,9	15,0	11,4	7,5
MW(Baum)	10,9	10,5	9,6	13,2	9,9	11,2	10,0	12,1	11,4	12,6	12,2	13,0
MW(Vers)	10,7 ± 1,7 11,2 ± 2,2				10,6 ± 2,1		11,1 ± 1,8		11,8 ± 1,9		12,4 ± 2,0	
MW(Dosis)	11,0 ± 1,9				10,6 ± 2,1		11,1 ± 1,8		11,8 ± 1,9		12,4 ± 2,0	
1	x 100	75,1	20,0	-	93,5	95,5	93,4	95,2	96,6	100	100	-
2	79,8	81,7	90,4	87,5	89,3	93,8	81,5	88,6	91,5	-	100	100
3	82,6	86,2	95,8	78,2	96,5	94,4	100	93,2	96,9	100	100	-
4	82,4	-	50,0	77,7	87,0	84,3	-	88,9	100	97,9	100	100
5	x 100	82,3	83,3	87,8	25,0	95,7	94,7	84,8	98,4	97,5	97,1	100
6	100	75,0	80,8	73,9	93,8	86,1	93,3	-	83,9	95,0	96,0	100
MW(Baum)	81,6	81,0	80,1	81,9	92,0	91,6	92,6	90,1	94,6	97,0	98,9	100
MW(Vers)	81,3 ± 3,7 80,9 ± 13,3				91,8 ± 4,3		91,4 ± 5,4		95,3 ± 4,9		99,2 ± 1,5	
MW(Dosis)	80,0				91,5		90,9		95,7		99,5	
korrig.	80,0				91,5		90,9		95,7		99,5	

Tab. 13.2: Mortalität in den Normal- und Translokationsgelegen der Dauerzuchten
 Table 13.2: Egg mortality in normal and translocation bearing batches during laboratory rearing

	LINIE 2		LINIE 3		LINIE 6		LINIE 26	
	T-Gelege	+ -Gelege						
F 1	47,3+18,4	-	66,4+ 6,6	-	67,9+ 1,4	-	69,8+10,7	-
F 2	47,1+ 2,7	6,3+ 4,4	64,5+ 8,3	15,7	34,2+ 8,6	-	76,8+ 9,4	10,2
F 3	53,9+12,1	5,7+ 5,9	64,4+10,5	5,2+ 5,2	61,9+13,4	8,1+ 7,1	82,3+ 3,1	7,1+ 3,4
F 4	49,6+ 6,7	7,0+ 5,2	72,9+ 9,6	3,5+ 3,3	50,8+12,2	7,6+ 6,8	64,6+18,7	0,0
F 5	55,3+10,9	5,0+ 2,0	62,8+ 5,5	5,0+ 3,0	57,2+13,2	11,5+ 5,6	66,5+11,4	7,6+ 5,2
F 6	65,9+15,1	5,6+ 5,6	62,7+ 6,8	6,3+ 3,8	56,2+10,0	6,2+ 3,6	68,1+10,2	8,5+ 5,4
F 7	73,0+ 9,2	8,7+ 5,9	64,2+ 9,2	8,3+ 5,2	58,4+11,0	11,8+ 6,8	61,9+ 8,9	6,4+ 5,1
F 8	61,5+ 7,4	8,0+ 5,1	65,2+ 8,8	5,0+ 3,4	54,0+10,3	8,0+ 5,0	68,9+ 3,4	8,1+ 4,0
F 9	65,8+ 7,0	8,3+ 4,3	68,0+ 8,1	9,4+ 5,1	49,5+ 9,5	5,9+ 3,5	70,3+ 8,0	8,3+ 4,3
F10	59,4+ 2,7	7,9+ 5,2	67,9+ 9,9	8,5+ 4,4	49,6+ 7,1	8,3+ 3,7	67,3+11,8	11,2+ 3,9
F11	52,8+ 6,0	5,9+ 5,0	65,8+ 9,6	8,2+ 6,4	53,1+ 8,5	8,4+ 5,4	-	-
F12	56,1+10,5	8,0+ 4,8	-	-	56,3+ 9,8	8,0+ 4,5	-	-

Tab. 13.3: Brutparameter der Gelege aus verschiedenen Paarungstypen
 Table 13.3: Breeding parameters of batches from different coupling types

EINISCHENZAHL																																
Linie 2				Linie 3				Linie 6				Linie 26																				
	+ x	T!	+!	+ x	+!	T!	x +	+!	x +	+ x	T!	+ x	+!	T!	x +	+!	x +															
F 1	114,0	-	-	-	-	67,5	-	-	-	107,0	-	-	-	38,0	-	-	-															
F 2	75,0	106,6	97,2	120,8	73,4	-	-	89,0	77,6	-	-	-	59,0	-	-	61,0	39,0															
F 3	62,7	78,0	90,0	69,8	65,0	69,4	90,4	-	54,4	56,5	72,8	48,5	62,0	-	-	-	-															
F 4	44,0	-	44,0	-	34,3	64,7	64,0	72,8	48,2	51,5	71,8	43,0	72,8	35,0	73,0	-	-															
F 5	106,9	95,3	80,0	100,5	79,3	85,0	89,0	-	77,4	94,3	81,2	66,8	75,3	27,5	44,7	-	-															
F 6	53,8	50,1	64,7	71,0	84,0	76,7	95,0	45,0	71,3	75,8	60,0	111,5	79,9	47,8	-	-	50,0															
F 7	77,7	56,0	77,0	36,0	65,9	58,1	58,0	69,7	-	53,6	66,5	-	93,2	65,6	59,5	-	117,0															
F 8	88,8	62,4	47,0	49,0	71,6	68,9	97,6	86,0	72,0	83,1	68,5	47,0	48,0	71,1	81,2	-	142,0															
F 9	86,8	84,0	93,5	143,0	66,8	77,3	84,5	50,0	87,7	68,3	124,0	108,0	102,7	50,3	80,0	-	54,5															
F10	56,5	82,3	108,5	94,3	61,7	87,7	75,2	58,0	117,5	72,7	80,3	71,0	92,3	80,2	74,0	-	113,0															
F11	63,3	58,3	25,0	-	62,8	53,3	101,0	69,8	75,9	72,8	58,8	84,5	-	-	-	-	-															
F12	111,5	72,0	111,5	122,0	-	-	-	-	82,1	80,5	85,3	84,3	-	-	-	-	-															
	72,7±	29,2	79,5±	34,6	83,3±	34,0	92,7±	41,0	67,5±	25,1	67,0±	26,1	84,3±	28,3	70,4±	28,1	73,2±	30,7	69,6±	33,2	75,2±	30,4	72,0±	32,8	84,9±	31,8	63,0±	26,2	69,8±	25,1	81,5±	49,5
EINISCHENDICHTE																																
Linie 2				Linie 3				Linie 6				Linie 26																				
	+ x	T!	+!	+ x	+!	T!	x +	+!	x +	+ x	T!	+ x	+!	T!	x +	+!	x +															
F 1	8,7	-	-	-	13,4	-	-	-	13,2	-	-	-	8,1	-	-	-	-															
F 2	16,0	11,9	10,9	14,2	9,8	-	-	10,0	10,3	-	-	-	10,5	-	12,0	9,8	-															
F 3	11,4	12,9	12,2	12,7	10,8	10,6	11,3	-	10,1	10,3	12,3	10,5	13,3	-	-	-	-															
F 4	10,3	-	9,6	-	7,1	9,6	9,2	10,5	10,3	8,6	10,8	9,2	12,5	10,0	13,3	-	-															
F 5	12,5	12,7	12,2	12,1	14,5	12,4	14,7	-	14,0	15,1	14,8	14,5	11,3	12,3	15,4	-	-															
F 6	10,8	11,0	13,4	10,9	11,6	11,8	11,7	11,3	11,8	12,2	11,8	12,7	14,9	11,8	-	12,1	-															
F 7	12,8	14,4	9,7	10,6	13,0	14,1	13,5	12,9	-	11,8	11,6	-	14,5	14,1	13,7	15,6	-															
F 8	15,0	14,2	18,8	12,9	13,9	12,4	16,1	17,3	11,8	12,7	12,0	16,2	14,1	13,5	12,0	12,6	-															
F 9	12,8	12,5	11,9	13,6	12,9	12,8	13,8	14,3	12,3	12,0	12,4	12,9	12,8	10,3	10,5	11,3	-															
F10	9,6	12,2	12,1	11,8	12,0	12,2	15,1	10,8	13,8	12,1	11,8	11,3	12,3	12,8	12,0	12,6	-															
F11	13,3	14,1	13,9	-	11,5	13,0	13,9	11,7	12,9	12,1	12,3	13,0	-	-	-	-	-															
F12	14,2	10,9	13,5	10,3	-	-	-	-	11,9	11,4	12,8	11,9	-	-	-	-	-															
	12,1±	2,4	12,5±	2,2	12,3±	2,6	12,5±	1,9	12,1±	2,8	12,2±	2,7	13,0±	3,4	12,1±	2,9	11,9±	2,5	11,5±	2,8	12,4±	2,3	12,4±	2,6	13,1±	2,4	12,8±	2,4	12,6±	2,1	12,2±	2,0

Tab. 13.4: Karyotypanalyse: Meßwerte für Metaphasen mit Y-Chromosom: Normaltiere

Table 13.4: Analysis of karyotype: Measures of metaphases with y-chromosome: Normal individuals

	Armlänge						Armlänge						Armlänge						Armlänge						Armlänge						
	rel		%		Y1		rel		%		Y2		rel		%		Y3		rel		%		Y4		rel		%		Y5		
	p	q	p	q	%L	p/q	p	q	p	q	%L	p/q	p	q	p	q	%L	p/q	p	q	p	q	%L	p/q	p	q	p	q	%L	p/q	
1	44,0	67,5	9,2	14,1	23,3	,65	33,5	51,0	9,4	14,3	23,7	,65	27,0	40,0	8,6	12,7	21,3	,67	25,0	35,5	8,3	11,8	20,2	,70	25,0	35,0	7,8	11,8	19,6	,65	1
2	25,5	36,0	5,3	7,5	12,9	,71	21,0	27,0	5,9	7,6	13,5	,77	18,0	29,0	5,7	9,2	15,0	,62	19,5	28,0	6,5	9,3	15,8	,69	18,0	24,0	5,6	7,5	13,1	,75	2
3	24,0	28,5	5,0	6,0	11,0	,84	16,0	20,0	4,5	5,6	10,1	,80	15,0	18,5	4,8	5,9	10,7	,81	13,0	16,5	4,3	5,5	9,8	,78	16,5	20,0	5,1	6,2	11,4	,82	3
4	23,5	24,5	4,9	5,1	10,0	,96	13,0	19,0	3,6	5,3	9,0	,68	12,0	15,5	3,8	4,9	8,8	,77	12,5	16,5	4,2	5,5	9,7	,75	14,0	19,0	4,4	5,9	10,3	,73	4
5	19,5	26,0	4,1	5,4	9,5	,75	12,0	18,0	3,4	5,1	8,4	,66	12,5	14,5	4,0	4,6	8,6	,86	13,5	14,5	4,5	4,8	9,3	,93	12,5	17,5	3,9	5,4	9,3	,71	5
6	20,0	24,0	4,2	5,0	9,2	,83	14,5	15,0	4,1	4,2	8,3	,96	13,0	13,5	4,1	4,3	8,4	,96	11,0	15,5	3,7	5,2	8,8	,71	12,0	13,0	3,7	4,0	7,8	,92	6
7	9,5	35,0	2,0	7,3	9,3	,27	8,5	30,5	2,4	8,6	11,0	,28	7,5	21,5	2,4	6,8	9,2	,35	5,0	22,5	1,7	7,5	9,2	,22	7,0	27,0	2,2	8,4	10,6	,26	7
8	8,0	25,5	1,7	5,3	7,0	,31	5,5	23,5	1,5	6,6	8,1	,23	7,0	19,5	2,2	6,2	8,4	,36	5,0	20,0	1,7	6,7	8,3	,25	6,0	23,0	1,9	7,2	9,0	,26	8
9	4,0	18,0	0,8	3,8	4,6	,22	4,0	12,5	1,1	3,5	4,6	,32	4,0	14,0	1,3	4,5	5,7	,28	4,0	11,5	1,3	3,8	5,2	,34	4,0	11,0	1,2	3,4	4,7	,36	9
Y	0	15,0	0	3,1	3,1	0	0	12,0	0	3,4	3,4	0	0	12,0	0	3,8	3,8	0	0	11,0	0	3,7	3,7	0	0	14,0	0	4,4	4,4	0	Y
	478,0						356,5						314,0						300,0						321,5						
	Armlänge						Armlänge						Armlänge						Armlänge						Armlänge						
	rel		%		Y6		rel		%		Y7		rel		%		Y8		rel		%		Y9		rel		%		Y10		
	p	q	p	q	%L	p/q	p	q	p	q	%L	p/q	p	q	p	q	%L	p/q	p	q	p	q	%L	p/q	p	q	p	q	%L	p/q	
1	41,0	60,0	9,2	13,5	22,7	,68	28,0	39,0	8,7	12,1	20,8	,71	28,5	37,0	9,1	11,8	20,8	,77	28,0	41,0	8,9	13,1	22,0	,68	27,0	40,0	8,3	12,3	20,6	,67	1
2	24,0	29,0	5,4	6,5	11,9	,82	17,5	24,0	5,4	7,5	13,0	,73	15,5	24,5	4,9	7,8	12,7	,63	16,5	22,0	5,3	7,0	12,3	,75	17,5	23,0	5,4	7,1	12,4	,76	2
3	23,0	25,0	5,2	5,6	10,8	,92	15,0	17,5	4,7	5,4	10,1	,85	17,5	18,0	5,6	5,7	11,3	,97	16,0	18,0	5,1	5,8	10,9	,89	15,5	21,0	5,1	6,1	11,2	,82	3
4	17,0	28,0	3,8	6,3	10,1	,60	12,0	17,5	3,7	5,4	9,2	,68	15,0	17,0	4,8	5,4	10,2	,88	12,5	17,5	4,0	5,6	9,6	,71	13,5	19,5	4,1	6,0	10,1	,69	4
5	19,0	25,5	4,3	5,7	10,0	,74	13,0	15,0	4,0	4,7	8,7	,86	12,5	17,5	4,0	5,6	9,5	,71	11,5	17,5	3,7	5,6	9,3	,65	15,0	17,0	4,6	5,2	9,8	,88	5
6	15,0	18,0	3,4	4,0	7,4	,83	13,0	14,5	4,0	4,5	8,6	,89	13,5	15,5	4,3	4,9	9,2	,87	12,5	13,5	4,0	4,3	8,3	,92	12,5	14,5	3,8	4,4	8,3	,86	6
7	11,5	35,0	2,6	7,9	10,4	,33	6,5	23,5	2,0	7,3	9,3	,27	5,5	21,0	1,8	6,7	8,4	,26	7,5	22,0	2,4	7,0	9,4	,34	8,0	25,5	2,5	7,8	10,3	,31	7
8	7,0	26,5	1,6	6,0	7,5	,26	6,5	21,0	2,0	6,5	8,6	,31	4,0	18,0	1,3	5,7	7,0	,22	7,0	20,0	2,2	6,4	8,6	,35	6,5	21,0	2,0	6,4	8,6	,31	8
9	5,0	19,0	1,1	4,3	5,4	,26	5,0	15,0	1,6	4,7	6,2	,33	4,5	16,5	1,4	5,2	6,7	,27	4,5	13,5	1,4	4,3	5,8	,33	3,5	12,5	1,1	3,8	4,9	,28	9
Y	0	17,0	0	3,8	3,8	0	0	18,0	0	5,6	5,6	0	0	13,0	0	4,1	4,1	0	0	12,0	0	3,8	3,8	0	0	13,0	0	4,0	4,0	0	Y
	445,5						321,5						314,5						313,0						326,0						
	Armlänge						Armlänge						Armlänge						Armlänge												
	rel		%		Y11		rel		%		Y12		rel		%		Y13		rel		%		Y14		rel		%		Y15		
	p	q	p	q	%L	p/q	p	q	p	q	%L	p/q	p	q	p	q	%L	p/q	p	q	p	q	%L	p/q	p	q	p	q	%L	p/q	
1	21,5	34,0	7,7	12,2	20,0	,63	25,0	39,0	8,3	12,9	21,1	,64	27,5	39,0	9,3	13,2	22,4	,70													1
2	15,0	20,0	5,4	7,2	12,6	,75	16,5	24,5	5,4	8,1	13,5	,67	15,0	24,0	5,1	8,1	13,2	,62													2
3	12,5	14,5	4,7	5,2	9,9	,89	15,0	17,5	5,0	5,8	10,7	,85	15,0	18,0	5,1	6,1	11,1	,83													3
4	12,0	16,5	4,0	5,6	9,5	,71	13,5	15,0	4,5	5,0	9,4	,90	12,0	16,5	4,0	5,6	9,6	,72													4
5	12,5	14,0	4,5	5,0	9,5	,89	11,5	14,0	3,8	4,6	8,4	,82	10,0	14,0	3,4	4,7	8,1	,71													5
6	11,0	14,5	4,0	5,2	9,2	,76	12,0	12,5	4,0	4,1	8,1	,96	9,0	9,5	3,0	3,2	6,2	,94													6
7	7,0	18,5	2,5	6,7	9,2	,38	6,0	21,0	2,0	6,9	8,9	,28	7,0	22,5	2,4	7,6	10,0	,31													7
8	6,0	17,5	2,2	6,3	8,5	,34	5,0	19,0	1,7	6,3	7,9	,26	6,5	18,0	2,2	6,1	8,3	,36													8
9	5,0	15,5	1,8	5,6	7,4	,32	4,0	15,0	1,3	5,0	6,3	,26	5,0	15,0	1,7	5,1	6,7	,33													9
Y	0	12,0	0	4,3	4,3	0	0	17,0	0	5,6	5,6	0	0	13,0	0	4,4	4,4	0	0	13,0	0	3,7	3,7	0	0	14,0	0	4,4	4,4	0	Y
	278,0						303,0						296,5																		

Tab. 13.5: Karyotypanalyse: Meßwerte für Metaphasen mit X-Chromosom: Normaltiere

Table 13.5: Analysis of karyotype: Measures of metaphases with x-chromosome: Normal individuals

	Armlänge						X 1						Armlänge						X 2						Armlänge						X 3						Armlänge						X 4						Armlänge						X 5					
	rel		%		VL	p/q	p	q	p	q	VL	p/q	p	q	p	q	VL	p/q	p	q	p	q	VL	p/q	p	q	p	q	VL	p/q	p	q	p	q	VL	p/q	p	q	p	q	VL	p/q																		
	p	q	p	q																																							p	q	p	q	p	q	p	q	p	q	p	q	p	q	p	q	p	q
1	45,5	64,0	8,6	12,1	20,8	,71	27,5	36,5	8,2	10,9	19,2	,75	38,5	50,5	8,2	10,8	19,0	,76	31,0	37,0	8,8	10,5	19,3	,83	39,5	44,5	10,2	11,5	21,7	,88	1																													
2	29,5	41,0	5,6	7,8	13,4	,72	17,5	29,0	5,2	8,7	13,9	,60	25,0	36,5	5,3	7,8	13,1	,68	19,5	25,0	5,5	7,1	12,7	,78	20,0	31,0	5,2	8,0	13,2	,64	2																													
3	22,0	33,0	4,2	6,3	10,4	,66	15,0	18,0	4,5	5,4	9,9	,83	19,0	23,0	4,1	4,9	9,0	,82	15,5	20,0	4,4	5,7	10,1	,77	16,5	18,5	4,3	4,8	9,0	,89	3																													
4	24,0	24,5	4,5	4,6	9,2	,98	13,5	17,0	4,0	5,1	9,1	,79	17,0	23,5	3,6	5,0	8,6	,72	12,5	17,0	3,6	4,8	8,4	,73	12,5	15,5	3,2	4,0	7,2	,80	4																													
5	19,0	20,0	3,6	3,8	7,4	,95	11,0	15,0	3,3	4,5	7,8	,73	19,0	20,5	4,1	4,4	8,4	,92	11,0	15,0	3,1	4,3	7,4	,73	12,5	13,5	3,2	3,5	6,7	,92	5																													
6	13,5	23,0	2,6	4,4	6,9	,58	10,0	14,5	3,0	4,3	7,3	,69	12,0	20,0	2,6	4,3	6,8	,60	11,5	13,0	3,3	3,7	7,0	,88	11,5	13,0	3,0	3,4	6,3	,88	6																													
7	11,0	36,7	2,1	7,0	9,0	,30	7,0	25,0	2,1	7,5	9,6	,28	10,0	37,0	2,1	7,9	10,0	,27	5,0	26,0	1,4	7,4	8,8	,19	9,5	31,0	2,5	8,0	10,5	,38	7																													
8	8,0	34,0	1,5	6,4	8,0	,23	5,5	20,5	1,7	6,1	7,8	,27	9,5	32,0	2,0	6,8	8,9	,29	6,5	23,5	1,9	6,7	8,5	,27	9,0	24,0	2,3	6,2	8,5	,37	8																													
9	4,0	22,0	0,8	4,2	4,9	,18	5,0	15,0	1,5	4,5	6,0	,33	7,7	24,0	1,6	5,1	6,8	,32	6,0	18,5	1,7	5,3	7,0	,32	5,0	17,0	1,3	4,4	5,7	,29	9																													
X	23,0	30,0	4,4	5,7	10,0	,76	13,0	18,0	3,9	5,4	9,3	,72	17,5	26,5	3,7	5,7	9,4	,66	15,5	22,5	4,4	6,4	10,8	,69	17,5	25,5	4,5	6,6	11,1	,68	X																													
G	527,7						333,5						468,7						351,5						387,0						G																													
	Armlänge						X 6						Armlänge						X 7						Armlänge						X 8						Armlänge						X 9						Armlänge						X 10					
	rel		%		VL	p/q	p	q	p	q	VL	p/q	p	q	p	q	VL	p/q	p	q	p	q	VL	p/q	p	q	p	q	VL	p/q	p	q	p	q	VL	p/q	p	q	p	q	VL	p/q																		
	p	q	p	q																																							p	q	p	q	p	q	p	q	p	q	p	q	p	q	p	q	p	q
1	36,5	53,0	8,0	11,6	19,6	,69	37,5	50,0	8,1	10,9	19,1	,75	34,0	43,5	7,7	9,9	17,6	,78	21,5	34,0	6,8	10,8	17,7	,63	24,5	36,5	8,1	12,0	20,1	,67	1																													
2	23,0	35,5	5,0	7,8	12,8	,64	26,5	37,0	5,8	8,0	13,9	,91	25,0	36,5	5,7	8,3	13,9	,68	16,5	21,5	5,3	6,8	12,1	,76	14,0	21,0	4,6	6,9	11,5	,66	2																													
3	22,0	25,5	4,8	5,6	10,4	,86	21,5	23,5	4,7	5,1	9,8	,91	22,0	24,0	5,0	5,4	10,4	,91	15,5	18,5	4,9	5,9	10,8	,83	14,0	16,0	4,6	5,3	9,9	,87	3																													
4	22,0	24,5	4,8	5,4	10,2	,89	19,5	22,0	4,2	4,8	9,1	,88	17,5	21,0	4,0	4,8	8,7	,83	14,0	14,5	4,5	4,6	9,1	,96	13,0	14,5	4,3	4,8	9,1	,89	4																													
5	17,5	19,0	3,8	4,2	8,0	,92	19,0	21,5	4,1	4,7	8,8	,88	14,0	20,5	3,2	4,6	7,8	,68	13,0	15,0	4,1	4,8	8,9	,86	9,5	16,5	3,1	5,4	8,6	,57	5																													
6	16,0	17,0	3,5	3,7	7,2	,94	14,5	20,5	3,2	4,5	7,6	,70	13,5	21,0	3,1	4,8	7,8	,64	12,0	16,0	3,8	5,1	8,9	,75	10,0	12,5	3,3	4,1	7,4	,80	6																													
7	9,5	34,0	2,1	7,4	9,5	,28	8,0	3,0	1,7	7,0	8,7	,25	9,5	32,0	2,2	7,2	9,4	,29	7,5	23,0	2,4	7,3	9,7	,32	7,5	20,5	2,5	6,8	9,2	,36	7																													
8	6,5	26,0	1,4	5,7	7,1	,25	9,0	28,5	2,0	6,2	8,2	,31	8,5	31,0	1,9	7,0	8,9	,27	7,0	18,0	2,2	5,7	8,0	,39	6,5	18,0	2,1	5,9	8,1	,38	8																													
9	5,5	16,0	1,2	3,5	4,7	,34	7,5	19,5	1,6	4,2	5,9	,38	6,5	19,0	1,4	4,3	6,1	,34	4,0	13,0	1,3	4,1	5,4	,30	4,5	15,0	1,5	4,9	6,4	,30	9																													
X	21,0	27,0	4,6	5,9	10,5	,77	17,0	26,0	3,7	5,6	9,3	,65	17,0	25,5	3,9	5,8	9,6	,66	11,5	18,0	3,7	5,7	9,4	,64	10,0	19,5	3,3	6,4	9,7	,51	X																													
G	457,0						460,5						441,5						314,0						303,5						G																													
	Armlänge						X 11						Armlänge						X 12						Armlänge						X 13						Armlänge						X 14																	
	rel		%		VL	p/q	p	q	p	q	VL	p/q	p	q	p	q	VL	p/q	p	q	p	q	VL	p/q	p	q	p	q	VL	p/q	p	q	p	q	VL	p/q	p	q	p	q	VL	p/q																		
	p	q	p	q																																							p	q	p	q	p	q	p	q	p	q	p	q	p	q	p	q	p	q
1	30,0	41,0	9,1	12,5	21,6	,73	26,5	34,0	8,9	11,4	20,3	,78	22,0	34,0	7,7	11,9	19,5	,64	28,0	37,0	8,7	11,5	20,2	,75	2																																			
2	19,0	26,0	5,8	7,9	13,7	,73	17,5	23,0	5,9	7,7	13,6	,76	14,0	20,5	4,9	7,2	12,0	,68	17,5	26,0	5,5	8,1	13,5	,67	3																																			
3	15,5	17,5	4,7	5,3	10,0	,88	13,0	14,5	4,4	4,9	9,2	,89	13,0	14,0	4,5	4,9	9,4	,93	14,0	16,0	4,4	5,0	8,7	,87	4																																			
4	9,5	15,0	2,9	4,6	7,4	,63	12,5	13,5	4,2	4,5	8,7	,92	10,0	16,0	3,5	5,6	9,1	,62	11,0	15,0	3,4	4,7	8,1	,73	5																																			
5	9,5	13,5	2,9	4,1	7,0	,70	10,5	12,5	3,5	4,2	7,7	,84	10,5	15,0	3,7	5,2	8,9	,70	9,5	13,0	3,0	4,1	7,0	,73	6																																			
6	9,0	9,5	2,7	2,9	5,6	,94	10,5	11,0	3,5	3,7	7,2	,95	10,5	14,0	4,0	4,9	8,9	,82	10,0	12,5	3,1	3,9	7,0	,80	7																																			
7	8,0	24,5	2,4	7,4	9,9	,32	7,5	21,0	2,5	7,1	9,6	,35	6,0	18,5	2,1	6,5	8,6	,32	8,5	21,5	2,7	6,7	9,3	,39	8																																			
8	6,5	18,0	2,0	5,5	7,4	,36	6,0	20,0	2,0	6,7	8,7	,30	4,5	18,0	1,6	6,3	7,9	,25	7,0	19,0	2,2	5,9	8,1	,37	9																																			
9	6,0	16,0	1,8	4,9	6,7	,37	4,0	13,0	1,3	4,4	5,7	,30	4,0	12,0	1,4	4,2	5,6	,39	5,0	14,0	1,6	4,4	5,9	,35	X																																			
X	12,5	22,5	3,8	6,8	10,6	,55	9,5	17,5	3,2	5,9	9,1	,54	12,0	17,0	4,2	6,0	10,1	,70	15,0	21,0	4,7	6,6	12,4	,71	G																																			
G	329,0						297,5						286,5						320,5						G																																			

Tab. 13.6: Karyotypanalyse: Meßwerte für Metaphasen mit Y-Chromosom: Tiere aus Linie 15

Table 13.6: Analysis of karyotype: Measures of metaphases with y-chromosome: Individuals of Line 15

	Armlänge						Y1	Armlänge						Y2	Armlänge						Y3	Armlänge						Y4	Armlänge						Y5
	rel				%L	p/q		rel				%L	p/q		rel				%L	p/q		rel				%L	p/q		rel				%L	p/q	
	p	q	p	q				p	q	p	q				p	q	p	q				p	q	p	q				p	q	p	q			
1	23,0	33,5	8,1	11,8	19,9	,68	22,0	32,5	7,2	12,2	19,4	,67	22,5	34,5	8,1	12,5	20,6	,65	27,5	48,0	8,0	13,9	21,9	,57	33,0	46,0	9,0	12,6	21,6	,71	1				
2	15,0	20,0	4,9	7,6	12,5	,65	16,5	20,0	5,7	7,2	12,2	,85	14,5	20,0	5,2	7,2	12,5	,72	19,0	28,0	5,5	8,1	13,6	,68	20,0	31,5	5,5	8,6	14,1	,63	2				
3	12,0	15,0	5,3	6,3	11,6	,83	15,5	17,5	5,6	6,1	11,7	,88	15,0	16,0	5,4	5,8	11,2	,93	18,0	18,0	5,2	5,2	10,5	1,00	16,5	19,5	4,5	5,3	9,9	,84	3				
4	13,0	19,0	4,4	5,3	9,7	,83	14,0	14,5	5,2	5,4	10,6	,90	12,5	15,0	4,5	5,4	9,9	,83	12,5	19,5	3,6	5,7	9,3	,64	15,5	18,0	4,2	4,9	9,2	,69	4				
5	12,0	13,0	4,4	4,8	9,2	,92	14,0	15,5	4,8	5,0	9,9	,96	12,0	13,0	4,3	4,7	9,0	,92	14,0	17,5	4,1	5,1	9,1	,80	13,5	18,0	3,7	5,3	9,0	,86	5				
6	9,5	14,0	3,3	4,9	8,3	,68	9,0	16,5	3,2	5,9	9,2	,41	11,0	13,5	4,0	4,9	8,9	,81	13,0	17,5	3,5	5,1	8,9	,74	12,5	17,0	3,4	4,7	8,1	,73	6				
7	3,0	21,5	1,9	7,6	9,5	,25	4,5	21,5	1,8	7,5	9,3	,23	5,0	20,0	1,8	7,2	9,0	,25	6,0	27,0	1,7	7,8	9,6	,22	7,0	28,0	1,9	7,7	9,6	,25	7				
8	5,0	21,5	1,8	7,4	9,2	,24	4,0	19,0	1,4	7,0	8,4	,09	4,0	19,0	1,4	6,9	8,3	,21	4,5	22,0	1,3	6,4	7,7	,20	8,0	26,0	2,2	7,1	9,3	,30	8				
9	4,0	15,5	1,4	5,6	7,0	,25	3,0	14,5	1,1	5,0	6,1	,26	3,5	14,5	1,3	5,2	6,5	,24	5,5	15,0	1,6	4,4	6,0	,36	6,0	16,0	1,6	4,4	6,0	,37	9				
Y	0	9,0	0	3,2	3,2	,00	0	7,0	0	2,5	2,5	,00	0	11,0	0	4,0	4,0	,00	0	12,0	0	3,5	3,5	,00	0	12,0	0	3,3	3,3	,00	Y				
	284,0							278,5							276,5							344,5							365,5						
	Armlänge						Y6																												
	rel				%L	p/q		rel				%L	p/q	rel				%L	p/q	rel				%L	p/q	rel				%L	p/q				
	p	q	p	q			p	q	p	q	p			q	p	q	p			q	p	q	p			q	p	q	p			q	p	q	p
1	38,0	52,5	9,2	12,7	21,9	,72																										1			
2	23,5	37,5	5,7	9,1	14,8	,62																										2			
3	17,0	29,0	4,1	7,0	11,1	,58																										3			
4	20,5	22,5	5,0	5,4	10,4	,91																										4			
5	16,0	21,0	3,9	5,1	8,9	,76																										5			
6	15,0	16,5	3,6	4,0	7,6	,91																										6			
7	14,0	27,0	3,4	6,5	9,9	,52																										7			
8	6,0	26,5	1,5	6,4	7,9	,22																										8			
9	5,5	15,5	1,3	3,8	5,1	,35																										9			
Y	0	10,0	0	2,4	2,4	,00																										Y			
	413,5																																		

Tab. 13.7: Karyotypanalyse: Meßwerte für Metaphasen mit Y-Chromosom: Tiere aus Linie 15

Table 13.7: Analysis of karyotype: Measures of metaphases with y-chromosome: Individuals of Line 15

	Armlänge				X1		Armlänge				X2		Armlänge				X3		Armlänge				X4		Armlänge				X5		
	rel		%				rel		%				rel		%				rel		%				rel		%				
	p	q	p	q	%L	p/q	p	q	p	q	%L	p/q	p	q	p	q	%L	p/q	p	q	p	q	%L	p/q	p	q	p	q	%L	p/q	
1	23,0	29,0	8,4	10,6	18,9	,79	23,0	33,0	8,3	12,0	20,3	,69	23,0	32,0	7,5	10,4	17,8	,72	21,5	32,0	7,5	11,2	18,8	,67	27,0	40,0	8,6	12,8	21,4	,67	1
2	16,0	21,0	5,8	7,7	13,5	,76	14,0	22,5	5,1	8,2	13,2	,62	19,0	26,0	5,5	7,8	13,3	,71	17,0	22,5	6,0	7,9	13,9	,75	15,0	24,5	4,8	7,8	12,6	,61	2
3	13,5	16,0	4,9	5,8	10,7	,84	13,0	14,0	4,7	5,1	9,8	,93	14,0	16,0	4,5	5,2	9,7	,87	12,5	14,5	4,4	5,1	9,5	,86	12,5	18,5	4,1	4,8	8,9	,86	3
4	11,0	12,0	4,0	4,4	8,4	,91	12,0	12,0	4,3	4,3	8,7	1,00	12,0	14,5	3,9	4,7	8,6	,82	9,5	17,0	3,3	6,0	9,3	,56	12,0	15,5	3,8	4,9	8,8	,77	4
5	10,5	11,0	3,8	4,0	7,8	,95	11,5	12,0	4,2	4,3	8,5	,96	10,0	16,0	3,2	5,2	8,4	,62	11,5	13,5	4,0	4,7	8,8	,85	10,0	17,0	3,2	5,4	8,6	,59	5
6	10,5	10,5	3,8	3,8	7,7	1,00	9,5	13,0	3,4	4,7	8,2	,73	11,0	11,5	3,6	3,7	7,3	,95	9,5	15,0	3,3	5,3	8,6	,63	12,0	14,0	3,8	4,5	8,3	,85	6
7	5,0	19,0	1,8	6,9	8,7	,26	4,5	18,0	1,6	6,5	8,2	,25	5,0	22,0	1,6	7,1	8,8	,22	4,5	19,0	1,6	6,7	8,2	,23	5,0	21,5	1,6	6,9	8,5	,23	7
8	4,5	17,0	1,6	6,2	7,8	,26	4,0	17,5	1,5	6,3	7,8	,23	5,0	19,5	1,6	6,3	7,9	,25	3,0	18,5	1,1	6,5	7,5	,16	5,0	19,0	1,6	6,1	7,7	,26	8
9	5,0	12,5	1,8	4,6	6,4	,40	4,0	12,5	1,5	4,5	6,0	,32	4,5	17,5	1,5	5,7	7,1	,25	3,0	14,0	1,1	4,9	6,0	,21	4,0	13,0	1,3	4,1	5,4	,30	9
X	11,0	16,5	4,0	6,0	10,0	,66	9,5	16,5	3,4	6,0	9,4	,57	14,0	20,0	4,5	6,5	11,0	,70	10,0	17,0	3,5	6,0	9,5	,59	13,0	15,0	4,0	5,9	9,9	,67	X
	<u>274,5</u>						<u>276,0</u>						<u>308,5</u>						<u>285,0</u>						<u>313,5</u>						
	Armlänge				X6		Armlänge				X7		Armlänge				X8														
	rel		%				rel		%				rel		%				rel		%										
	p	q	p	q	%L	p/q	p	q	p	q	%L	p/q	p	q	p	q	%L	p/q													
1	30,5	46,0	8,7	13,1	21,8	,66	35,0	49,5	9,0	12,7	21,7	,70	42,5	58,0	9,3	12,7	21,9	,73													1
2	19,5	29,5	5,5	8,4	13,9	,66	19,5	31,5	5,0	8,1	13,1	,62	28,5	40,5	6,2	8,8	15,1	,70												2	
3	14,0	17,0	4,0	4,8	8,8	,82	16,0	19,5	4,1	5,0	9,1	,82	18,0	21,5	3,9	4,7	8,6	,83												3	
4	12,0	17,5	3,4	5,0	8,4	,68	12,5	22,0	3,2	5,6	8,8	,57	13,5	25,0	2,9	5,5	8,4	,54												4	
5	10,5	18,5	3,0	5,3	8,3	,56	14,5	18,0	3,7	4,6	8,3	,50	18,0	20,0	3,9	4,4	8,3	,90												5	
6	11,0	12,5	3,1	3,6	6,7	,88	16,0	16,5	4,1	4,2	8,3	,97	14,0	23,0	3,1	5,0	8,1	,61												6	
7	6,0	27,0	1,7	7,7	9,4	,22	6,0	27,0	1,5	6,9	8,5	,22	6,5	32,5	1,4	7,1	8,5	,20												7	
8	5,0	24,5	1,4	7,0	8,4	,20	5,0	26,0	1,3	6,7	8,0	,19	5,5	28,0	1,2	6,1	7,3	,19												8	
9	4,5	15,0	1,3	4,3	5,5	,30	4,5	17,0	1,2	4,4	5,5	,26	5,5	16,0	1,2	3,5	4,7	,34												9	
X	12,0	19,0	3,4	5,4	8,8	,63	14,0	20,0	3,6	5,1	8,7	,70	17,5	24,0	3,8	5,2	9,1	,73												X	
	<u>351,5</u>						<u>390,0</u>						<u>458,0</u>																		

13 LITERATURVERZEICHNIS

- Asman, S.M., McDonald, P.T., Prout, T. 1981: Field studies of genetic control systems for mosquitoes.
Annual Review of Entomology 26,1981: 289-318
- Asman, S.M., Nelson, R.L., McDonald, P.T. 1979: Pilot release of a sex linked multiple translocation into a *Culex tarsalis* field population in Kern County, California.
Mosquito News 39,1979: 248-258
- Baader, E.J. 1989: *Pityogenes* spp. (Col., Scolytidae): Untersuchungen über verhaltenssteuernde Duftstoffe und deren Anwendung im Waldschutz.
Zeitschrift für angewandte Entomologie 107, 1989: 1-31
- Bauer, H. 1939: Röntgenauslösung von Chromosomenmutationen bei *Drosophila melanogaster*.
I. Bruchhäufigkeit, -verteilung und -rekombination nach Speicheldrüsenuntersuchung.
Chromosoma 1,1939: 343-390
- Brower, J.H. 1977: Effects of chronic gamma radiation on populations of *Ips* (Coleoptera, Scolytidae) in trap logs.
Ecological Entomology 2(2),1977: 105-112
- Burnham, C.R. 1962: Discussions in Cytogenetics. IV. Interchanges
Burgess, Minneapolis, Minnesota
- Catcheside, D.G. 1938: The effect of X-ray dosage upon the frequency of induced structural changes in the chromosomes of *Drosophila melanogaster*.
Journal of Genetics 36,1938: 307-320
- Choudhary, M.A. 1983: The development of genetic control systems for the malaria mosquito *Anopheles (Cellia) stephensi* L. (Diptera: Culicidae).
Dissertation; Naturwissenschaftl. Fakultät der Joh.-Gutenberg-Universität Mainz
- Curtis, C.F. 1968: Possible use of translokations to fix desirable genes in insect pest populations.
Nature 218,1968: 368-369
- Curtis C.F. 1968: A possible genetic method for the control of insect pests, with special reference to Tsetse Flies (*Glossina* spp.).
Bulletin of Entomological Research 57,1968: 509-523

- Curtis, C.F. 1971: Experiments on breeding translocation homozygotes in Tsetse flies.
In: IAEA (Hrsg.): Sterility principle for insect control or eradication.
STI/PUB/265,1971: 425-435
- Curtis C.F. & Hill W.G. 1968: Theoretical and practical studies on a possible genetic method
for Tsetse Fly control.
In: IAEA (Hrsg.): Isotopes and radiation in entomology. Wien, 1968: 243-247
- Curtis C.F. & Hill W.G. 1971: Theoretical studies on the use of translocations for the control
of Tsetse Flies and other disease vectors.
Theoretical Population Biology 2,1971: 71-90
- Davidson, G. 1968: Genetic control of insect pests.
Academic Press; London, New York 1974; 158 pp
- Dennhöfer, L. 1974: Die Speicheldrüsenchromosomen der Stechmücke *Culex pipiens* L.
III. Induzierte chromosomale Aberrationen.
Genetica 45,1974: 39-59
- Führer, E. 1976: Fortpflanzungsbiologische Unverträglichkeit beim Kupferstecher (*Pityogenes
chalcographus* L.) - ein neuer Ansatz zur Borkenkäferbekämpfung?
Forstarchiv 47,1976: 114-117
- Führer, E. 1977: Studien über intraspezifische Inkompatibilität bei *Pityogenes chalcographus*
L. (Coleoptera, Scolytidae).
Zeitschrift für angewandte Entomologie 83,1977: 286-297
- Führer, E. 1978: Rassendifferenzierung bei *Pityogenes chalcographus* L. (Coleoptera, Scolytidae).
I. Morphologische Merkmale.
Zeitschrift für angewandte Entomologie 86,1978: 392-402
- Führer, E. 1980: Spermapolyploidie durch interpopuläre Bastardierung bei *Pityogenes chalcographus*.
Naturwissenschaften 67,1980: 410
- Führer, E. 1981: Jahreszeitliche Qualitätsschwankungen des Fichtenbastes (*Picea excelsa*
Link) als Brutssubstrat für den Borkenkäfer *Pityogenes chalcographus* L. (Coleop-
tera, Scolytidae).
Zeitschrift für angewandte Entomologie 91,1981: 74-83

- Führer, E. 1985: Air pollution and the incidence of forest insect problems.
Zeitschrift für angewandte Entomologie 99,1985: 371-377
- Führer, E. & Klipstein, E.-L. 1980: Rassendifferenzierung bei *Pityogenes chalcographus* L.
(Coleoptera, Scolytidae). Fertilität intraspezifischer F1-Bastarde.
Forstwissenschaftliches Centralblatt 99,1980: 85-90
- Galoux, A. 1948: Etudes statistiques sur une pullulation de *Pityogenes chalcographus* L..
Parasitica 4(2),1948: 43-72
- Jost, E. & Laven, H. 1971: Meiosis in translocation heterozygotes in the mosquito *Culex pipiens*.
Chromosoma 35,1971: 184-205
- Klauser, O. 1954: Ein Beitrag zur Kenntnis des Kupferstechers (*Pityogenes chalcographus* L.).
In: Wellenstein, G. (Hrsg.): Die große Borkenkäferkalamität in Südwestdeutschland
1944-1951. Forstschutzstelle Südwest/Ringingen 1954
- Klipstein, E.-L. 1983: Rassendifferenzierung beim Kupferstecher (*Pityogenes chalcographus* L.,
Coleoptera, Scolytidae) unter morphologischem, ökologischem und genetischem
Aspekt.
Dissertation, Forstwissenschaftl. Fakultät der Georg-August-Universität Göttingen
- Knipling, E.F. 1955: Possibilities of insect control or eradication through the use of sexually
sterile males.
Journal of Economic Entomology 48,1955: 459-462
- Knipling, E.F. 1960: Use of insects for their own destruction.
Journal of Economic Entomology 53,1960: 415-420
- Knipling E.F. & Klassen W. 1976: Relative efficiency of various genetic mechanisms for
suppression of insect populations.
USDA Technical Bulletin 1533, 1976
- Kutsche-Ohmann, J. 1978: Methoden zur Homozygotisierung von Chromosomenaberrationen
(speziell Translokationen) und unterschiedliche crossing-over Raten in den Stech-
mückenunterarten *Culex pipiens pipiens* (Stamm Paris) und *Culex pipiens fatigans*
(Stamm Delhi).
Dissertation, Naturwissenschaftl. Fakultät der Joh.-Gutenberg-Universität Mainz

- LaChance, L.E. 1967: The induction of dominant lethal mutations in insects by ionizing radiation and chemicals - as related to the sterile male technique of insect control. In: Wright, J.W. & Pal, R. (Hrsg.): Genetics of insect vectors of disease. Elsevier 1967: 617-650
- Lanier, G.N. 1966: Interspecific mating and cytological studies of closely related species of *Ips* DeGeer and *Orthotomicus* Ferrari (Coleoptera, Scolytidae). Canadian Entomologist 98,1966: 175-188
- Lanier, G.N. 1970a: Biosystematics of North American *Ips* (Coleoptera, Scolytidae): Hoppings group IX. Canadian Entomologist 102,1970: 1139-1163
- Lanier, G.N. 1970b: Biosystematics of the genus *Ips* (Coleoptera, Scolytidae) in North America: Hoppings group III. Canadian Entomologist 102,1970: 1404-1423
- Lanier, G.N. & Wood, D.L. 1968: Controlled mating, karyology, morphology, and sex-ratio in the *Dendroctonus ponderosae*-complex. Annals of the Entomological Society of America 61,1968: 517-526
- Laven, H. 1968: Genetische Methoden zur Schädlingsbekämpfung. Anzeiger für Schädlingskunde 16,1968: 1-7
- Laven H. 1969: Eradicating mosquitoes using translocations. Nature 221,1969: 958-959
- Laven, H. 1969: Genetische Schädlingsbekämpfung: Produktion von Semisterilität bei der Stechmücke *Culex pipiens* und Aussichten für die Bekämpfung mit diesem System. Anzeiger f. Schädlingskunde u. Pflanzenschutz 42(2),1969: 17-19
- Laven, H., Jost, E. 1971: Inherited semisterility for control of harmful insects. I. Production of semisterility due to translocations in the mosquito, *Culex pipiens* L., by X-rays. Experientia 27,1971: 471-473
- Levan, A., Fredga, K., Sandberg, A. 1964: Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas 52,1964/65: 201-220

- Lorimer N., Lounibos L.P., Petersen J.L. 1976: Field trials with a translocation homozygote in *Aedes aegypti* for population replacement.
Journal of Economic Entomology 69,1976: 405-409
- Meredith, R. 1969: A simple method for preparing meiotic chromosomes from mammalian testis.
Chromosoma 26,1969: 254-258
- Milby, M.M., Nelson, R.L., McDonald, P.T. 1980: Release of heterozygous translocated adult males for genetic control of *Culex tarsalis* at an isolated site.
Mosquito News 40,1980: 83-90
- Muller, H.J. & Altenberg, E. 1930: The frequency of translocations produced by X-rays in *Drosophila melanogaster*.
Genetics 15,1930: 283-311
- Naumann-Etienne, K., Kühn, W., Handl, J., Feldhoff, E. 1977: Anwendung der Indikatoraktivierungsmethode zur Markierung von Borkenkäfern (Coleoptera, Scolytidae).
Zeitschrift für angewandte Entomologie 83(1),1977: 40-51
- Nolte, N. 1982: Untersuchungen über die Biologie von *Contortylenchus chalcographi* (Fuchs 1983) Rühm 1950, einer endoparasitischen, mit dem Kupferstecher (*Pityogenes chalcographus* L.) vergesellschafteten Nematodenart.
Diplomarbeit, Forstwissenschaftl. Fakultät der Georg-August-Universität Göttingen
- Patau, K. 1960: The identification of individual chromosomes, especially in man.
American Journal of Human Genetics 12,1960: 250-276
- Radu M., Rossler Y., Koltin Y. 1975: The chromosomes of the Mediterranean Fruit Fly *Ceratitidis capitata* (Weid.): Karyotype and chromosomal organisation.
Cytologia 40,1975: 823-828
- Ritzengruber, O., Führer, E. 1986: Isoenzymanalyse verschiedener Populationen von *Pityogenes chalcographus* L. (Col., Scolytidae). I. Methodenanpassung, Enzym polymorphismus.
Zeitschrift für angewandte Entomologie 101(2),1986: 187-194
- Scherb, 1964: Cytologie und Cytotaxonomie der Ipiden.
Dissertation, Naturwissenschaftl. Fakultät der Joh.-Gutenberg-Universität Mainz

- Schuler, G. 1983: Herstellung und Isolierung von männchengekoppelten Translokationen bei der Stechmücke *Aedes vexans* (Meigen).
Dissertation, Naturwissenschaftl. Fakultät der Joh.-Gutenberg-Universität Mainz
- Schwerdtfeger, F. 1929: Ein Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie des Borkenkäfers *Pityogenes chalcographus* L.
Zeitschrift für angewandte Entomologie 15,1929: 335-427
- Selinger, R. 1972: Inherited semisterility for control of harmful insects. V. Translocations in *Culex tritaeniorhynchus*.
Experientia 28,1972: 481-482
- Serebrovskii, A.S. 1940: On the possibility of a new method for control of insect pests.
Zoologicheskii Zhurnal 19(4),1940: 618-630
übersetzt aus dem Russischen in: IAEA (hrsg.): Sterile male technique for eradication or control of harmful insects. 1969
- Sharma, R.C. 1981: The development of genetic control systems in the Rice Weevil, *Sitophilus oryzae*.
Dissertation, Naturwissenschaftl. Fakultät der Joh.-Gutenberg-Universität Mainz
- Smith, S.G. 1950: The Cyto-taxonomie of Coleoptera.
Canadian Entomologist 82(3),1950: 58-68
- Smith S.G. 1952: The cytology of *Sitophilus (Calandra) oryzae* (L.), *S. granarius* (L.), and some other Rhynchophora (Coleoptera).
Cytologia 17,1952: 50-70
- Smith, S.G. 1953: Chromosome numbers of Coleoptera.
Heredity 7,1953: 31-48
- Smith, S.G. 1960: Cytogenetics of Insects.
Annual Review of Entomology 5,1960: 69-84
- Smith, S.G. 1962: Cytogenetic pathways in Beetle speciation.
Canadian Entomologist 94,1962: 941-955
- Steffens, R.J. 1978: Produktion von Translokationen bei der Mittelfruchtfliege *Ceratitis capitata*.
Diplomarbeit, Institut für Genetik der Johannes-Gutenberg-Universität Mainz

- Steffens, R.J. 1983: Methodology of translocation production and stability of translocations in the Mediterranean Fruit Fly, *Ceratitis capitata* Wied. (Diptera, Tephritidae).
Zeitschrift für angewandte Entomologie 96(3),1983: 181-188
- Sturies, H.-J., Führer, E. 1979: Rassendifferenzierung bei *Pityogenes chalcographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). II. Partnerdiskriminierung bei der Paarung.
Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 150,1979: 99-101
- Virkki, N. 1960: Cytology of male meiosis in certain European forest beetles of the families Scolytidae, Cleridae, and Anobiidae.
Annales Academiae Scientiarum Fennica Ser. A, IV 49: 1-18
- Vité, J. P. 1988: Grundlagen eines erfolgreichen Waldschutzes durch den Einsatz von Pheromonen.
Allgemeine Forstzeitung 43, 1988: 936-937
- Vyplel, G. 1983: Untersuchungen zur Fortpflanzungsphysiologie des Kupferstechers *Pityogenes chalcographus* L. (Coleoptera, Scolytidae).
Dissertation, Formal- und Naturwissenschaftl. Fakultät der Universität Wien
- Whitten, M.J. 1982: The use of genetically selected strains for pest replacement or suppression.
In: Hoy, M.A., McKelvey, J.J., jr (Hrsg.): Genetics in relation to pest management.
The Rockefeller Foundation 1979
- Wood, D.L. & Stark, R.W. 1966: The effects of chronic gamma radiation on the biology and behavior of adult *Ips confusus* (LeConte) (Coleoptera, Scolytidae).
Canadian Entomologist 98,1966: 1-10
- Woodwell, G.M. 1963: Design of the Brookhaven experiment on the effects of ionizing radiation on a terrestrial ecosystem.
Radiation Botany 3,1963: 125-133
- Wulf, A. 1983: Untersuchungen über den insektenpathogenen Pilz *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. als Parasit des Borkenkäfers *Pityogenes chalcographus* L. (Col., Scolytidae).
Zeitschrift für angewandte Entomologie 95(1),1983: 34-46

15 DANKSAGUNG

Die Anregung und den ersten Anstoß zum Beginn dieser Arbeit erhielt ich von Herrn Prof.Dr. H. Laven, dem damaligem Leiter des Institutes für Genetik der Johannes-Gutenberg-Universität in Mainz.

Herr Prof.Dr. F. Schaller übernahm dankenswerterweise die Betreuung meiner Arbeit, nachdem ich nach Wien gewechselt war. Er gab auch die Genehmigung zur Durchführung der Arbeiten an einem fremden Institut.

Dem Leiter des Institutes für Forstzoologie an der Georg-August-Universität, Göttingen, Herrn Prof.Dr. S. Bombosch danke ich für die Unterstützung meiner Arbeit an seinem Institut durch die Überlassung eines Arbeitsplatzes und die zeitweise Finanzierung meines Projektes.

Besonders möchte ich aber Herrn Prof.Dr. E. Führer für die nette Aufnahme in seine Arbeitsgruppe in Göttingen und am Institut für Forstentomologie und Forstschutz der Universität für Bodenkultur Wien danken. Seine engagierte Betreuung und sein Interesse waren wichtige Voraussetzungen für den erfolgreichen Abschluß meiner Dissertation und der darauf aufbauenden Arbeiten. Seinen Bemühungen verdanke ich auch die Finanzierung der Arbeiten durch das Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft der Republik Österreich, dem an dieser Stelle ebenfalls gedankt sei.

Dank sage ich auch allen Kollegen und Mitarbeitern am Institut; nicht nur für ihre Unterstützung der praktischen Arbeit sondern auch für ihre stete Bereitschaft zu Diskussionen und Gesprächen.

Ganz besonders muß ich mich aber bei meiner Frau für ihre Anteilnahme an dieser Arbeit bedanken und dafür, daß sie bereit war, einige Unbequemlichkeiten auf sich zu nehmen, die das Leben an der Seite eines Wissenschaftlers im Allgemeinen und eines werdenden Doktors im Besonderen mit sich bringt.

Nicht zuletzt gebührt auch meinen Eltern ein besonderer Dank dafür, daß sie mir nicht nur mein Studium ermöglicht sondern mich auch noch während meiner Dissertation nach Kräften unterstützt haben.