

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

**Verknüpfung von Cytologie und Genetik bei *Oenothera*.**

(Sammelreferat.)

Von **Eckhard Kuhn**.

Die Untersuchungen über die Vererbung bei den Nachtkerzen (Arten der Gattung *Oenothera*) haben sich seit DE VRIES zu einer Sonderdisziplin der Genetik entwickelt. *Oenothera* bildet in der Vererbungslehre eine Sonderdisziplin nicht nur wegen des *Umfanges* der ihr gewidmeten Forschungen, sondern vor allem wegen *Besonderheiten* ihrer Vererbungsweise, die zunächst ganz aus dem Rahmen der übrigen Genetik herauszufallen schienen. In dieser Zeitschrift hat RUDLOFF 1929 (Bd. 1, S. 33—40) die in der Hauptsache von RENNERS aufgeklärten Grundlagen der Vererbungserscheinungen geschildert und auch schon die Beziehungen zwischen dem genetischen und cytologischen Sonderverhalten dargestellt, soweit das zu diesem Zeitpunkt schon möglich war. Inzwischen ist die seinerzeit noch etwas hypothetische Verknüpfung zwischen Genetik und Cytologie zu einer wohl begründeten und in sich geschlossenen Theorie ausgebaut worden. In den folgenden Zeilen soll der Versuch gemacht werden, diese eben angedeutete Entwicklung des *Oenothera*-Problems (etwa seit dem Jahre 1928) in den Grundzügen zu schildern. Es soll dabei an das ausgezeichnete, sehr klar geschriebene Sammelreferat von RUDLOFF angeknüpft werden.

**I. Die genetischen und cytologischen Besonderheiten.**

Die Besonderheiten in der Gattung *Oenothera* können in 4 wesentliche Punkte zusammengefaßt werden:

1. Fester Zusammenschluß der einzelnen Erbfaktoren zu relativ starren, voneinander unabhängigen Komplexen. 2. Konstanz der Heterozygoten. 3. Erscheinung des Koppelungswechsels. 4. Auftreten von Chromosomenringen in der Reifeteilung.

Diese 4 Besonderheiten können in diesem einleitenden Abschnitt nur summarisch dargestellt werden. Es sei ausdrücklich auf das RUDLOFFsche Sammelreferat verwiesen, das (mit Ausnahme des Koppelungswechsels) diese Fragen ausführlich schildert.

1. *Zusammenschluß der einzelnen Faktoren zu Komplexen*. Fast alle Arten aus der *biennis*-Gruppe der Sektion *Onagra* (auf die sich die meisten *Oenothera*-Untersuchungen beziehen)

sind *Heterozygoten*<sup>1</sup>. Nur *Oenothera Hookeri* ist homozygotisch.

Die heterozygoten *Oenotheren* sind nicht in einzelnen wenigen Erbfaktoren, sondern in einer Mehrzahl von Erbfaktoren heterozygotisch. Diese Faktoren spalten nicht unabhängig voneinander, sondern sind zu festen *Komplexen* zusammengeschlossen. Jede Art besteht aus zwei verschiedenen, voneinander unabhängigen Komplexen. Diese beiden Komplexe werden im allgemeinen rein auf die Nachkommen übertragen. Jede Art verhält sich wie eine Monohybride, sie bildet zweierlei Gametensorten, die den beiden Komplexen entsprechen (RENNER). Die Komplexe übertragen bei den einzelnen Arten verschiedene Merkmale und haben daher besondere Namen bekommen. Beispiele:

*Oe. Hookeri* (homozygotisch): haplo — *Hookeri*<sup>2</sup> + haplo — *Hookeri*.

*Oe. Lamarckiana* (heterozygotisch): *velans* + *gaudens*.

*Oe. muricata* (heterozygotisch): *rigens* + *curvans*.

2. *Konstanz der Heterozygoten*. Die Heterozygoten sind konstant („permanente Bastarde“), weil die Komplexe im allgemeinen homozygotisch nicht lebensfähig sind.

Die Konstanz wird entweder durch Sterilisation bestimmter Zygotenklassen (bei Isogamie, Beispiel: *Oenothera Lamarckiana* RENNERS) oder durch den Ausfall bestimmter Gonenklassen (bei Heterogamie [DE VRIES], Beispiel: *Oenothera muricata* [RENNER]) erreicht. Obwohl diese Verhältnisse für das gesamte *Oenothera*-Problem von großer Wichtigkeit sind, haben sie keine unmittelbare Bedeutung für das Verständnis der Verknüpfung zwischen Cytologie und Genetik.

3. *Koppelungswechsel*. Im allgemeinen sind die Komplexe bei den spontanen Formen sehr starr, ein Austausch von Faktoren zwischen den beiden Komplexen findet nur sehr selten statt. Eine Faktorenanalyse gelingt aber bis zu einem gewissen Grade an den Bastarden (RENNER). Jeder Bastard, der eine neue Kombination von Komplexen darstellt, ist weniger stabil als die

<sup>1</sup> Ganz entsprechende Verhältnisse sind neuerdings von SCHWEMMLE (1932) auch für die *Euoenotheren* nachgewiesen worden.

<sup>2</sup> Abgekürzt: <sup>n</sup>*Hookeri*.

wilden Arten. Manche Komplexe wirken besonders „spaltungsfördernd“; die Komplexe zeigen ganz spezifische Reaktionen. Zu einer eingehenden Analyse ist jedenfalls eine Mehrzahl von Komplexen als „Reagentien“ nötig. Es sind für viele Komplexe eine Reihe von Faktoren isoliert worden. Beim Studium der Koppelungsbeziehungen zwischen den verschiedenen Faktoren der einzelnen Komplexe stieß RENNER (1928) auf das Phänomen des Koppelungswechsels.

Dazu sei an folgende Gesetzmäßigkeit aus der allgemeinen Genetik erinnert: Gekoppelte Faktoren liegen in einem Chromosom und werden daher nicht unabhängig voneinander, sondern meist gemeinsam („gekoppelt“) vererbt. Diese Koppelung ist im allgemeinen aber nicht *absolut*, sondern wird durch einen *Austausch* von Faktoren zwischen den beiden homologen Chromosomen durchbrochen. Der Austauschprozentsatz ist für je zwei Faktorenpaare konstant bzw. lediglich von äußeren Faktoren abhängig.

Welche Faktoren gekoppelt bleiben und welche frei werden, hängt nun aber bei *Oenothera* überraschenderweise von der faktoriellen Konstitution ab. Zwei Faktoren eines Komplexes, die in gewissen Kombinationen, unter sich und mit dem Rest des Komplexes absolut gekoppelt sind, zeigen bei Einlagerung anderer antagonistischer Komplexe andere Koppelungsbeziehungen. Je nach dem gewählten Partner erhalten wir Freiwerden vom Komplex, dabei aber noch feste Koppelung untereinander oder lose Koppelung untereinander oder schließlich ganz freie Spaltung.

4. *Chromosomenringe*. Schon ältere Arbeiten enthalten Angaben, daß die diploid 14 Chromosomen in der Reifeteilung häufig nicht — wie es der sonst im Tier- und Pflanzenreich gültigen Regel entsprechen würde — zu 7 Chromosomenpaaren (Gemini, Bivalente) zusammentreten, sondern oft ungepaart, mit ihren Enden zu *Ketten* oder *Ringen* verknüpft sind.

Erst CLELAND (seit 1922) und eine Reihe anderer Forscher untersuchten die zytologischen Verhältnisse gründlich. CLELAND zeigte: 1. Bei jedem Individuum ist die Zahl der sich zu einem Ring zusammenschließenden Chromosomen und die ringförmige Anordnung der Chromosomen konstant in allen Stadien der Reifeteilung, von der Diakinese bis zur Metaphase.

2. In der Anaphase wandern die nebeneinanderliegenden Chromosomen an entgegengesetzte Pole, so daß die Chromosomen im Ring schon in der späten Metaphase zickzackförmig angeordnet sind. Dadurch wird eine regelmäßige

Verteilung der Chromosomen gewährleistet: von den 14 Chromosomen im Ring erhält jeder Tochterkern 7 Chromosomen.

3. Die Chromosomenanordnung ist bei *allen Individuen* einer Spezies oder einer Mutante konstant, und zwar finden sich bei den *homozygotischen* Formen ganz normal 7 Chromosomenpaare, bei den *komplexheterozygotischen* Formen dagegen Chromosomenringe (entweder ein Ring von 14 Chromosomen =  $\text{r}_{14}$ ), oder ein Ring von 12 Chromosomen und ein freies Chromosomenpaar =  $\text{r}_{12} + \text{r}^{\text{II}}$  oder zwei Ringe von je 6 Chromosomen und ein freies Chromosomenpaar =  $\text{r}_6 + \text{r}_6 + \text{r}^{\text{II}}$ ).

## II. Verknüpfung zwischen Cytologie und Genetik.

Es erhebt sich nun die Frage, wie die im letzten Absatz besprochene, von CLELAND festgestellte *Gemeinsamkeit* des Vorkommens der genetischen und zytologischen Besonderheiten (Koppelung von Erbfaktoren zu Komplexen, Koppelung von Chromosomen zu Ringen) zu deuten ist. Die beiden Erscheinungen können entweder voneinander unabhängig sein und nur „zufällig“ zusammenfallen, oder aber sich gegenseitig bedingen. Wir kommen damit zu dem eigentlichen Thema dieses Sammelreferats. Die Forschung über die Beziehungen zwischen Cytologie und Genetik bei *Oenothera* hat sich in *zwei Stufen* vollzogen. Der erste Forschungsabschnitt hatte die Frage einer Abhängigkeit der Faktorenkoppelung von der Chromosomenbindung *überhaupt* zu prüfen und die Beziehungen zwischen Erbfaktoren und Chromosomen *im allgemeinen* festzulegen, der zweite führt dann noch einen Schritt weiter in der kausalen Erforschung dieser Zusammenhänge, in dem er eine cytologische Erklärung für das Zustandekommen der Chromosomenringe gibt.

### 1. Die Frage einer Abhängigkeit der Faktorenkoppelung von der Chromosomenkoppelung überhaupt.

Wir wollen zunächst ausgehen von dem wichtigsten genetischen Sonderverhalten bei *Oenothera*, der Unabhängigkeit der Komplexe. Ein wichtiger Satz der wohlbegründeten und experimentell bewiesenen Chromosomentheorie der Vererbung besagt bekanntlich: Gekoppelte Erbfaktoren liegen in einem Chromosom. Bei jeder Spezies entspricht die Anzahl der Gruppen von gekoppelten Erbfaktoren („Koppelungsgruppen“) der haploiden Chromosomenzahl.

Wenn man die feste Faktorenkoppelung zu Komplexen bei *Oenothera* in Beziehung setzen

will zur Chromosomentheorie der Vererbung, so sind a priori zwei Annahmen möglich. Man kann das Auftreten nur *einer* Koppelungsgruppe entweder auf eine gewöhnliche Koppelung oder auf eine Chromosomenkoppelung zurückführen.

#### *Annahme einer gewöhnlichen Koppelung.*

Sämtliche Faktoren eines Komplexes liegen in einem einzelnen Chromosom, die des dazugehörigen antagonistischen Komplexes in dem homologen Chromosom. Die Koppelung bei *Oenothera* wird also nach dieser Theorie auf eine gewöhnliche Koppelung, auf die gemeinsame Lage in einem Chromosom, zurückgeführt. Die Faktoren, durch die sich die verschiedenen Spezies bei *Oenothera* voneinander unterscheiden, müssen alle in ein und demselben Chromosomenpaar liegen, die übrigen 6 Chromosomenpaare genetisch weitgehend gleichartig sein. Diese Auffassung wird hauptsächlich von SHULL vertreten.

Nach dieser Annahme ist die festgestellte Übereinstimmung von Faktorenkoppelung und Chromosomenkoppelung *nicht* kausal bedingt. Die Anordnung der Chromosomen im Ring soll vom Zufall abhängig sein, so daß bei den ringbildenden Formen die Gameten väterliche und mütterliche Chromosomen ebenso gemischt enthalten, als ob die Chromosomen zu freien Paaren zusammengetreten wären. Es bleibt also unerklärt, warum freispaltende Formen freie Chromosomenpaare, nach Komplexen spaltende Formen dagegen Chromosomenringe haben.

Nach dieser Theorie muß ferner der gelegentlich beobachtete Austausch von Faktoren von einem Komplex zum anderen, auf Faktorenaustausch zwischen den beiden homologen Chromosomen beruhen. Wie wir oben sahen, variiert aber der Faktorenaustausch bei *Oenothera* zwischen freier Spaltung und absoluter Koppelung je nach dem als Partner gewählten Komplex (Koppelungswechsel), ist also im Gegensatz zur gewöhnlichen Koppelung von der *gesamten* faktoriellen Konstitution abhängig.

Damit wird die erste Annahme wenig wahrscheinlich. Die Unabhängigkeit der Komplexe kann durch gewöhnliche Faktorenkoppelung allein nicht erklärt werden.

#### *Annahme einer Chromosomenkoppelung.*

Die Einzelgene der Komplexe liegen in *verschiedenen*, nicht homologen Chromosomen. Nach dieser Annahme sind nicht nur diejenigen Faktoren miteinander gekoppelt, die im gleichen Chromosom liegen, sondern die Faktoren aller derjenigen Chromosomen, die durch den Ring-

mechanismus miteinander verbunden sind. *Zu der gewöhnlichen Koppelung tritt die Chromosomenkoppelung hinzu.*

Die Faktorenkoppelung zu festen Komplexen beruht auf der Chromosomenkoppelung zu Ringen. Auf diese Möglichkeit hat RENNERT schon frühzeitig hingewiesen.

Eine vollständige Erklärung des genetischen Sonderverhaltens, der Unabhängigkeit der Komplexe sowohl als auch des Koppelungswechsels ist nach dieser Theorie unter folgenden Voraussetzungen möglich.

1. Die Chromosomen im Ring haben keine zufallsgemäße, sondern eine regelmäßige Anordnung: mütterliche und väterliche Chromosomen wechseln stets miteinander ab.

Wir wollen die 7 Chromosomen, die aus einer der beiden Gameten (z. B. der mütterlichen) stammen und die Träger des einen Komplexes sind, mit A B C D E F G, die 7 Chromosomen aus der anderen Gamete (der väterlichen), welche die Träger des antagonistischen Komplexes sind, mit A' B' C' D' E' F' G' bezeichnen. Dann ist die Chromosomenanordnung im Ring AA' BB' CC' DD' EE' FF' GG' und nicht (wie die erste Theorie annimmt) etwa AA' B'B CC' D'D EE' F'F GG'.

2. Nebeneinanderliegende Chromosomen müssen an entgegengesetzte Pole gehen, so daß die homologen Chromosomen (die Träger der antagonistischen Komplexe) voneinander getrennt werden. Wir erhalten dann wieder eine Gamete mit den Chromosomen A B C D E F G und eine Gamete mit den Chromosomen A' B' C' D' E' F' G', d. h. die Komplexe spalten rein auf. Damit wäre die Unabhängigkeit der Komplexe im Rahmen der Vorstellung erklärt, daß die Einzelfaktoren der Komplexe in verschiedenen Chromosomen liegen und doch nicht spalten.

3. Beim Zusammenbringen verschiedenartiger Komplexe müßte ein Wechsel der Chromosomenbindung eintreten. Damit wäre der Koppelungswechsel erklärt.

#### *Beweise für die Theorie der Abhängigkeit der Faktorenkoppelung von der Chromosomenkoppelung.*

Die Theorie einer Abhängigkeit der Faktorenkoppelung von der Chromosomenkoppelung hat sich nun sehr wahrscheinlich machen bzw. indirekt beweisen lassen.

Von den 3 Voraussetzungen ist die erste, eine regelmäßige Anordnung der Chromosomen im Ring, unbeweisbar, da bisher keine sicheren morphologischen Unterschiede zwischen den

7 verschiedenen, haploiden Chromosomen bei *Oenothera* nachgewiesen werden könnten.

Die zweite Forderung ist, wie wir schon sahen, durch CLELAND cytologisch als zutreffend bewiesen worden. Infolge der Zickzackanordnung der Chromosomen im Ring wandern nebeneinanderliegende Chromosomen an entgegengesetzte Pole.

Die letzte Forderung ist durch die Untersuchungen von OEHLKERS und mehreren anderen Forschern als zutreffend gefunden worden. Bei den *Bastarden* treten fast alle der 15 theoretisch möglichen Kombinationen von Ringen und freien Paaren auf:

$$\begin{array}{ll}
 7^{\text{II}}, & \textcircled{4} + \textcircled{4} + \textcircled{4} + 1^{\text{II}}, \\
 \textcircled{4} + 5^{\text{II}}, & \textcircled{6} + \textcircled{4} + 1^{\text{II}}, \\
 \textcircled{6} + 4^{\text{II}}, & \textcircled{4} + \textcircled{8} + 1^{\text{II}}, \\
 \textcircled{4} + \textcircled{4} + 3^{\text{II}}, & \textcircled{12} + 1^{\text{II}}, \\
 \textcircled{8} + 3^{\text{II}}, & \textcircled{4} + \textcircled{4} + \textcircled{6}, \\
 \textcircled{4} + \textcircled{6} + 2^{\text{II}}, & \textcircled{6} + \textcircled{8}, \\
 \textcircled{10} + 2^{\text{II}}, & \textcircled{4} + \textcircled{10}, \textcircled{14}.
 \end{array}$$

Die Chromosomenanordnung gleicht selten den Eltern, meist findet sich ein neuer Typus der Chromosomenanordnung, und zwar sehr häufig *kleinere* Ringe. Durch diese Feststellung eines Wechsels der Chromosomenbindung in Bastardkombinationen ist eine cytologische Basis für den von RENNER beobachteten Koppelungswechsel gegeben.

Wenn nun auch die Annahme einer regelmäßigen Anordnung der Chromosomen im Ring cytologisch nicht beweisbar ist, so kann man das Zutreffen dieser Voraussetzung jedoch indirekt nachweisen, wenn man die *Theorie im ganzen* wahrscheinlich macht.

Wenn alle Annahmen der Theorie richtig sind, müssen bei jeder Form (Spezies, Mutante oder Bastard) stets nur soviel freispaltende Faktorenpaare auftreten, wie freie Chromosomenpaare vorhanden sind. OEHLKERS (1926) hat diesen Zusammenhang zuerst erkannt und auch schon in einem Falle (Kreuzungen *Oe. suaveolens* × *Oe. strigosa*) bestätigt. Bei einer vergleichenden Untersuchung von Genetik und Cytologie müßte diese Gesetzmäßigkeit gefunden werden. Eine Form mit einem Ring von 14 Chromosomen dürfte nur nach den Komplexen, eine Form mit einem Ring von 12 Chromosomen und 1 Chromosomenpaar nach den Komplexen und einem Merkmalspaar spalten. Bei einer Form mit

einem Ring von 10 Chromosomen und 2 Chromosomenpaaren ist eine Spaltung nach den Komplexen und 2 Merkmalspaaren, bei den anderen Chromosomenanordnungen sind die entsprechenden Spaltungen zu erwarten.

Eine Reihe von Forschern, insbesondere aber CLELAND und OEHLKERS (1929, 1930) fanden bei Prüfung eines sehr großen Materials ( $F_1$ -Generationen,  $F_2$ -Generationen und Rückkreuzungen) diese Regel immer glänzend bestätigt. Nur eine Ausnahme wurde gefunden: gewisse Kombinationen mit einem Ring von 14 Chromosomen spalten außer nach den Komplexen auch noch nach Blütengrößfaktoren<sup>1</sup>. Diese Ausnahme wird wahrscheinlich durch einen sehr hohen Faktorenaustausch zwischen den Chromosomenpaaren bedingt, in denen die Blütengrößfaktoren liegen. Das Verhalten der Blütengrößfaktoren kann als Einzelfall die im übrigen ausnahmslos zutreffende Gleichheit von genetischen und cytologischen Verhalten nicht erschüttern.

Die auf Grund der Theorie geforderte Übereinstimmung zwischen Faktorenkoppelung und Chromosomenkoppelung konnte also in glänzender Weise bestätigt werden. Wir können daher auch schließen, daß die erste Voraussetzung: regelmäßige Anordnung der Chromosomen im Ring zutrifft.

Die zweite der a priori möglichen Annahmen über die Beziehungen zwischen Erbfaktoren und Chromosomen ist damit also mit großer Sicherheit bewiesen worden. Kurz zusammengefaßt besagt diese Theorie: Die Einzelgene der Komplexe liegen in *verschiedenen*, nicht homologen Chromosomen. Die Faktorenkoppelung zu festen Komplexen beruht auf einer Koppelung der Chromosomen zu Ringen. Die weitgehende Unabhängigkeit der Komplexe beruht auf einer regelmäßigen Anordnung und Verteilung der Chromosomen im Ring. Der Koppelungswechsel beruht auf einem Wechsel der Chromosomenkoppelung beim Zusammenbringen verschiedenartiger Komplexe.

## 2. Cytologische Erklärung für die Ringbildung.

Nachdem somit der *allgemeine* Rahmen für die Beziehungen zwischen Erbfaktoren und

<sup>1</sup> SCHWEMMLE gibt in seinem Referat noch einige weitere Ausnahmen an. Vgl. dazu aber EMERSON und STURTEVANT.

Chromosomen festgestellt worden war, konnte eine spezielle Analyse dieses Verhaltens in Angriff genommen werden. Es erhebt sich die Frage nach der Ursache des wechselnden Chromosomenverhaltens bei *Oenothera*. Wovon ist es abhängig, daß bei einigen Arten die Chromosomen zu Paaren, bei anderen dagegen zu Ringen zusammentreten und bei Bastarden einige Chromosomen aus den Ringen wieder frei werden können?

Eine Erklärung gibt die

#### *Theorie der reziproken Translokation.*

Die BELLINGSche Theorie des „segmental interchange“ oder besser der „reziproken Translokation zwischen nicht-homologen Chromosomen“ ist von BELLING und BLAKESLEE (1926) für *Datura* (Stechapfel) aufgestellt worden. Gewisse Vererbungserscheinungen bei sogenannten tertiären trisomischen Formen von *Datura* können bei Annahme eines eingetretenen Austausches von Stücken zwischen nicht-homologen Chromosomen erklärt werden. Dieser Austausch von Chromosomenteilen zwischen nicht homologen Chromosomen ist also ein prinzipiell anderer Vorgang als der Austausch von Chromosomenstücken zwischen homologen Chromosomen. Der letztere Prozeß ist ja nach der MORGANSchen Theorie die materielle Basis für den Faktorenaustausch, findet also im allgemeinen *regelmäßig* bei jeder Reifeteilung statt. Die Theorie hat zur Grundlage folgende einheitliche Auffassung der Chromosomenpaarung in der Reifeteilung (BELLING, DARLINGTON):

Der einzig und allein vorkommende Konjugationsmodus ist die Parasynapsis = seitliche Aneinanderlagerung der homologen Chromosomen<sup>1</sup>. Diese Aneinanderlagerung beruht aber nicht auf einer Paarung der beiden homologen (väterlichen und mütterlichen) Chromosomen als *Ganze*, wie man bisher annahm, sondern auf einer Paarung homologer (einander entsprechender oder relativ gleicher) Chromosomenteile.

Entsprechend der Paarung in der Pro- und Metaphase beruht das Auseinanderweichen der beiden homologen Chromosomen in der Anaphase auf einer *Abstoßung* der homologen Chromosomenteile<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Die entgegengesetzte Auffassung der Konjugation ist die Telosynapsis = Aneinanderlagerung der homologen Chromosomen mit ihren *Enden*. Diese Ansicht ist für die Mehrzahl der Organismen als unhaltbar erwiesen worden.

<sup>2</sup> Ob die Abstoßung homologer Enden die Folge ihrer vorangegangenen Paarung ist, wie die BELLINGSche Theorie annimmt, ist noch frag-

lich. Für *Oenothera* steht jedenfalls durch CLELANDs Untersuchungen fest, daß nebeneinanderliegende Chromosomen im Ring an entgegengesetzte Pole gehen. Bei den ebenfalls durch reziproke Translokation zwischen nichthomologen Chromosomen entstandenen Ringen von *Zea Mays* und *Pisum* werden dagegen die Chromosomen zu fallsgemäß an die beiden Pole verteilt, vgl. dazu DARLINGTON (1931), BRINK und COOPER (1932), sowie EMERSON (1932).

Der Vorgang der reziproken Translokation zwischen nicht-homologen Chromosomen ist in Abb. 1 erläutert.

In Abb. 1 I sind nebeneinander zwei *verschiedene* Chromosomenpaare dargestellt. Das eine Chromosomenpaar (*a-b, a-b*) ist weiß, das andere (*c-d, c-d*) schwarz gehalten. Homolog sind also die beiden „weißen“ Chromosomen einerseits, die beiden „schwarzen“ Chromosomen andererseits. Die einander entsprechenden homologen Chromosomenteile jedes Chromosomenpaares sind durch Punktierung bzw. Nichtpunktierung voneinander unterschieden, die homologen *Enden* sind durch jeweils die gleichen Buchstaben angedeutet. Der Einfachheit halber sind anstatt der anzunehmenden großen Zahl von verschiedenen Chromosomenteilen, nur zwei verschiedene, gleichgroße Chromosomenhälften dargestellt worden.

Es sollen nun die beiden durch Klammern gekennzeichneten Abschnitte eines „weißen“ und eines „schwarzen“ Chromosoms zunächst losgerissen und unter Vertauschung ihrer Plätze wieder angeheftet werden. Dieser Vorgang wird als *reziproke* Translokation oder „Segment-Austausch“ bezeichnet, im Gegensatz zu einer einfachen Translokation, bei der ein Abschnitt eines Chromosoms abreißt und sich an ein anderes, unversehrtes Chromosom anheftet. Wir erhalten nach einer solchen Translokation zwei aus anderen Segmenten zusammengesetzte Chromosomen „paare“ (Abb. 1 II). Jedes Paar besteht nunmehr aus je einem unversehrt gebliebenen („weiß“: *a-b*; „schwarz“: *d-c*) und je einem durch den Austausch in seiner Zusammensetzung veränderten Chromosom. Anstelle des „weißen“ Partners in dem einen Chromosomenpaar ist ein aus „weiß“ und „schwarz“ zusammengesetztes Chromosom *a-d* und entsprechend anstelle des „schwarzen“ Partners in dem anderen Chromosomenpaar ist ein ebenfalls aus „weiß“ und „schwarz“, aber aus anderen Hälften, zusammengesetztes Chromosom *b-c* getreten. Die ursprünglich scheinbar als *Ganze* homologen Chromosomen der beiden Paare sind nunmehr nur noch zu je einer Hälfte miteinander homolog. Eine normale Paarung zu je zwei

lich. Für *Oenothera* steht jedenfalls durch CLELANDs Untersuchungen fest, daß nebeneinanderliegende Chromosomen im Ring an entgegengesetzte Pole gehen. Bei den ebenfalls durch reziproke Translokation zwischen nichthomologen Chromosomen entstandenen Ringen von *Zea Mays* und *Pisum* werden dagegen die Chromosomen zu fallsgemäß an die beiden Pole verteilt, vgl. dazu DARLINGTON (1931), BRINK und COOPER (1932), sowie EMERSON (1932).

Paaren kann nach der gemachten Voraussetzung nicht mehr stattfinden. Wenn sich homologe Teile unabhängig von ihrer Verteilung auf die ganzen

Dieser besteht aus den beiden unverändert gebliebenen Chromosomen („weiß“:  $a-b$  und „schwarz“:  $d-c$ ) und den beiden in ihrer Zusammensetzung veränderten Chromosomen („weiß“ + „schwarz“:  $a-d$  und  $b-c$ ). Es haben sich also immer gleiche Chromosomenteile bzw. -enden miteinander gepaart: „weiß, nicht punktiert“ mit „weiß, nicht punktiert“ (Enden  $b-b$ ), „weiß punktiert“ mit „weiß, punktiert“ (Enden  $a-a$ ), „schwarz, nicht punktiert“ mit „schwarz, nicht punktiert“ (Enden  $d-d$ ) und „schwarz, punktiert“ mit „schwarz, punktiert“ (Enden  $c-c$ ). In der Metaphase wird nun der kreuzförmige Komplex durch die Spindelfasern an den durch Pfeile gekennzeichneten Stellen (den Anheftungsstellen) zu einem Ring auseinander gezogen (Abb. 1 IV). Dieser Ring besteht aus den 4 Chromosomen  $a-b$  („weiß, punktiert“ + „weiß, nicht punktiert“),  $b-c$  („weiß, nicht punktiert“ + „schwarz, punktiert“),  $c-d$  („schwarz, punktiert“ + „schwarz, nicht punktiert“),  $d-a$  („schwarz, nicht punktiert“ + „weiß, punktiert“), wie das in Abb. 1 V noch einmal formelhaft dargestellt ist. In Abb. 1 VI ist dann zum leichteren Verständnis des Folgenden dieser Ring in „linearer“ Form (geöffnet gedacht) aufgeschrieben. Zwischen den gleichen Enden findet nun in der Anaphase eine Abstoßung statt ( $a$  stößt  $a$  ab,  $b$  stößt  $b$  ab usw.). Stets werden die beiden Chromosomen  $a-b$  und  $c-d$  an den einen Pol, die beiden Chromosomen  $b-c$  und  $d-a$  an den anderen Pol wandern. Es werden also nur zweierlei Gameten gebildet: eine Sorte mit den beiden unverändert gebliebenen und eine Sorte mit den beiden in ihrer Zusammensetzung veränderten Chromosomen. Sowohl die eine Gametensorte mit den Chromosomen  $a-b$  und  $c-d$ , als auch die andere Gametensorte mit den Chromosomen  $b-c$  und  $d-a$  enthalten alle ursprünglich vorhanden gewesenen Chromosomenteile und sind daher fertil.

Aus der Theorie der reziproken Translokation ergibt sich der folgende Satz: Tritt bei einer diploiden Form in der Reifeteilung eine Ringbildung aus 4 Chromosomen ein, dann muß in der Gamete des einen Elters eine reziproke Translokation zwischen nicht homologen Chromosomen stattgefunden haben.

Diese auf Grund genetischer Daten zunächst für *Datura* aufgestellte Theorie hat sich bei diesem Objekt cytologisch bestätigen lassen. In den betreffenden Formen wurden Ringe von 4 Chromosomen gefunden. Ähnliche Verhältnisse fanden sich auch bei gewissen Sippen von Mais.

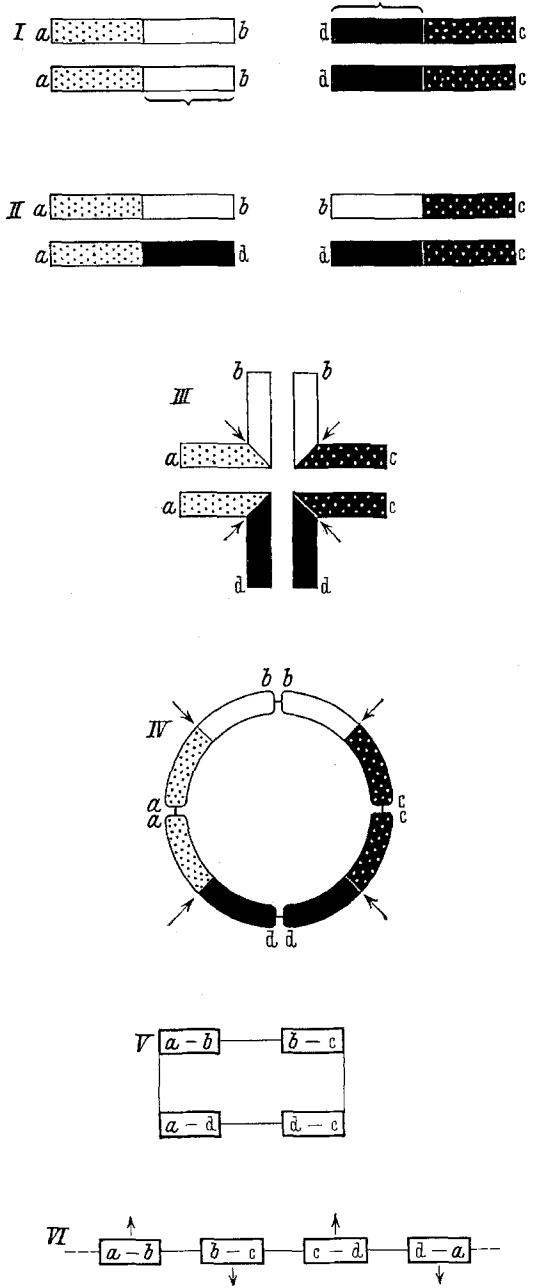


Abb. 1. Schema der reziproken Translokation. I. Zwei „normale“ Chromosomenpaare (1 Paar weiß, 1 Paar schwarz) II. Die beiden Chromosomen „paare“ nach erfolgter reziproker Translokation. III. Paarung in der Prophase. IV. Metaphase (Ring). V. Ring formelmäßig. VI. Verteilung der Chromosomen auf die Pole. Näheres im Text.

Chromosomen zusammenfinden, wird dagegen in der Prophase ein kreuzförmiger Chromosomenkomplex auftreten. (Abb. 1 III.)

Eine dem *Oenothera*-Fall entsprechende Parallelität von Faktorenkoppelungswechsel (von freier Kombination zu absoluter Koppelung) und von Wechsel der Chromosomenkoppelung (von 2 freien Paaren zu einem Ring von 4 Chromosomen) wurde auch bei *Pisum* (Erbse) von HAMMARLUND und HÅKANSSON (1930) aufgefunden. Alle diese, z. T. sehr gründlich durchanalysierten Fälle, konnten auf Grund der festgestellten Übereinstimmung zwischen den genetischen Daten und der Ringbildung die Theorie der reziproken Translokation sehr wahrscheinlich machen. Darüber hinaus konnte aber die nach einer reziproken Translokation zu erwartende Chromosomenpaarung in der Prophase direkt cytologisch nachgewiesen werden. Bei einer ringbildenden Pflanze von *Zea Mays* konnte von MC CLINTOCK ein kreuzförmiger Chromosomenkomplex in der frühen Prophase infolge morphologischer Unterschiede der beteiligten Chromosomen sicher analysiert werden.

*Anwendung von Bellings Theorie der reziproken Translokation auf Oenothera.*

Die Möglichkeit einer Anwendung der Theorie der reziproken Translokation auf *Oenothera* ist zunächst von BELLING (1927), allerdings ohne nähere Ausarbeitung, ausgesprochen worden. Später haben HÅKANSSON (1928), und besonders DARLINGTON (1929), die Anwendung auf *Oenothera* durchgeführt. Kurze Zeit darauf haben dann CLELAND und BLAKESLEE (1931) sowie EMERSON und STURTEVANT (1931) gezeigt, daß die BELLINGSche Theorie alle genetischen und cytologischen Besonderheiten bei *Oenothera* erklären kann.

Bezüglich der Anwendung der Theorie der reziproken Translokation auf *Oenothera* ist zunächst noch eine Vorfrage zu erledigen.

Chromosomensegmentaustausch setzt Parasynapsis (seitliche Konjugation) voraus, während für *Oenothera* in allen älteren Arbeiten das Vorkommen von Telosynapsis (endweise Konjugation) behauptet wird. Tatsache ist jedenfalls, daß bei den ringbildenden Formen von der Diakinese ab die Chromosomen mit den Enden verbunden sind. Trotzdem könnte in den frühen Stadien eine seitliche Konjugation stattgefunden haben, wie sie auch bei verwandten Arten beobachtet worden ist. Dafür sind namentlich SCHWEMMLE und KIHARA eingetreten. Besonders KIHARA hat für *Rumex* zeigen können, daß Ringbildung, die eine Stütze für Telosynapsis zu sein schien, auch bei Parasynapsis möglich bzw. wahrscheinlicher ist. Cytologische Untersuchungen in diesem Sinne hat DARLINGTON bei *Tradescantia* und *Rhoeo* ausgeführt. Nach den

von DARLINGTON im Anschluß an BELLING entwickelten Vorstellungen ist für *Oenothera* eine Parallelkonjugation in frühen Stadien mit Vereinigung der Enden („terminal chiasmata“) durchaus wahrscheinlich.

Es soll nun schematisch dargestellt werden, wie sich bei *Oenothera* aus einer Form mit 7 Chromosomenpaaren allmählich eine Form mit einem Ring von 14 Chromosomen entwickelt haben könnte. Wir gehen aus von einer Form mit 7 Chromosomenpaaren, wie z. B. der homozygotischen *Oenothera Hookeri*. Wir benennen die verschiedenen Chromosomenhälften oder -enden mit verschiedenen Buchstaben oder Zahlen. Die 7 verschiedenen Chromosomen des haploiden Satzès (einer Gamete) können dann wie folgt bezeichnet werden: 1-2, 3-4, 5-6, 7-8, 9-10, 11-12, 13-14 (Abb. 2 I). Findet nun

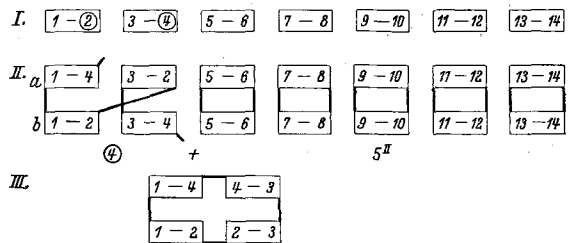


Abb. 2. Schema der Entstehung einer *Oenothera*-Form mit einem Ring von 4 Chromosomen und 5 freien Chromosomenpaaren. I. Gamete, in welcher der Austausch erfolgt. II. Chromosomenanordnung in der ringbildenden Form. a) „Translokations“-Gamete, b) normale Gamete. III. Ring für sich.

in einer Gamete zwischen zwei einander entsprechenden Enden zweier verschiedener Chromosomen, z. B. zwischen den durch Einkreisung kenntlich gemachten Enden 2 und 4 der Chromosomen 1-2 und 3-4 eine reziproke Translokation statt, so wird bei Kombination einer „Translokations-Gamete“ a mit einer normalen (unveränderten) Gamete b eine Form entstehen, die einen Ring von 4 Chromosomen und 5 freie Paare bildet (Abb. 2 II). Die 4 den Ring bildenden Chromosomen sind in Abb. 2 III noch einmal, zum besseren Verständnis ihrer Aufeinanderfolge, zusammengestellt.

Nimmt man nun an, daß vorher oder gleichzeitig in den Chromosomen des Ringes balancierte Letalfaktoren<sup>1</sup> aufgetreten sind, wird die neu entstandene Form bezüglich des Ringes rein weiterzüchten. Eine Arbeit von STURTEVANT

<sup>1</sup> Über die Wirkung balancierter Letalfaktoren, auf denen die Lebensunfähigkeit der homozygotischen Zygoten bei den isogamen Formen (taube Samen bei *Oe. Lamarckiana*) beruht, vergleiche man ein Lehrbuch.

und DOBZHANSKY über reziproke Translokationen des II. und III. Chr. bei *Drosophila* (Taufliege) läßt es tatsächlich wahrscheinlich erscheinen, daß gleichzeitig mit dem Segmentaustausch Letalfaktoren entstehen können.

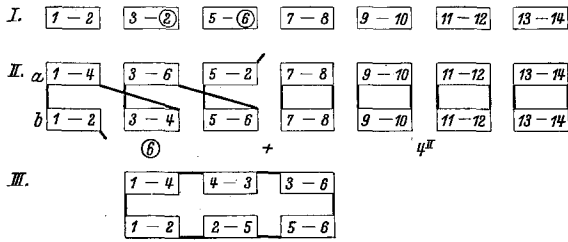


Abb. 3. Schema der Entstehung einer *Oenothera*-Form mit einem Ring von 6 Chromosomen und 4 freien Chromosomenpaaren (Forts. zu Abb. 2). I. Gamete, in welcher der Austausch erfolgt, II. Chromosomenanordnung in der ringbildenden Form. a) „Translokations“-Gamete, b) normale Gamete. III. Ring für sich.

Wenn sich eine solche Form mit einem Ring von 4 Chromosomen erhält, kann nun bei ihr wieder eine neue reziproke Translokation stattfinden. Wenn diese Translokation zwischen einem durch den früheren Austausch in der Zusammensetzung veränderten und einem unveränderten Chromosom, z. B. zwischen dem Ende 2 des „veränderten“ Chromosoms 3—2 und dem Ende 6 des „normalen“ Chromosoms 5—6 stattfindet (Abb. 3 I), wird bei Kombination einer solchen durch zweifachen Austausch entstandenen Gamete a mit einer „nor-

Durch vier weitere ähnliche Translokationen wird unter Vertauschung aller Enden eine „Translokationsgamete“ a zustande kommen, die bei Kombination mit einer normalen Gamete b einen Ring von 14 Chromosomen bildet (Abb. 4 I), wie er bei *Oenothera muricata* gefunden wird. Die 14 den Ring bildenden Chromosomen sind in Abb. 4 II noch einmal zusammengestellt. Wir wollen uns für dieses Beispiel einer Form mit einem Ring von 14 Chromosomen klar machen, wie entsprechend der Theorie der reziproken Translokation, bei den ringbildenden *Oenothera*-Formen die Verteilung der Chromosomen erfolgt und welche Chromosomen homolog miteinander sind. Entsprechendes gilt auch für die Formen mit kleineren Ringen.

Wenn sich wieder gleiche Enden abstoßen, werden die 7 „unveränderten“ Chromosomen an den einen Pol wandern (die Richtung ist durch Pfeile markiert), die 7 durch die Austauschvorgänge in ihrer Zusammensetzung

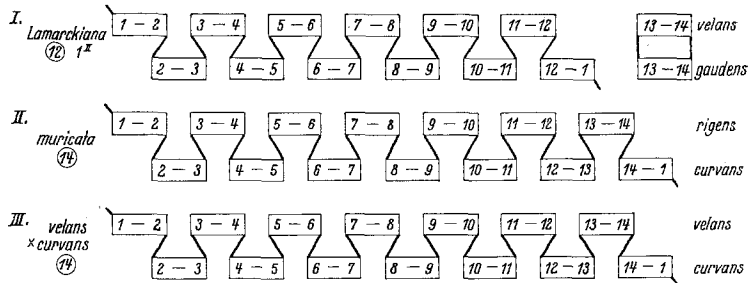


Abb. 5. Erklärung des Koppelungswechsels für Faktor R (vgl. Text). Chromosomenanordnung bei *Oe. Lamarckiana*, *Oe. muricata* und bei der Bastardkombination *velans* × *curvans*. Die Chromosomenringe sind geöffnet dargestellt: jeweils oben liegen die an den einen, und jeweils unten die an den anderen Pol gehenden Chromosomen.

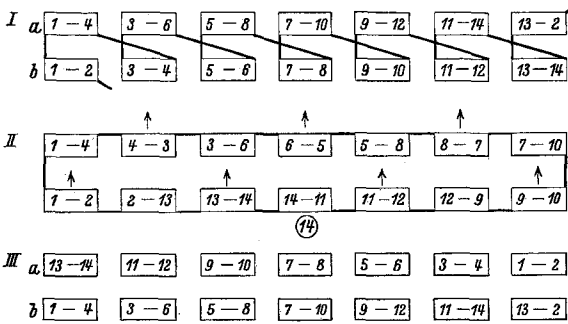


Abb. 4. *Oenothera*-Form mit einem Ring von 14 Chromosomen (schematisch, Forts. zu Abb. 3). I. Ringbildende Form. a) „Translokations“-Gamete, b) normale Gamete. II. Verteilung der Chromosomen auf die Pole. III. Die beiden Gameten a und b.

malen“ Gamete b eine Form entstehen, die einen Ring von 6 Chromosomen und 4 freie Paare bildet (Abb. 3 II). Die 6 den Ring bildenden Chromosomen sind in Abb. 3 III noch einmal dargestellt.

veränderten Chromosomen (ohne Pfeile) an den anderen Pol wandern. (Abb. 4 II) Wir erhalten also zweierlei Gameten (Abb. 4 III): eine Sorte (a) mit den Chromosomen 13—14, 11—12, 9—10, 7—8, 5—6, 3—4 und 1—2 enthält einen der beiden Komplexe (z. B. den *rigens*-Komplex von *Oe. muricata*), die andere Sorte (b) mit den Chromosomen 1—4, 3—6, 5—8, 7—10, 9—12, 11—14, 13—2 enthält den anderen Komplex (*curvans*). Jede der beiden Gameten enthält also alle ursprünglich vorhanden gewesenen Chromosomenabschnitte und ist infolge der vollständigen Chromosomen-garnitur lebensfähig.

Von den 14 Chromosomen, die zum Ring zusammentreten, sind also nicht die 7 Chromosomen des einen Komplexes den 7 Chromosomen des anderen homolog, wie man früher annahm, sondern jedes Chromosom eines Komplexes entspricht den Enden zweier verschiedener Chromosomen des anderen Komplexes. Das



Chromosom 1—2 des Komplexes *a* ist z. B. homolog mit den Enden 1 bzw. 2 der Chromosomen 1—4 und 2—13 des Komplexes *b*. Alle 14 Chromosomen sind demnach voneinander verschieden. Es sind also nicht 7, sondern 14 verschiedene primäre Trisome<sup>1</sup> möglich.

Wir wollen nun prüfen, in welcher Weise die neue Hypothese die genetischen und cytologischen Befunde klären kann. Wir wählen zur Veranschaulichung der Theorie zunächst zwei Beispiele:

*Wechsel der Chromosomenbindung.*

Der Faktor *R* (rote Nervenfarbe) bei *Oenothera Lamarckiana*, deren gametische Konstitution *velans* + *gaudens* und deren Chromosomenkonstitution  $\textcircled{12} + 1^{II}$  (vgl. Abb. 5 I) lautet, spaltet unabhängig von den Komplexen. Dieser Faktor muß also in dem freien Chromosomenpaar  $\langle \textcircled{13-14} \rangle$  liegen. Wird nun *Oenothera Lamarckiana* mit *Oenothera muricata* von der gametischen Konstitution *rigens* + *curvans* und einem Ring von 14 Chromosomen (vgl. Abb. 5 II) gekreuzt, dann geht in der *curvans* × *velans*-Kombination auch das freie Chromosom 13-14 von *Oe. Lamarckiana* in den Ring ein, und damit ist der Faktor *R* mit den Komplexen gekoppelt.

Wir waren schon bei der Besprechung der allgemeinen Beziehungen zwischen Erbfaktoren und Chromosomen zu dem Ergebnis gekommen, daß der Wechsel der Faktorenkoppelung auf einem Wechsel der Chromosomenkoppelung, also in diesem Fall auf der Bildung eines geschlossenen Ringes von 14 Chromosomen in der *velans* — *curvans* Kombination beruht. Auf Grund der Theorie der reziproken Translokation wird nun die Bildung eines Ringes von 14 Chromosomen ohne weiteres verständlich, wie Abb. 5 III zeigt. Die Kombination einer *velans*- mit einer *curvans*-Gamete kann auf Grund der vorhandenen Chromosomenenden nur einen geschlossenen Ring bilden, wenn sich nur gleiche Enden anziehen.

*Entstehung einer Halbmutante* (nach DARLINGTON).

Aus *Oenothera Lamarckiana* ist in Kultu-

<sup>1</sup> Als trisom bezeichnet man eine Pflanze mit der Chromosomenformel  $2n + 1$ . Hier ist eines der *n* haploiden Chromosomen dreimal vertreten.

ren die Halbmutante *Oenothera rubrinervis* entstanden. Die *Oenothera rubrinervis* enthält den *velans*-Komplex von *Oenothera Lamarckiana* fast unverändert. Der *gaudens*-Komplex von *Oenothera Lamarckiana* ist aber stark verändert, er steht zwischen *velans* und *gaudens* und wird *subvelans* genannt. *Oenothera rubrinervis* hat die genetische Konstitution *velans* + *subvelans* und bildet einen Ring von 6 Chromosomen und 4 freie Chromosomenpaare.

Die Theorie der reziproken Translokation vermag die folgende Erklärung zu geben. In Abb. 6 I ist die Chromosomenkonstitution für *Oenothera Lamarckiana* angegeben. Die Enden der *velans*-Chromosomen sind in Kursiv-Fettschrift, die Enden der *gaudens*-Chromosomen in gewöhnlicher gerader Schrift gehalten. Findet

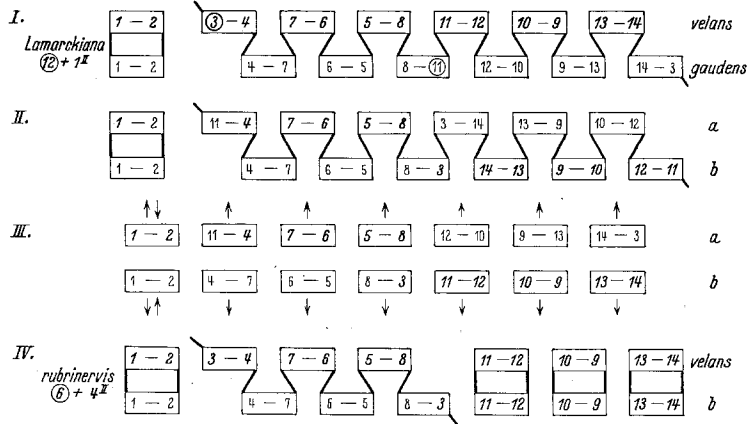


Abb. 6. Schema der Entstehung der Halbmutante *Oe. rubrinervis* aus *Oe. Lamarckiana* (vgl. Text). Chromosomenanordnung bei I, *Oenothera Lamarckiana*, bei welcher der Austausch angenommen wird. II, Chromosomenanordnung nach dem Austausch. III, Die beiden Gameten in etwas anderer Anordnung. (Die Verteilung der Chromosomen auf die Pole ist durch Pfeile angedeutet.) IV, Chromosomenanordnung bei *Oe. rubrinervis*.

nun eine reziproke Translokation zwischen einander nicht entsprechenden Enden von Chromosomen aus den beiden entgegengesetzten Komplexen statt (z. B. den eingekreisten Enden 3 bzw. 11 des Chromosoms 3—4 aus dem *velans*-Komplex einerseits und des Chromosoms 8—11 aus dem *gaudens*-Komplex andererseits), bleibt die Chromosomenanordnung zwar die gleiche, es werden aber andersartig zusammengesetzte Gameten *a* und *b* gebildet (Abb. 6 II), Jede dieser beiden Gameten enthält *velans*- und *gaudens*-Eigenschaften *gemischt*. Die beiden Gameten sind in Abb. 6 III noch einmal, in einer dem *velans*- bzw. *gaudens*-Komplex entsprechenden Reihenfolge aufgeschrieben. Bei Kombination einer solchen, durch erneuten Austausch entstandenen Gamete (z. B. *b*) mit einer unveränderten *velans*-Gamete wird eine Form entstehen, die einen Ring von sechs Chromosomen und 4 freie Paare bildet (Abb. 6

IV). Diese Form enthält außer dem Chromosom  $\langle \begin{smallmatrix} 1-2 \\ 1-2 \end{smallmatrix} \rangle$  einen *velans*-Komplex und einen bezüglich *gaudens* und *velans* gemischten Komplex. Diese Komplexe werden auch wieder rein aufspalten. Es werden reine *velans*-Gameten einerseits und bezüglich *velans* und *gaudens* gemischte Gameten andererseits gebildet werden. Es wäre also eine Form entstanden, die sich ganz wie *Oenothera rubrinervis* verhält<sup>1</sup>.

Die Theorie der reziproken Translokation erklärt also sowohl die Art der Entstehung der Halbmutanten als auch zugleich ihre Chromosomenanordnung. Wir können daraus auch mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, daß solche reziproke Translokationen nicht nur bei der Entstehung der heterozygoten *Oenothera*-Arten eine Rolle gespielt haben, sondern auch heute noch gelegentlich vorkommen.

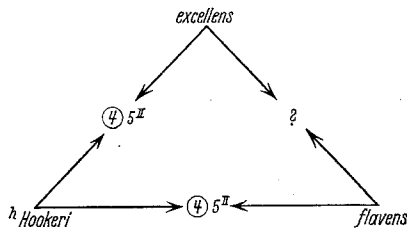


Abb. 7. Schema der Chromosomenanordnungen zwischen den Komplexen <sup>h</sup>Hookeri, flavens, excellens.

In ähnlicher Weise lassen sich auch die Chromosomenanordnungen bei Triploiden, Tetraploiden und Trisomen verständlich machen (HÄKANNSON, DARLINGTON).

CLELAND und BLAKESLEE haben gezeigt, daß man auf Grund der neuen Theorie genau voraussagen kann, welche Chromosomenanordnungen in bestimmten Komplexkombinationen auftreten müssen.

Wir wählen ein einfaches Beispiel (nach CLELAND und BLAKESLEE), um das Prinzip der dabei anzuwendenden Methode zu zeigen. Um die Chromosomenanordnung zu bestimmen, die zwei Komplexe miteinander bilden, muß die Chromosomenanordnung bekannt sein, die jeder dieser beiden Komplexe mit einem dritten Komplex bildet.

Wir fragen, welche Chromosomenanordnung bildet der Komplex **excellens** (aus der *Oenothera Chicagoensis* = *Oenothera biennis* Chi-

cago DE VRIES stammend) mit dem Komplex **flavens** (aus der *Oenothera suaveolens* stammend). Bekannt ist, daß sowohl *excellens* als auch *flavens* mit <sup>h</sup>*Hookeri* einen Ring von 4 Chromosomen und 5 freie Chromosomenpaare bildet. Diese Verhältnisse sind schematisch in Abb. 7 dargestellt. Die Komplexe *flavens* und *excellens* unterscheiden sich also von dem Komplex <sup>h</sup>*Hookeri* je durch eine einfache Translokation, da sie mit <sup>h</sup>*Hookeri* ④ + 5II bilden.

Es sind nur 4 verschiedene Austauschvorgänge denkbar, durch welche die Komplexe *flavens* und *excellens* aus <sup>h</sup>*Hookeri* hervorgegangen sein könnten. Damit ergibt sich, daß von den 15 überhaupt bei *Oenothera* möglichen Chromosomenanordnungen, für die Kombinationen *flavens* × *excellens* nur 4 in Frage kommen. Und zwar können die Komplexe *flavens* und *excellens* durch folgende 4 Austauschvorgänge entstanden sein und damit die folgenden 4 Chromosomenanordnungen miteinander bilden:

1. Möglichkeit: *excellens* und *flavens* unterscheiden sich von <sup>h</sup>*Hookeri* beide durch den gleichen Segmentaustausch (Abb. 8). Wir nehmen an, daß durch Austausch der eingekreisten Enden 2 und 4 aus einem <sup>h</sup>*Hookeri*-Komplex (a) der Komplex *flavens*, aus einem anderen <sup>h</sup>*Hookeri*-Komplex (b) der Komplex *excellens* hervorgegangen ist. Bei Kombination von *flavens* mit *excellens* würden 7 freie Paare entstehen.

2. Möglichkeit: *excellens* und *flavens* unterscheiden sich von <sup>h</sup>*Hookeri* jeder durch einen anderen Segmentaustausch, der zwar zwischen den gleichen Chromosomen, aber jeweils zwischen verschiedenen Enden vor sich gegangen ist (Abb. 9). Wir nehmen an, daß durch Austausch der eingekreisten Enden 2 und 4 aus einem <sup>h</sup>*Hookeri*-Komplex (a) der Komplex *flavens*,

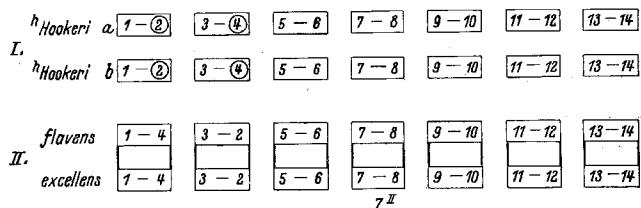


Abb. 8. I. Möglichkeit der Entstehung von *flavens* und *excellens* aus <sup>h</sup>*Hookeri* (Forts. zu Abb. 7). I. Die beiden <sup>h</sup>*Hookeri*-Gameten, in denen der Austausch erfolgt. II. Kombination der durch den Austausch entstandenen Gameten *flavens* und *excellens*.

durch Austausch der Enden 2 und 3 aus einem anderen <sup>h</sup>*Hookeri*-Komplex (b) der Komplex *excellens* hervorgegangen ist. Bei Kombination von *flavens* mit *excellens* würden ein Ring von 4 Chromosomen und 5 freie Chromosomenpaare entstehen.

<sup>1</sup> Der Einfachheit halber ist bei dieser Ableitung die Anwesenheit der *Letalfaktoren* bei *gaudens* und *velans* nicht berücksichtigt worden (vgl. CLELAND und BLAKESLEE 1931, S. 229).

3. *Möglichkeit*: *excellens* und *flavens* unterscheiden sich von <sup>h</sup>*Hookeri* je durch einen anderen Segmentaustausch, der jeweils zwischen einem gleichen und einem verschiedenen Chromosom vor sich gegangen ist (Abb. 10). Wir nehmen an, daß durch Austausch der eingekreisten Enden 2 und 4 aus einem <sup>h</sup>*Hookeri*-Komplex (a) der Komplex *flavens*, durch Austausch der Enden 4 und 6 aus einem anderen <sup>h</sup>*Hookeri*-Komplex (b) der Komplex *excellens* hervorgegangen ist. Bei Kombination von *flavens* mit *excellens* würden ein Ring von 6 Chromosomen und 4 freie Chromosomenpaare entstehen.

4. *Möglichkeit*: *excellens* und *flavens* unterscheiden sich von <sup>h</sup>*Hookeri* durch je einen anderen Segmentaustausch, der jeweils zwischen zwei ganz verschiedenen Chromosomen erfolgt ist (Abb. 11). Wir nehmen an, daß durch Austausch der Enden 2 und 4 aus einem <sup>h</sup>*Hookeri*-Komplex (a) der Komplex *flavens*, durch Austausch der Enden 6 und 8 aus einem anderen <sup>h</sup>*Hookeri*-Komplex (b) der Komplex *excellens* hervorgegangen ist. Bei Kombination von *flavens* mit *excellens* würden zwei Ringe von je 4 Chromosomen und 3 freie Chromosomenpaare entstehen.

Wir haben also die zwischen *flavens* und *excellens* zu erwartende Chromosomenanordnung auf 4 Möglichkeiten beschränkt. Eine Entscheidung darüber, welche der 4 theoretisch möglichen Anordnungen die richtige sein muß, läßt sich erbringen, wenn man prüft, welche dieser Formeln für *flavens* bzw. *excellens* in Kombinationen dieser Komplexe mit noch anderen Komplexen (deren Chromosomenanordnung bei Kombination mit *flavens* und *excellens* schon bekannt ist), eine Anordnung geben würde, die mit der tatsächlich beobachteten übereinstimmt.

Z. B. müßten im 1. Fall *flavens* und *excellens* beide mit einem dritten Komplex die gleiche Anordnung ergeben. Das ist nicht der Fall mit *gaudens* und *velans*. Damit scheidet die erste Möglichkeit aus. In ähnlicher Weise lassen sich, wie hier nicht näher ausgeführt werden soll, auch die anderen Möglichkeiten prüfen. Je nachdem wieviel verschiedene Komplex-Kombinationen mit ihren Chromosomenanordnungen bekannt sind und damit zur Prüfung verwandt werden können, läßt sich voraussagen, daß von den mehreren theoretisch möglichen Anord-

nungen nur zwei oder gar nur eine realisiert sein kann.

So konnten CLELAND und BLAKESLEE (1931), sowie EMERSON und STURTEVANT (1931) für eine Reihe von Komplex-Kombinationen die Chromosomenanordnungen voraussagen. Diese Voraussagen stimmten entweder mit schon bekannten Chromosomenanordnungen überein oder konnten bei nachträglicher cytologischer Untersuchung tatsächlich festgestellt werden.

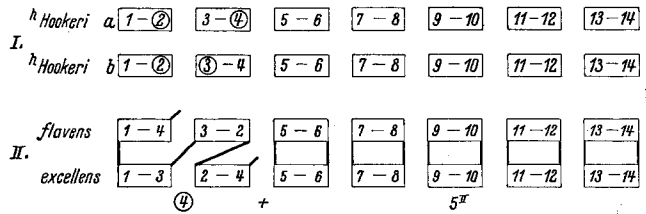


Abb. 9. 2. Möglichkeit der Entstehung von *flavens* und *excellens* aus <sup>h</sup>*Hookeri* (Forts. zu Abb. 8).

mosomenanordnungen voraussagen. Diese Voraussagen stimmten entweder mit schon bekannten Chromosomenanordnungen überein oder konnten bei nachträglicher cytologischer Untersuchung tatsächlich festgestellt werden.

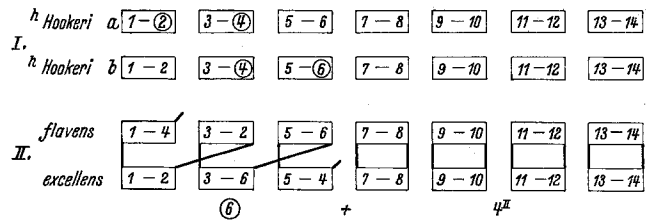


Abb. 10. 3. Möglichkeit der Entstehung von *flavens* und *excellens* aus <sup>h</sup>*Hookeri* (Forts. zu Abb. 9).

Die Theorie der reziproken Translokation vermag also nicht nur alle bekannten cytologischen und genetischen Verhältnisse und ihre gegenseitigen Beziehungen auf das beste zu erklären, sondern vermag auch *Voraussagen*

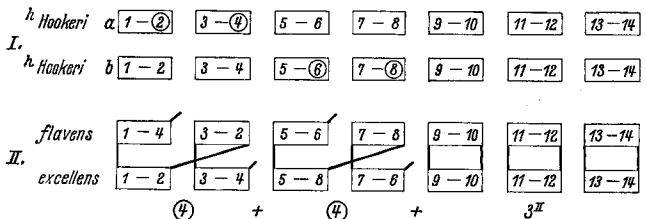


Abb. 11. 4. Möglichkeit der Entstehung von *flavens* und *excellens* aus <sup>h</sup>*Hookeri* (Forts. zu Abb. 10).

zu machen, die sich experimentell bestätigen lassen.

Die BELLINGSche Theorie der reziproken Translokation kann damit für *Oenothera* als bewiesen angesehen werden. Die Theorie gibt die Grundlage für den von CLELAND und OEHLKERS ermittelten Parallelismus von genetischem

und cytologischem Verhalten, indem sie folgendes erklärt:

1. Die Konstanz der Anordnung im Ring und das Auseinanderweichen nebeneinander liegender Chromosomen an entgegengesetzte Pole.
2. Welche Chromosomen aus dem Ring in bestimmten Kombinationen frei werden.

Die Theorie ermöglicht ferner die *Lokalisierung der Erbfaktoren in bestimmte Chromosomen bzw. Chromosomenenden*, wenn man die besonders von RENNEN ermittelten genetischen Daten über die wechselnde Koppelung einzelner Faktoren in verschiedenen Komplex-Kombinationen in Zusammenhang bringt mit den verschiedenen Chromosomenanordnungen. Die Symbole für die verschiedenen Chromosomenenden, die zunächst willkürlich gewählt wurden, erlangen damit Realität. So haben EMERSON und STURTEVANT schon für 6 verschiedene Komplexe alle Chromosomen identifizieren und näher charakterisieren können. Man geht dabei aus von der homozygotischen *Oenothera Hookeri* mit 7 freien Chromosomenpaaren. Die Wahl dieser Art ist natürlich nicht im phylogenetischen Sinne zu verstehen. *Oe. Hookeri* dient nur als rechnerische Grundlage.

Die Theorie gibt die Möglichkeit, die Faktorenanalyse nicht mehr durch ein Ausprobieren aller möglichen Komplex-Kombinationen, sondern planmäßig zu betreiben. Wir wissen heute, warum bestimmte Komplexe spaltungsfördernd sind und andere nicht.

Abschließend kann man wohl sagen, daß das *Oenothera*-Problem nach 30jähriger, intensiver Arbeit in den Grundzügen gelöst zu sein scheint. *Oenothera*, die lange Zeit als unerklärbarer Sonderfall galt, der ganz aus dem Rahmen der übrigen Genetik herausfiel, ist nun in die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten der Vererbungslehre eingegliedert, ja zu einer der glänzendsten Beweise für die Chromosomentheorie der Vererbung geworden.

#### Literaturverzeichnis

Eine kurze Einführung in die Grundlagen des *Oenothera*-Problems gibt:

RUDLOFF, C. FR.: *Oenothera*, ein Sonderfall von Faktoren- und Chromosomenbindung. Züchter 1, 33—40 (1929).

Eine breitere, ganz vorzügliche Darstellung der Grundlagen des *Oenothera*-Problems findet man im Kapitel XI (S. 285—318) des Buches von:

GUYÉNOT, E.: La Variation et l'Evolution. Tome I. La Variation. Paris (G. Doin). Encyclopédie scientifique. 457 S.

Im folgenden sollen nur die wichtigsten, neueren Arbeiten über die Beziehungen zwischen Cytologie und Genetik bei *Oenothera* genannt werden:

BELLING, J.: The attachment of chromosomes at the reduction division in flowering plants. J. Genet. 18, 177—205 (1927).

BRINK, R. A., and D. C. COOPER: Chromosome rings in Maize and *Oenothera*. Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. 18, 447—455 (1932).

CLELAND, R. E., and F. OEHLKERS: New evidence bearing upon the problem of the cytological basis for genetical peculiarities of the *Oenotheras*. Amer. Naturalist 63, 497—510 (1929).

CLELAND, R. E., and F. OEHLKERS: Erbllichkeit und Cytologie verschiedener *Oenotheren* und ihre Kreuzungen. Jb. wiss. Bot. 73, 1—123 (1930).

CLELAND, R. E., and A. F. BLAKESLEE: Segmental interchange, the basis of chromosomal attachments in *Oenothera*. Cytologia 2, 175—233 (1931).

McCLINTOCK, BARBARA: A cytological demonstration of the location of an interchange between two non — homologous chromosomes of *zea mays*. Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. 16, 791—796 (1930).

DARLINGTON, C. D.: Ring-formation in *Oenothera* and other genera. J. Genet. 20, 345—363 (1929).

DARLINGTON, C. D.: The cytological theory of inheritance in *Oenothera*. J. Genet. 24, 405—474 (1931).

EMERSON, ST. H., and A. H. STURTEVANT: Genetic and cytological studies on *Oenothera* III. The translocation interpretation. Z. Abstammungslehre 59, 395—419 (1931).

EMERSON, ST. H.: Chromosome rings in *Oenothera*, *Drosophila* and Maize. Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. 18, 630—632 (1932).

HÅKANSSON, A.: Die Reduktionsteilung in den Samenanlagen einiger *Oenotheren*. Hereditas 11, 129—181 (1928).

HÅKANSSON, A.: Über Chromosomenverkettung in *Pisum*. Hereditas 15, 17—61 (1931).

HAMMARLUND, C., und A. HÅKANSSON: Parallelism of chromosome ring formation, sterility and linkage in *Pisum*. Hereditas 14, 97—98 (1930).

HOEPPNER, E., u. O. RENNEN: Genetische und cytologische *Oenotheren*studien. II. Zur Kenntnis von *Oenothera rubrinervis*, *deserens*, *Lamarckiana*, *gigas*, *biennis-gigas*, *franciscana*, *Hookeri*, *suaveolens*, *lutescens*. Bot. Abhandl. 15, 1—86 (1929).

RENNEN, O.: Über Koppelungswechsel bei *Oenothera*. Verh. V. Intern. Kongreß Vererbungsw. Z. Abstammungslehre Suppl.-Bd. II, 1216—1220 (1928).

SCHWEMMLE, J.: Die Beziehungen zwischen Cytologie und Genetik in der *Oenotheren*forschung. Z. Abstammungslehre 61, 36—61 (1932).

STURTEVANT, A. H., and T. DOBZHANSKY: Reciprocal translocations in *Drosophila* and their bearing on *Oenothera* cytology and genetics. Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. 16, 533—536 (1930).

*Berichtigung zum Sammelreferat: „Die Störungserscheinungen . . .“* von H. BLEIER, Heft 7, 1933. Auf Seite 166 ist in dem Schema die Bezeichnung der verschiedenen Fälle falsch. Es ist zu setzen: I statt I, II, III, IV; II statt V usw. bis IX statt XII.