

Einflusses verschiedener Außenbedingungen auf die Chromosomenreduktion gebracht haben, so haben sie doch gezeigt, daß selbst ein so eigen-gesetzlicher Vorgang wie die Chromosomen-reduktion in hohem Maße von Bedingungen abhängig sein kann, die außerhalb des inneren Entwicklungsablaufes der sich teilenden Zelle herrschen. Daneben scheinen sie zu der Hoff-nung zu berechtigen, daß es einen Weg gibt, der uns durch ein Zusammenarbeiten der stati-stischen Methoden der Vererbungslehre mit den kausalen der experimentellen Physiologie zur ursächlichen Erkenntnis des heute noch schein-bar autonomen Vorganges der Chromosomen-reduktion und der Mendelspaltung führt.

#### Literatur.

- BLEIER, H.: Experimentell-cytologische Unter-suchungen I. Einfluß abnormaler Temperatur auf die Reduktionsteilung. *Z. Zellforsch.* **11**, 218—236 (1930).
- BRIEGER, F.: Vererbung bei Artbastarden unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Nicotiana*. *Züchter* **1**, 140—152 (1929).
- BRIEGER, F.: Die genaue Bestimmung des Zeit-punktes der Mendelspaltung (Sammelref.). *Züchter* **5**, 34—44 (1933).
- GERASSIMOW, J.: Über die Größe des Zellkerns. *Beih. z. Bot. Zbl.* **18**, Abt. I, 45—118 (1904).
- GOLDSCHMIDT, R.: Prä- oder Postreduktion der Chromosomen? *Naturwiss.* **20**, 358—362 (1932).
- HEILBORN, O.: Temperatur und Chromosomen-konjugation. *Svensk bot. Tidskr.* **24**, 12—25 (1930).
- HÜTTIG, W.: Über den Einfluß der Temperatur auf die Keimung und Geschlechterverteilung bei Brandpilzen. *Z. Bot.* **24**, 529—577 (1931).
- HÜTTIG, W.: Über physikalische und chemische Beeinflussungen des Zeitpunktes der Chromosomen-reduktion bei Brandpilzen. *Z. Bot.* **26**, 1—26 (1933).
- LUNDEGARDH, H.: Zur Mechanik der Kernteilung. *Sv. bot. Tidskr.* **8**, 161—180 (1914).
- MICHAELIS, P.: Über den Einfluß der Kälte auf die Reduktionsteilung von *Epilobium*. *Planta (Berl.)* **1**, 569—582 (1926).
- MICHAELIS, P.: Über die experimentelle Er-zeugung heteroploider Pflanzen bei *Epilobium* und *Oenothera*. *Biol. Zbl.* **48**, 370—374 (1928).
- MICHAELIS, P.: Über experimentell erzeugte heteroploide Pflanzen von *Oenothera Hookeri* (OLTMANN'S Festschrift). *Z. Bot.* **23**, 288—308 (1930).
- NEMEC, B.: Über die Einwirkung des Chloral-hydrats auf die Kern- und Zellteilung. *Jb. Bot.* **39** (1904).
- PLOTNIKOWA, T. W.: Einfluß der Röntgenstrah-len auf die Reduktionsteilung von Weizen. *Z. Züchtung A.* **16**, 662—668 (1931).
- RUDLOFF, C. F., u. M. SCHMIDT: Untersuchungen über den Einfluß ungünstiger Witterungsverhält-nisse auf die Reduktionsteilung und Embryosack-entwicklung bei verschiedenen *Oenotheren*. *Planta (Berl.)* **18**, 104—167 (1932).
- SAKAMURA, T., u. J. STOW: Über die experimen-tell veranlaßte Entstehung von Pollenkörnern mit abweichenden Chromosomenzahlen. *Jap. J. of Bot.* **3**, 111—137 (1926).
- SEILER, J.: Geschlechtschromosomen - Unter-suchungen an Psychiden I. Experimentelle Be-einflussung der geschlechtsbestimmenden Reife-teilung bei *Talaeporia tubulosa* Retz. *Arch. Zell-forschg.* **15**, 249—268 (1920).
- SHIMOTOMAI, N.: Über Störungen der meiotischen Teilungen durch niedrige Temperatur. *Bot. Magaz. (Tokio)* **41**, 149—160 (1927).
- STOW, J.: A cytological study on pollen sterility in *Solanum tuberosum* L. *Jap. J. of Bot.* **3**, 217 bis 238 (1927).
- V. WETTSTEIN, F.: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grund-lage I. *Z. Abstammungslehre* **33**, 1—236 (1924).
- ZICKLER, H.: Über künstliche Erzeugung von Miktohaplonten bei Ascomyceten. *Biol. Zbl.* **51**, 540—546 (1931).

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

## Fortschritte der Cytologie in der Austausch- und Konjugationsfrage.

(Sammelreferat.)

Von **Hermann Propach**.

Im Jahre 1928 erschien in deutscher Sprache die letzte zusammenfassende Darstellung der Zusammenhänge zwischen Cytologie und Ge-netik, es waren BĚLAŘS „Cytologische Grund-lagen der Vererbung“. Von der Übersetzung von Sharps „Introduction to Cytology“ durch JARETZKY wollen wir hier absehen. In BĚLAŘS Buch waren die hier in Rede stehenden Fragen nach dem damaligen Stande der Wissenschaft dargestellt, mit dem Ergebnis, daß es noch immer keine gut fundierte Hypothese über die cytologischen Vorgänge beim Austausch gebe.

Nun sind gerade in den Jahren nach 1928 eine ganze Reihe von Arbeiten veröffentlicht worden, die die Austauschfrage und, mit ihr eng verknüpft, das Konjugationsproblem be-handeln. Ihr Autor ist in der Hauptsache der englische Cytologe C. D. DARLINGTON und eine Anzahl von Mitarbeitern, daneben der Ameri-kaner J. BELLING. Diese Arbeiten haben in der Literatur ein erstaunlich schwaches Echo ge-funden, erst in neuester Zeit beginnt man, sich mit ihrem Inhalt auseinanderzusetzen, vornehm-lich wieder in der Literatur angelsächsischer

Länder. Und vor ihrer Zusammenfassung in dem Werk „Recent Advances in Cytology“ durch DARLINGTON hat man ihnen vielfach gänzlich verständnislos gegenüber gestanden.

Der Zweck dieses Referates soll es deshalb sein, die Aufmerksamkeit mehr auf diese Arbeiten zu lenken, besonders auf das oben erwähnte Buch DARLINGTONS.

Vergegenwärtigen wir uns zunächst einmal den Stand der Dinge zu jener Zeit, als BĚLAR'S Buch erschien. Daß ein Austausch von Genen stattfinden mußte, bezweifelte niemand mehr. Die Fülle der Tatsachen, die aus genetischen Experimenten abgeleitet waren, mußte jeden

genese von *Orthopteren* (Heuschrecken) aufgestellt hatte. Sie ging aus von der Tatsache, daß in der ersten Reifeteilung Chromosomentetraden gebildet werden, deren äußere Gestalt ja bekannt ist. Wurden diese Tetraden nun in der Anaphase getrennt, so konnte es durch irgendwelche mechanischen Hemmungen (Verklebung usw.) bewirkt werden, daß an dem „Kreuzpunkt“ ein Vertauschen von Stücken der parallel gelagerten Querbalken erfolgte; das mußte dann einen Austausch im Gefolge haben.

Jedoch stieß diese Hypothese von vornherein auf heftigen Widerstand, da man mit Recht sagte, daß cytologische Erscheinungen

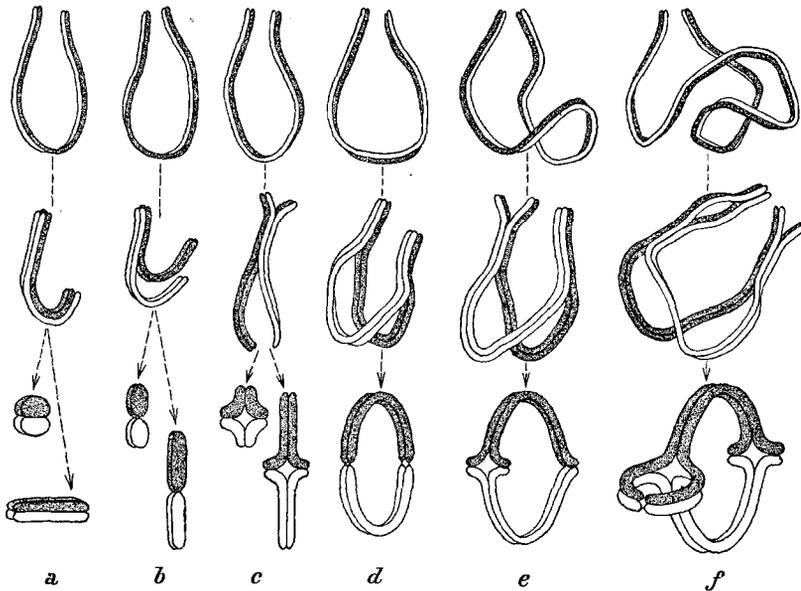


Abb. 1. Schematische Darstellung des Zustandekommens der Tetradenfigur nach der alten Auffassung. Der eine der beiden homologen Konjugationspartner ist punktiert, der andere rein weiß dargestellt. (Nach BĚLAR 1928.)

Zweifel verbieten; war doch gerade die Austauschhypothese mit ein Grundpfeiler der Theorie der linearen Anordnung der Gene. Anders stand es mit der Frage nach den cytologischen Grundlagen des Austausches. Daß die Mendelspaltung im Organismus mit dem Ablauf der Reifeteilung zusammenfiel, war durch genetische Experimente bewiesen. Also mußten die Chromosomen die Träger der Erbanlagen sein. Dementsprechend mußte ein genetisch nachgewiesener Austausch unbedingt während der Reifeteilungen stattgefunden haben. Wir wollen hier von einigen weniger bekannten Hypothesen zu dieser Frage absehen und uns vorwiegend mit der nach damaliger Anschauung am besten begründeten Annahme befassen. Das war die Chiasmatype-Hypothese, die JANSSENS auf Grund seiner Befunde bei der Spermato-

dieser Art so selten einwandfrei zu beobachten wären, daß sie zahlenmäßig in gar keinem Verhältnis zu den genetisch ermittelten Austauschhäufigkeiten ständen. Man verlegte deshalb den Ort des Austausches in ein früheres Stadium der Reifeteilung, etwa ins Diplotaen. Aber da war die Schwierigkeit die, daß jeder Kritiker sagen konnte, daß noch niemand auf solchem Stadium noch weniger einwandfrei ein „crossing-over“ gesehen habe. So standen die Dinge, eine befriedigende Erklärung war nicht gefunden.

Nun war einmal die Tetradenform in der Reifeteilung als erfolversprechend erkannt worden. Aber mußte es denn sein, daß ein Austausch nur eine Folge der Tetradenkonstitution sein konnte? War es nicht auch möglich, daß der Austausch die Ursache dieser Konfiguration war? Um diese Fragen zu untersuchen, müssen wir uns zunächst einmal vergegenwärtigen, wie man sich denn überhaupt das Zustandekommen der Tetradenfigur erklärte (Abb. 1).

Im *Zygotäen* der ersten Reifeteilung sind die Chromosomen längs konjugiert; den Spalt zwischen ihnen nennt man Reduktionsspalt, weil seine Entstehung auf eine zahlenmäßige Reduktion der Chromosomen (sie erfolgt durch die Konjugation von je zwei homologen Chromosomen) zurückzuführen ist. Im *Pachytaen* (deutlich sichtbar erst im folgenden Diplotaen) tritt dann ein zweiter Längsspalt auf, dessen

Ebene senkrecht zu der des Reduktionsspaltel liegt; das ist der Äquationsspalt, so genannt, weil er eine Gleichspaltung der konjugierten Chromosomen nach dem Vorbild der Mitose

Ebenen voneinander trennen, wobei die vier Chromonemata (so nennt man die Spaltprodukte) an den Kreuzpunkten untereinander die Partner wechseln sollen. Diese Auffassung



Abb. 2. Die acht gepaarten Chromosomen von *Stenobothrus parallelus* einzeln aus einem Kern gezeichnet, ganz rechts das Geschlechtschromosom. Auf jedem Stadium sind drei Kerne abgebildet, um die Variation der Zahl und Lage der Chiasmata jeder Tetrade darzustellen. a mittleres Diplotaen, b spätes Diplotaen, d Diakinesis, c Meta- und Anaphase. (Nach DARLINGTON 1932.)

herbeiführt. In den folgenden Stadien der Reifeteilung bis zur Diakinese sollen sich nun je zwei der vier Spaltprodukte der Tetraden auf bestimmten Strecken nach je einer dieser

ist von WENRICH (1916) auf Grund seiner Untersuchungen an der Spermatogenese von *Phrynotettix magnus* (Heuschrecke) formuliert worden. Weshalb aber nun die Aufspaltungen bis zu

einem bestimmten Punkte nach einer Ebene verliefen, von da ab nach der anderen, dafür war keine Erklärung gegeben.

Will man nun den Austausch von Stücken von Chromonemata für die Entstehung der Tetradenfigur verantwortlich machen, so ergibt sich als erste Konsequenz, daß diese Figuren für eine beliebige Spezies in ihrer Erscheinung nicht so konstant sein dürfen, wie wir es bisher angenommen haben. Denn wir wissen aus genetischen Experimenten, daß Austausche innerhalb gewisser Grenzen an beliebigen Stellen der Chromosomen auftreten können, dementsprechend müßten dann die Kreuzpunkte als Orte des Austausches auch innerhalb bestimmter Grenzen an beliebigen Punkten der Chromosomen liegen. Aber nicht allein ihre Lage muß variieren, sondern auch ihre Häufigkeit je Tetrade und dem entsprechend je Kern (als Gesamtheit der Tetraden). Das ist nun tatsächlich der Fall.

Durch umfangreiche statistische Untersuchungen ist festgestellt worden, daß die Chiasmahäufigkeit je Tetrade und entsprechend je Kern beim gleichen Objekt stark variabel ist. Als Ursachen dieser Variabilität werden Umwelteinflüsse, genetische und entwicklungsmechanische Faktoren angesehen. Durchgeführt sind diese Untersuchungen an zahlreichen Objekten (*Fritillaria*, *Hyacinthus*, *Tulipa*, *Vicia*, *Stenobothrus* usw.). Das Maß ist die Anzahl der Chiasmata je Tetrade bzw. je Kern und zwar wurden die Zahlen für jedes Objekt auf verschiedenen einander folgenden Stadien der ersten Reifeteilung festgelegt.

Ein Beispiel (Abb. 2) zeigt diese Differenz für je drei Kerne der Spermatogenese von *Stenobothrus parallelus* (Heuschrecke) auf nacheinander folgenden Stadien. Man kann sich leicht von der starken Variabilität in der Tetradenform überzeugen; für jede Tetrade sind unter ihr auch noch die Anzahlen der Chiasmata angegeben und jeweils rechts die Gesamtzahlen der Chiasmata je Kern. Daraus, daß eine eigene Chiasmahäufigkeit für jedes Stadium der Reifeteilung besteht, geht wohl ohne weiteres hervor, daß die Frequenz als solche nicht durch fortschreitende Aufspaltung bedingt ist. Daß auch mit zunehmendem „Alter“ der Tetrade die Chiasmazahl sinken kann, hat eine andere Ursache, wie wir weiter unten sehen werden.

Bei etwas aufmerksamerer Betrachtung der Abbildung muß schon eine Beziehung klar werden. Man kann nämlich feststellen, daß die Anzahl der Chiasmata einer Tetrade auch von der Länge der gepaarten Chromosomen ab-

hängig ist. Je größer die Länge, desto höher die Chiasmazahl.

Aus allen diesen Ergebnissen geht wohl ohne weiteres hervor, daß unsere Ansichten über die Entstehung der Tetraden und in Verbindung damit über die eines crossing-over sehr der Revision und einer schärferen Kritik bedürfen. Es ist ja auch nicht recht einzusehen, weshalb bei der Tetradenbildung die Aufspaltung immer nur bis zu einem bestimmten Punkte nach der Äquationsebene, von da ab nach der Reduktionsebene verlaufen soll. Eine zwingende oder auch nur annähernd plausible Begründung dieser Auffassung gibt es nicht.

Wenn wir jetzt die weitere Beweisführung für die DARLINGTONSche Hypothese verfolgen, so soll das aus Zeitersparnisgründen im engsten Zusammenhang mit der Entwicklung einer „Theorie der Reifeteilung“ geschehen. Diese beiden Probleme, Theorie der Reifeteilung und Austausch bzw. Konjugation, sind ja auch so eng verknüpft, daß man sie nicht voneinander getrennt betrachten kann; Argumente für die eine Annahme sind unentbehrliche Stützen für die andere und umgekehrt. Wir wollen deshalb so vorgehen, daß wir die für unsere Betrachtungen wichtigen Stadien der ersten Reifeteilung und, soweit nötig, der Mitose besprechen und die einzelnen Argumente jeweils anführen. Es sei aber von vornherein darauf hingewiesen, daß die „*precocity-theory*“ der Reifeteilung eigentlich keine Theorie, sondern nur eine Hypothese ist, mit der sich allerdings arbeiten läßt.

In der Prophase der Mitose sind die Chromosomen längs gespalten, wie wir aus zahlreichen Untersuchungen sicher wissen. Die Spalthälften bleiben dicht beieinander bis zur Metaphase. Dieses Zusammenhalten soll bedingt sein durch eine Affinität der *Chromomeren* (physiologisch betrachtet = genetische Einheiten) zueinander, es handelt sich also um eine Art von „Paarung“. Der stärkste Zusammenhalt ist dabei an der Spindelfaserinsertionsstelle. Nach und nach kann sich diese Affinität der Chromomeren etwas lockern, so daß die Schenkel der Spalthälften leicht gespreizt erscheinen, diese Lockerung greift aber nicht auf die Insertionsstelle über, sie erscheint uns bis zur Metaphase einheitlich. Dann aber setzt hier eine starke Abstoßung ein, die durch Umladungen oder Oberflächenerscheinungen bedingt sein mag. Der Erfolg ist der, daß die Insertionspunkte zuerst voneinander weichen und dabei ihre Chromosomen mit sich schleppen. Den weiteren Transport der Spaltlinge übernimmt der Anaphasemechanismus.

Nun die Übertragung auf die Reifeteilung. Hier erscheinen uns die Chromosomen in der Prophase ungeteilt; es ist noch kein einwandfreier Fall bekannt, wo sie längsgespalten wären. Das entspricht einem Zustand, wie wir ihn bei der Mitose in der Anaphase finden. Wir wissen auch, daß die präsynDETISCHE Interphase meist ein anderes Bild bietet, wie wir es sonst von der Telo- und Prophase der Mitose kennen, sie erscheint irgendwie eine abgekürzte Telophase zu sein. Danach würden dann die ungespaltenen Prophasechromosomen der Reifeteilung „frühreifen“ (= *precocious*) Anaphasechromosomen der Mitose vergleichbar sein. Das Milieu der Zelle ist aber „auf Prophase eingestellt“, dementsprechend beileben sich die Chromosomen, einen Partner zu finden (und zwar einen homologen), da sie in der Prophase gleichsam nicht „alleine“ sein können, das heißt aber: die homologen Chromosomen paaren sich. Nach der Paarung durchlaufen nun die Paarlinge das versäumte „Reifungs“-Stadium, das die mitotische Telophase darstellt, das heißt: in den Konjugationspartnern tritt der Längsspalt (Äquationsspalt) auf, sie haben damit den normalen Prophasezustand der Mitose erreicht. Jetzt erkennen die Paarlinge ihren „Irrtum“ (d. i. die Konjugation) und bemühen sich schleunigst, jeder für sich, den „Normalzustand“ (eben der Mitose) herzustellen und sich zu trennen, sie stoßen einander ab. Die sich abstoßenden längsgespaltenen Chromosomen, also die ehemaligen Konjugationspartner, wollen wir in der Folge „Mitosediyaden der Reifeteilung“ nennen.

Bis hierher ist eigentlich alles Hypothese, für die sich aus den betreffenden Stadien selbst kein richtiges Argument erbringen läßt, mit Ausnahme des abnormen Aussehens der Interphasekerne. Die Hauptstützen lassen sich eigentlich nur aus den Folgestadien ableiten und auch da nur unter der Voraussetzung, daß zur „echten Paarung“ (innerhalb der „Mitosediyaden der Reifeteilung“) wirklich nur homologe Einheiten oder Blöcke von Einheiten gelangen. Zu dieser Annahme sind wir ja schon aus genetischen Experimenten gezwungen. Diese Art von Rückschlüssen ist daher innerhalb gewisser Grenzen gewiß gestattet, wenn auch in den DARLINGTONSchen Arbeiten manche Eigenwilligkeiten und

Voreingenommenheiten nicht zu verkennen sind; sie kommen aber nur der Verständlichkeit und Geschlossenheit der Hypothese zugute.

Den Beweis, daß auch cytologisch sichtbar sich nur homologe Stücke paaren, verdanken wir den Arbeiten von McCLINTOCK und Mitarbeitern; ich will hier nur eine Arbeit kurz besprechen (McCLINTOCK 1930). In einer Linie von *Zea Mays* traten semisterile Pflanzen auf, die gleichzeitig in der Diakinese einen Ring von vier Chromosomen erkennen ließen. Da beim Mais die Chromosomen morphologisch gut charakterisiert sind, lag die Möglichkeit nahe, die Entstehung dieses Viererrings in der Prophase zu verfolgen. Da zeigte es sich dann, daß die Ringbildung nicht auf die Konjugation normaler Chromosomen zurückzuführen war, sondern offenbar durch Parallelkonjugation von

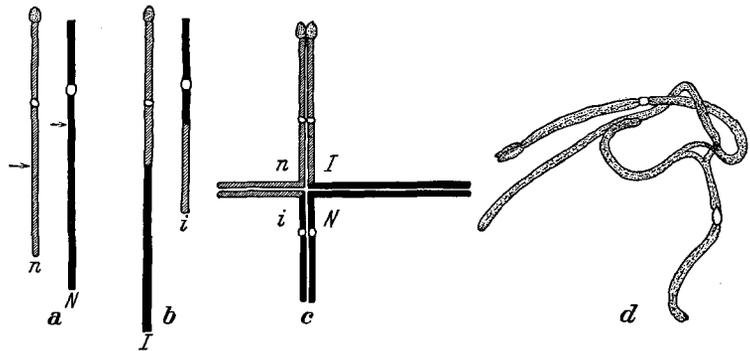


Abb. 3. *Zea Mays* Die ringbildenden Chromosomen der semisterilen Pflanzen. a Die normalen Chromosomen, b die Interchange-Chromosomen, c das Bild, das bei der Konjugation der Chromosomen von a und b entstehen muß (a, b und c schematisch), d eine Figur wie unter c nach der Natur gezeichnet. (Nach McCLINTOCK 1930.)

Austauschchromosomen (*segmental interchange*) entstanden war. Die normalen Chromosomen sind ausgezeichnet durch Gesamtlänge, Lage der Insertionslücke und eins von ihnen durch einen terminalen Knopf (siehe Abb. 3a).

Die Konjugationspartner zeigen in den Beziehungen der drei genannten Charakteristika untereinander ganz andere Verhältnisse, was durch einfache Messungen festgestellt wurde (siehe Abb. 3b). Handelt es sich so wirklich um Interchangechromosomen und konjugieren wirklich nur homologe Stücke parallel, so müßte auf frühen Diakinesestadien der Reifeteilung eine Figur sichtbar sein, wie sie der schematischen Konstruktion der Abb. 3c entspricht. Diese Figur ist tatsächlich gefunden worden (siehe Abb. 3d). Sie öffnet sich im Verlauf der Diakinese zu einem Viererring; auf dieses „Öffnen“ werden wir weiter unten noch zurückkommen.

Aus diesem Beispiel wollen wir zunächst nur

einmal ableiten, daß sich wirklich nur homologe Stücke von Chromosomen paaren. Daß in einem der Paarung folgenden Stadium in der Reifeteilung der Äquationsspalt auftritt, wissen wir aus zahlreichen, sicheren Beobachtungen.

Die „precocity-theory“ verlangt nun, daß das „Öffnen“ der Tetraden nur nach dem Reduktionsspalt verlaufen soll, denn die gepaarten Homologen haben nach oder vielmehr durch die

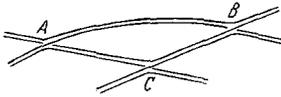


Abb. 4. Schematische Darstellung eines Austausches (crossing-over). (Nach DARLINGTON 1930.)

Äquation (die ja den Zustand der Mitose wiederhergestellt) ihren „Irrtum“ erkennt. Das Voneinanderlösen der „Mitosedyaden der Reifeteilung“ könnte auch ganz glatt vor sich gehen, wenn nicht kurz vorher oder gleichzeitig mit dem Auftreten des Äquationsspalt ein Austausch von Chromonemastücken zwischen den Chromonemata der „irrtümlich“ gepaarten

auch nur homologe Stücke eines Chromosoms. Wir müssen also scharf unterscheiden zwischen der „irrtümlichen“ Paarung im Zygoten, die wir schlechthin Konjugation nennen, und der „echten Paarung“ zwischen den Chromonemata der „Mitosedyaden der Reifeteilung“, die also erst nach der Konjugation auftritt und so ein Gepaartbleiben bis zur Metaphase gewährleistet.

Für diese Interpretation der Zygoten- bis Diplotenstadien der Reifeteilung haben wir keine unzweifelhaften und direkten Beweise. Einen solchen könnte man nur erbringen, wenn man heteromorphe *Gemini* verfolgen könnte, d. h. solche, deren Konjugationspartner sich in mehreren Merkmalen morphologisch unterscheiden. Es gibt wohl Fälle, wo man auch zu einer derartigen Deutung kommen kann (bei *Phrynoletix*, WENRICH 1916), aber ein Fall, wo nur eine derartige Deutung zulässig ist, muß erst noch gefunden werden.

Für uns kommt es nun zunächst einmal darauf an, einen möglichst klaren Fall eines Austausches zu sehen. Haben wir ihn erst einmal gefunden, so lassen sich die Konsequenzen

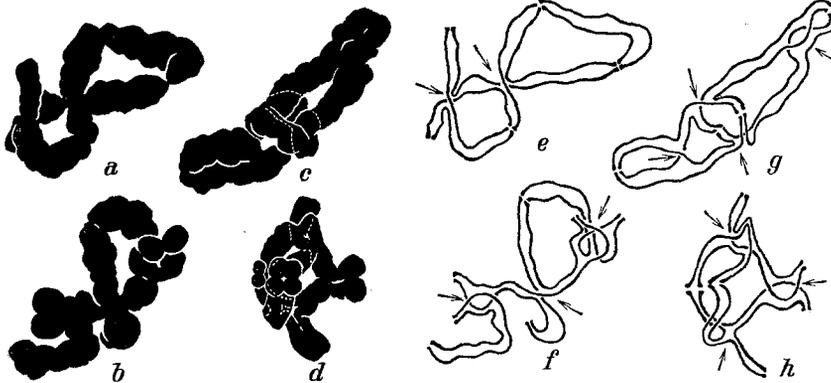


Abb. 5. Tetraden aus der ersten Reifeteilung der Pollenmutterzellen der tetraploiden Hyacinthe „La Grandesse“. a—d nach der Natur, e—h ihre halbschematischen Darstellungen. Dabei sind die Stellen, die dem Schema der Abb. 4 entsprechen, mit einem Pfeil bezeichnet. (Nach DARLINGTON 1930.)

Chromosomen stattgefunden hätte. Dieser Austausch mag durch Verklebung oder ähnliches bedingt sein (siehe Abb. 6). So entsteht die Situation, daß ein Chromonema der „Mitosedyade der Reifeteilung“ das ausgetauschte Stück seines Partners „auf der anderen Seite“ suchen muß, das gleiche gilt entsprechend für die andere beteiligte „Mitosedyade der Reifeteilung“. Nach dem Vorbild der Mitose sollen aber diese Spalthälften bis zur Metaphase zusammen bleiben; sie sind ja unter allen Umständen homolog, da sie durch einfache Längsspaltung aus einem Chromosom hervorgegangen sind. Und wirklich gepaart bleiben sollen ja

daraus für die „precocity-theory“ einerseits und die Austauschfrage andererseits leicht ableiten. Die klarste und einleuchtendste Demonstration eines Austausches finden wir nun bei autopolyploiden Formen von Kulturpflanzen, vor allem bei tetraploiden *Hyacinthus*. Wir wollen uns aber bei der folgenden Ableitung unbedingt klar darüber bleiben, daß eine „echte Paarung“ unter den Chromonemata einer „Mitosedyade der Reifeteilung“ die unerlässlichste Voraussetzung ist. Betrachten wir zunächst einmal die Sachlage an einem Schema.

„Von den vier Chromonemata beim Chiasma A sind drei die gleichen wie bei B. Und die

Chromonemata eines Chiasma sollen ja nur die vier Chromonemata sein, die aus zwei gepaarten (homologen) Chromosomen hervorgegangen sind. Das vierte Chromonema bei *A* oder *B* kann also nicht von einem dritten Chromosom stammen, das heißt aber: die Chiasmata *A* und *B* haben alle vier Chromonemata gemeinsam. Wenn dieser Art homologe Fäden bei *A* und *B* gepaart sind, zu beiden Seiten des Chiasma *C*, so muß der Paarungswechsel bei *C* von einem Austausch homologer Stücke zwischen zwei von den Chromonemata bei *C* begleitet sein“ (nach DARLINGTON 1930).

Solche Konfigurationen hat man z. B. bei der tetraploiden Hyacinthe „La Grandesse“ ( $2n = 28$ ) gefunden (Abb. 5).

Diese Tetradenfiguren sollen also so entstanden sein, daß die „irrtümlich“ gepaarten Chromosomen des Zygoten nach der äquatorialen Spaltung im Pachyten ihren „Irrtum“ erkennen und sich unter heftiger Abstoßung voneinander zu trennen versuchen. Daran sind sie aber durch die „echte Paarung“ der Chromonemata behindert, weil diese Chromonemata ja ein oder mehrere Stücke ihrer Partner „auf der anderen Seite“ haben. Die Abstoßung, die wir vorläufig einfach als existent hinnehmen müssen (oder gibt es ein anderes, wahrscheinlicheres Agens?), ist aber so stark, daß die „Mitosedyaden der Reifeteilung“ auch weiterhin bestrebt bleiben, sich voneinander möglichst weit zu trennen. Da sie aber durch den Austausch behindert sind, so wird zunächst aus diesem Bestreben, sich weit voneinander zu entfernen, resultieren, daß sich die „Öffnungsschleifen“ einer Tetrade in Ebenen orientieren, die senkrecht zueinander liegen; der Orientierungswechsel erfolgt dabei immer an den Chiasmata, die wir ja als Austauschstellen erkannt haben.

Auf diesem Stadium kann nun die Öffnungsbewegung stehen bleiben; das würde dem Bilde der *lokalisierten Chiasmata* entsprechen, das wir von der Spermatogenese einiger Insekten, besonders *Orthopteren*, kennen. Die Chiasmata bleiben dabei immer auf die Nähe der Spindelinsertionslücke beschränkt. Diese Beschränkung mag genetisch begründet sein, denn wir wissen aus genetischen Experimenten, daß bei einzelnen Objekten ein Austausch immer nur bestimmte, eng benachbarte Merkmale betrifft.

In anderen Fällen kann aber die Abstoßung das Hindernis des Chiasma glatt überwinden, es kommt dann zur *Terminalisation*. Darunter wollen wir den Vorgang verstehen, der die Chiasmata infolge der Abstoßung zu den Enden der Tetrade drängt, sie also gewissermaßen

„auflöst“. Der Prozeß findet natürlich mit der Erreichung der Metaphase sein Ende, hier bleiben die Enden der Tetraden miteinander verklebt; es entsteht das Bild, das früher die Anhänger der Telosyndese zur Stützung ihrer Annahme in Anspruch genommen haben. — Für das Verklebtbleiben in der Metaphase müßte man noch eine besondere *Affinität der Endchromomeren* verantwortlich machen, die so groß sein muß, daß sie der Abstoßkraft erfolgreich widerstehen kann. Daß etwas derartiges wie eine Endaffinität bestehen muß, das sehen wir an dem oben zitierten Beispiel von *Zea Mays*.

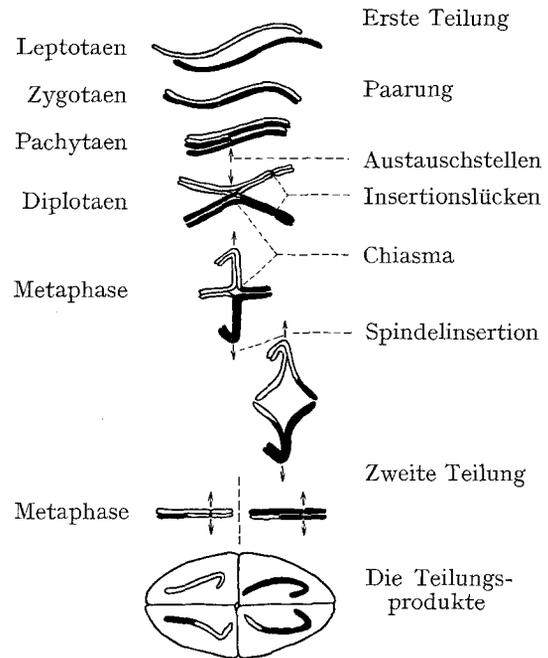


Abb. 6. Schematische Darstellung der Reifeteilung, insbesondere der Tetradenbildung nach der DARLINGTONSchen Hypothese. (Nach DARLINGTON 1932.)

Es handelt sich zwar hier nicht ganz genau um Tetradenbildung zwischen Homologen, man kann jedoch das segmental Interchange unter unseren Gesichtspunkten ruhig als nur eine Abwandlung der Norm auffassen. Wir hatten uns davon überzeugt, daß in diesem Falle wirklich nur homologe Stücke gepaart waren; auf einem späteren Stadium stoßen sie sich heftig ab und öffnen sich zu einem Ring, der nur durch eine besondere, vorläufig nicht beweisbare Affinität der Chromosomenenden erhalten bleiben kann.

Wir haben jetzt den Prozeß der Reifeteilung bis zur Metaphase nach der DARLINGTONSchen Auffassung verfolgt. Es bleibt nun noch übrig, zu sehen, wie die Teilungsprodukte in der Anaphase auf die beiden Pole verteilt werden;

das soll unter Anlehnung an das Schema der Abb. 6 geschehen.

Danach gelangen also die „Mitosedyaden der Reifeteilung“, die durch die „echte Paarung“ ihrer ausgetauschten Chromosomenstücke zusammengehalten werden, zu entgegengesetzten Polen. Diese Tatsache, daß sie ausgetauschte Stücke haben, ist aber für den *Endeffekt der Reifeteilung, die ja eine qualitative und quantitative Reduktion des Erbmaterials herbeiführen soll, vollkommen gleichgültig; er wird tatsächlich erreicht.*

Nicht so gleichgültig ist diese Art der Erreichung des Zieles für unsere alte Vorstellung über die Prä- oder Postreduktion einzelner Merkmale oder ganzer Chromosomen. Darunter verstanden wir bisher die Tatsache, daß die Reduktion in der ersten oder zweiten Reifeteilung vor sich gehen könnte, je nachdem, ob die Reduktionsebene in der ersten Reifeteilung, die des Reduktionsspalt oder des Äquationsspalt ist; die Wahrscheinlichkeit für diese zwei Aufteilungsmodi ist 1:1. Besonders schön sind diese Fälle *genetisch* an den Ascosporen einiger *Ascomyceten* demonstriert worden. — Nach der DARLINGTONSchen Auffassung kann man diese scheinbare Prä- oder Postreduktion nun so erklären, daß das betreffende Merkmal einmal vom Austausch der Chromonemata erfaßt wird, das andere Mal dagegen nicht (siehe das Schema der Abb. 6). Diese Annahme ist durch ein leichtes Schwanken der Chiasmabildung um eine bestimmte Stelle erklärbar (siehe oben lokalisierte Chiasmata). Die Wahrscheinlichkeit für Austausch:Nichtaustausch ist auch hier 1:1, was den genetisch ermittelten Tatsachen vollauf entspricht.

Anders liegt der Fall aber bei den von CAROTHERS (1931) an *Trimerotropis* (Heuschrecke) gemachten Feststellungen über das Verhalten heteromorpher Gemini. Hier konnte einwandfrei Prä- oder Postreduktion beim gleichen Geminus direkt *cytologisch* beobachtet werden. Allerdings lassen sich die ermittelten Zahlenverhältnisse (Präreduktion:Postreduktion wie 1:8 für das eine Paar, 1:12 für das andere Paar) auch nicht nach unserer alten Auffassung mit dem erwarteten Verhältnis von 1:1 in Einklang bringen. Die DARLINGTONSche Hypothese kann für dieses seltsame Zahlenverhältnis jedenfalls keine Erklärung geben; sie wird sich überhaupt schwer finden lassen.

Was der DARLINGTONSchen Hypothese aber fehlt, ist eine entsprechende Ergänzung durch das genetische Experiment, wie sie bei der jetzigen engen Verknüpfung von Cytologie und

Genetik wohl möglich sein müßte. Es genügt dabei nicht, daß festgestellt wird, daß beim ♂ Geschlecht von *Drosophila* während der Spermatogenese keine Chiasmabildung erfolgt, daß dementsprechend auch kein Austausch stattgefunden haben kann. (Nach brieflicher Mitteilung von Dr. DARLINGTON, für die ich an dieser Stelle herzlichst danke; die betreffende Arbeit erscheint demnächst in „*Genetics*“.) Denn dadurch ist noch nichts darüber ausgesagt, wie die Entstehung der Chiasmata an sich verläuft, und welche Konsequenzen ihr Vorhandensein hat. Es müßte an einem Objekt mit sehr streng lokalisierten Chiasmata der Nachweis erbracht werden, daß Chiasmabildung und genetischer Austausch tatsächlich zusammenfallen. Das wäre *ein* Weg; ein *anderer* würde über die genaue Analyse der Chiasmabildung heteromorpher Gemini führen, die in möglichst vielen Merkmalen verschieden sein müßten.

Für die DARLINGTONSche Hypothese spricht aber ihre starke Geschlossenheit in sich. So sehr manche ihrer Hauptpunkte anfechtbar sein mögen, es ergeben sich immer wieder ziemlich zwingende Rückschlüsse innerhalb der Hypothese. Das eine ist sicher, daß durch diese Hypothese überhaupt einmal die cytologische Seite der Austausch- und Konjugationsfrage in Fluß gebracht worden ist. Die Ergebnisse sind noch nicht abzusehen, da die Tragweite dem Thema entsprechend eine ungeheuer große ist.

Es ist selbstverständlich und verzeihlich, daß im Rahmen eines Referates nicht alle Tatsachen gleichmäßig berücksichtigt werden können. Es sind nur die Hauptpunkte der Hypothese herausgestellt, die angeführten Beweise dafür mögen auch nicht immer die besten unter den vorhandenen sein. Deshalb empfiehlt es sich sehr, die zusammenfassende, allerdings sehr umfangreiche Darstellung in „*Recent Advances in Cytology*“ einmal sehr kritisch durchzuarbeiten, zumal sich aus den darin gehäuften Tatsachen mancherlei Konsequenzen für die praktische Züchtung ergeben können.

#### Literatur.

BĚLAŘ, K.: Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. 1928.

CAROTHERS, E. E.: The maturatin divisions and segregation of heteromorphic homologous chromosomes in Acrididae (Orthoptera). *Biol. Bull.* 61, 324 (1931).

DARLINGTON, C. D.: A cytological demonstration of „genetic“ crossing-over. *Proc. Roy. Soc. B.* 107, 50 (1930).

DARLINGTON, C. D.: Recent Advances in Cytology. 1932. (Hier finden sich auch alle einzelnen Literaturangaben über die Arbeiten DARLINGTONS und seiner Mitarbeiter.)

McCLINTOCK, B.: A cytological demonstration of the location of an interchange between two

non-homologous chromosomes of *Zea Mays*. Proc. Nat. Acad. Sci. 16, 791 (1930).

WENRICH, D. H.: The spermatogenesis of *Phrynotettix magnus* with special reference to synapsis and the individuality of the chromosomes. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard 60, 57 (1916).

## Thomas Hunt Morgan — der Nobelpreisträger für Medizin 1933.

Mit der Überlieferung des diesjährigen Nobelpreises an THOMAS HUNT MORGAN, Professor of Zoology, Institute of Technology, Pasadena, California, erfährt die gesamte Vererbungswissenschaft vor der Welt eine Anerkennung, für die alle, die dieser Disziplin nahestehen, dem Gremium von Männern Dank wissen, deren Aufgabe es ist, alljährlich nach sachlicher Prüfung die höchste Auszeichnung zu vergeben, die einem Wissenschaftler zuteil werden kann. Die Entscheidung der königl. Akademie der Wissenschaften, des Karolinischen Instituts und der Schwedischen Akademie in Stockholm ist in der Tat sehr glücklich gewesen, denn MORGAN ist der Forscher, dem die Vererbungswissenschaft seit den ersten Jahren ihres Bestehens die stärkste Förderung zu danken hat. Wurde mit der Wiederentdeckung der MENDELschen Gesetze der Raum geschaffen und der Boden bereitet, auf dem das Gebäude der Genetik errichtet werden konnte, so bildet die Arbeit MORGANS das sichere Fundament dieses heute schon riesigen Gebäudes.

T. H. MORGAN<sup>1</sup>, der am 25. September 1866 in Lexington, Kentucky, geboren wurde, hatte seine erste Professur, wie viele führende Biologen, an dem Mädchen-College in Bryn Mawr, Pennsylvania inne. Von Bryn Mawr kam er an die Columbia-Universität in New York. Dort lehrte er lange Zeit, bis er vor einigen Jahren

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. R. GOLDSCHMIDT, Berlin-Dahlem, und Herrn Dr. N. W. TIMOFÉEFF-RESOVSKY, Berlin-Buch, bin ich für die Angabe wichtiger Daten aus dem Leben Morgans sehr dankbar.

einen Ruf an das Institute of Technology, Pasadena, California, erhielt. MORGAN begann seine wissenschaftliche Laufbahn mit entwicklungsmechanischen Arbeiten, die ihn in der Zeit von 1890—1910 ausschließlich in Anspruch nahmen.

Er gehört mit ROUX, DRIESCH, TICHOMIROV u. a. zur Gruppe der ersten großen Experimentalembryologen. Seine Arbeiten aus den 90er Jahren betreffen die Analyse der ersten Entwicklungsstadien der Vertebraten. Um die Jahrhundertwende begann er mit Untersuchungen über Regenerationserscheinungen an Planarien. In den gleichen Zeitraum fallen zum Teil in Neapel durchgeführte Experimente über Befruchtung und künstliche Parthenogenese, die vornehmlich an einem Seeigel *Arbacia* und einer Ascidie *Ciona intestinalis* ausgeführt wurden. Dieser Periode folgten Arbeiten zum Problem der Geschlechtsbestimmung und cytologische Untersuchungen, deren bekannteste eine Studie über die Geschlechts-

chromosomen bei *Phylloxera* ist. Erst im Jahre 1908 wandte sich MORGAN der Genetik zu. Er experimentierte zunächst an Ratten und Mäusen und begann im Jahre 1910 seine berühmten Versuche an der Taufliege *Drosophila melanogaster*. Sie sind zu gut bekannt, um an dieser Stelle noch einmal in Breite auseinandergesetzt zu werden. Wir verdanken MORGAN und seiner Schule, aus der Männer wie BRIDGES, MULLER, STURTEVANT hervorgegangen sind, eine außerordentliche Erweiterung unserer Kenntnisse über die stofflichen Grundlagen der Vererbung. So konnten den beiden Regeln MENDELS, der



T. H. Morgan