

Crossing-over und Chromosomenreduktion ¹⁾

Von Edgar Knapp

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

Mit 3 Textfiguren

Man hat früher die Reduktionsteilung oft folgendermaßen dargestellt: Zunächst legen sich die homologen Chromosomen paarweise zusammen, beim ersten Teilungsschritt weichen sie nach den beiden Polen auseinander, dann spalten sie sich und im zweiten Teilungsschritt werden die beiden Spalthälften wie bei der gewöhnlichen Mitose getrennt. Tatsächlich verläuft die Reduktionsteilung bekanntlich etwas anders: In der ersten Metaphase sind nicht die ungespaltenen Homologen gepaart, sondern jedes

Chromosom hat bereits die Längsspaltung durchgeführt, so daß wir in diesem Stadium Einheiten von 4 Chromosomenspalthälften oder Chromatiden vor uns haben, je 2 Chromatiden von jedem der beiden homologen Chromosomen. Diese 4 Chromatiden müssen nun in zwei Teilungsschritten auf die 4 Gonen verteilt werden, und von vornherein sind zwei Möglichkeiten der Verteilung denkbar (Fig. 1 a und b): entweder werden zunächst homologe Chromatiden getrennt und im zweiten Teilungsschritt gleiche Chromatiden; oder es werden zunächst gleiche und erst im zweiten Teilungsschritt homologe Chromatiden getrennt. Im ersten Falle findet die qualitative Reduktion im ersten Teilungsschritt statt, wir sprechen deshalb von Präreduktion, im zweiten Falle findet sie erst im zweiten Teilungsschritt statt, wir sprechen deshalb von Postreduktion.

In den letzten Jahren wurde auf genetischem Wege, mit Hilfe der Tetradenanalyse, die Frage untersucht, ob tatsächlich auch dieser zweite Modus der Chromosomenreduktion vorkommt, und bei vielen Objekten wurde in einem bestimmten Prozentsatz Postreduktion der untersuchten Gene festgestellt. Damit schien der Beweis dafür erbracht, daß sowohl Prä- als auch Postreduktion der Chromosomen stattfinden kann, und zwar je nach dem Objekt und je nach den Außen-

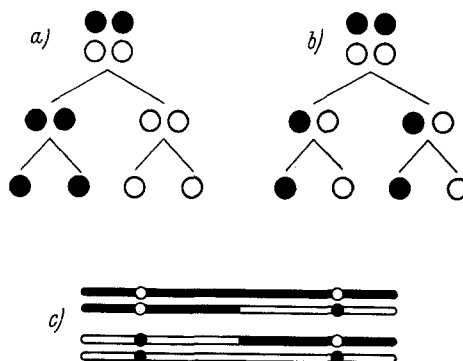


Fig. 1. Schemata für Präreduktion (a) und Postreduktion (b). c Crossing-over im Vierstrangstadium zwischen zwei der vier Chromatiden. Links des Crossing-over präreduktionelle, rechts postreduktionelle Verteilung. Die beiden Spalthälften des einen Chromosoms sind schwarz, die des homologen weiß ausgeführt.

¹⁾ Vortrag auf der Tagung d. Dtsch. Ges. f. Vererbungswissenschaft, Frankfurt a. M. 1937.

bedingungen in bestimmter relativer Häufigkeit. Das alte Problem Prä- oder Postreduktion schien damit in dem Sinne gelöst, daß beide Reduktionstypen möglich sind.

Dies gilt aber nur für bestimmte Chromosomenstücke, eben die Stellen, an denen das untersuchte Gen liegt. Einen Schluß hieraus auf den Reduktionsmodus des ganzen Chromosoms zu ziehen, wie es vielfach gesehehen ist, wäre nur dann berechtigt, wenn nachgewiesen wäre, daß sich ein Chromosomenpaar in dieser Hinsicht in seiner ganzen Länge einheitlich verhält. Nun ist ja aber schon seit langem wahrscheinlich gemacht und in einzelnen Fällen auch bewiesen, daß das Crossing-over im Vierstrangstadium stattfindet und daß an einem Austausch nur zwei der vier Chromatiden beteiligt sind. Das bedeutet aber notwendigerweise, daß auf der einen Seite einer Austauschstelle Prä-, auf der anderen Seite Postreduktion des Chromosomenpaares stattfinden muß (Fig. 1c). Folgende Fragen sind also zu klären:

1. Findet Crossing-over zwischen ganzen homologen Chromosomen oder nur zwischen homologen Chromosomenspalthälften, also im Vierstrangstadium zwischen 2 der 4 Chromatiden statt, d. h. ist der Reduktionsmodus eines Chromosoms in seiner ganzen Länge einheitlich oder nicht?
2. Wenn das letztere der Fall ist, lassen sich dann bestimmte Gesetzmäßigkeiten hinsichtlich des Reduktionsmodus bestimmter Chromosomenteile nachweisen?

Diese Fragen habe ich bei dem Lebermoos *Sphaerocarpus Donnellii* zu klären versucht und möchte über die Ergebnisse im folgenden kurz berichten.

Früher habe ich schon mitgeteilt, daß bei *Sphaerocarpus* bestimmte Gene stets präreduktionell verteilt werden, andere zu einem bestimmten und für jedes Gen charakteristischen Prozentsatz Postreduktionen zeigen (2). Dieser Befund zeigt schon, daß jedenfalls gewisse Stellen bestimmter Chromosomen stets präreduzieren. Um einen näheren Einblick in die Reduktionsverhältnisse der Chromosomen zu bekommen, war es aber notwendig, Koppelungsanalysen durchzuführen und das Vorkommen von Prä- und Postreduktion bestimmter Gene nachzuweisen, deren Lagebeziehungen auf einem Chromosom durch Koppelungsanalyse festgestellt worden sind.

Wir haben zunächst 12 deutlich erkennbare autosomale Gene herausgegriffen und sie paarweise miteinander gekreuzt (Tab. 1).

Auf diese Weise stellten wir folgende Koppelungsgruppen fest:

1. *pallida*, *crassa*, *cupulifera*, *deficiens*, *squamifera*, *minuta* und *verrucosa*.
2. *nuda* und *turbata*.
3. *armata* und *deformis*.
4. *nana*.

Wir betrachten nun die erste Koppelungsgruppe etwas näher. Auf Grund der Koppelungsanalysen konnte für dieses Chromosom eine Chromosomenkarte entworfen werden (Fig. 2b). Wir gingen aus von dem Gen *squamifera* und haben auf Grund der Austauschhäufigkeiten der übrigen Gene gegen *squamifera* und gegeneinander die Abstände der Gene *crassa*, *deficiens*, *minuta* und *verrucosa* von *squamifera* und ihre gegenseitigen Lagebeziehungen feststellen können. Für die Gene *pallida* und *cupulifera* konnte nur der Abstand von *crassa* festgestellt werden; sie erwiesen sich als eng mit *crassa* gekoppelt, doch bleibt vorläufig unentschieden, ob sie links oder rechts von *crassa* liegen.

Tabelle 1
Kreuzungsschema der 12 untersuchten Gene. Die Zahlen geben die Nr. der durchgeführten Kreuzungen an

♂ \ ♀	<i>armata</i>	<i>minuta</i>	<i>crassa</i>	<i>nana</i>	<i>verrucosa</i>	<i>pallida</i>	<i>deformis</i>	<i>cupulifera</i>	<i>deficiens</i>	<i>turbata</i>	<i>squamifera</i>	<i>nuda</i>
<i>armata</i>	—	1004	1005	1006	1007	1008	1009	1011	1012	1013	1014	1016
<i>minuta</i>	636 684	—	687	641 1017	1018	1019	1020	—	1023	1024	1025	1027
<i>crassa</i>	631	681 632	—	680	682	1028	1029	1031	1032	1033	1034	1035
<i>nana</i>	1036	1037	1038	—	1039	1040	1041	—	1044	1045	1046	1047
<i>pallida</i>	702	—	705	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>turbata</i>	1082	1083	1084	1085	1086	—	—	—	1090	—	1091	1092
<i>squamifera</i>	1060	1061	1062	1063	1064	—	1065	—	1068	1069	—	1070
<i>nuda</i>	1071	—	—	1074	—	—	—	—	—	—	1081	—

Nun haben wir, unabhängig davon, auf einem ganz anderen Weg eine Karte desselben Chromosoms zu entwerfen versucht (Fig. 2a). Wir haben angenommen, daß ein bestimmter Punkt des Chromosoms stets präreduziert und daß Postreduktion der einzelnen Gene nur durch Crossing-over zwischen der stets präreduzierenden Stelle des Chromosoms und den betreffenden Genen zustande kommt. Unter dieser Annahme ist die Häufigkeit der Postreduktionen ein Maß für die Entfernung eines Genes von der stets präreduzierenden Stelle, dem 0-Punkt, genau wie bei den nach den üblichen Methoden entworfenen Chromosomenkarten die Austauschhäufigkeit zwischen zwei Genen als Maß für die Entfernung dieser beiden Gene dient. Um die nach beiden Methoden entworfenen Karten vergleichen zu können, ist es jedoch notwendig, bei der zweiten Methode nur die halbe prozentuale Häufigkeit der postreduzierten Tetraden abzutragen, weil ja, nach der oben gemachten Annahme, nur zwei der vier Chromatiden einen Austausch aufwiesen.

Lediglich um zu entscheiden, ob ein Gen links oder rechts von diesem stets präreduzierenden Chromosomenpunkt liegt, mußte der Grad der Koppelung zwischen den Genen mit berücksichtigt werden.

Auf diese Weise fanden wir für die Gene *crassa*, *deficiens*, *squamifera*, *minuta* und *verrucosa* dieselbe Anordnung wie bei der Chromosomenkarte, die auf Grund der Koppelungsanalysen entworfen wurde, lediglich die Gene *minuta* und *verrucosa*, die sehr nahe zusammenliegen, sind in beiden Chromosomenkarten gegeneinander vertauscht. Die fehlerkritische Prüfung zeigt aber, daß trotzdem die Übereinstimmung nicht in Frage gestellt ist¹⁾. Für das Gen *pallida*

¹⁾ In einer früheren Kreuzung (Nr. 547) hat das Merkmal *verrucosa* stets Präreduktion gezeigt, in allen späteren Kreuzungen 50—60 % Postreduktionen. Vermutlich hat ein bestimmtes Gen oder eine bestimmte Chromosomenkonfiguration des männlichen Elters der Kreuzung 547 austauschverhindernd mindestens für das Chromosomenstück zwischen dem Gen *verrucosa* und dem Zentromer gewirkt.

konnte gezeigt werden, daß es distal und sehr nahe bei *crassa* liegt; auch der Abstand zwischen *pallida* und *crassa* stimmt nach beiden Methoden gut miteinander überein. Alle Kreuzungen mit dem Gen *cupulifera* keimten zu schlecht, so daß nur Einzelpflanzen, nicht aber volle Tetraden ausgewertet werden konnten; deshalb ist dieses Gen auf Grund der Häufigkeit von Postreduktionen nicht lokalisierbar.

Aus der Übereinstimmung der nach beiden Methoden festgestellten Lagebeziehungen der Gene ist zu folgern, daß unsere Annahme richtig war:

Tatsächlich wird offenbar eine Stelle dieses *squamifera*-Chromosoms stets präreduziert, findet ein Crossing-over stets im Vierstrangstadium zwischen nur zweien der 4 Chromatiden statt und ist Postreduktion der einzelnen Gene nur durch ein solches

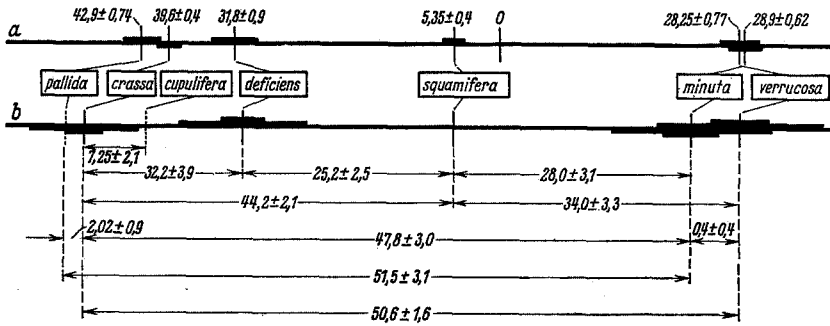


Fig. 2. *a* Karte des *squamifera*-Chromosoms auf Grund der Häufigkeit des Vorkommens von Postreduktion der einzelnen Gene. Von einem Nullpunkt ist nach links oder rechts die durch 2 geteilte prozentuale Häufigkeit der Tetraden mit Postreduktion der betreffenden Gene aufgetragen. Angegebene Werte mit einfach mittlerem Fehler; graphisch der dreifach mittlere Fehler eingetragen. *b* Karte desselben Chromosoms auf Grund des Austauschprozentsatzes der Gene gegen *squamifera*. Graphisch einfache und dreifache mittlere Fehler eingetragen. Darunter die einzelnen festgestellten Austauschprozentsätze mit einfach mittlerem Fehler.

Crossing-over im Vierstrangstadium zwischen dieser stets präreduzierenden Stelle des Chromosoms und den betreffenden Genen bedingt. Es liegt auf der Hand, daß die Stelle des Chromosoms, die stets präreduziert und die sich somit gewissermaßen als dynamischer Mittelpunkt des Chromosoms darstellt, das Zentromer, die Spindelfaseransatzstelle ist. Die durch die Fehlerbreite der einzelnen Lagebestimmungen gegebene Möglichkeit des gelegentlichen Vorkommens von Postreduktionen der Spindelfaseransatzstelle läßt sich natürlich nicht ganz ausschließen; wenn wir aber berücksichtigen, daß auf anderen Chromosomen auch Gene nachgewiesen sind, die nur präreduzieren, sind wir wohl berechtigt, anzunehmen, daß tatsächlich die Spindelfaseransatzstelle auch hier stets präreduziert.

An dem Beispiel einer der analysierten Kreuzungen sei nun noch gezeigt, wie die Tetradenanalysen weiter ausgewertet wurden und welche Schlüsse sich noch daraus ziehen lassen.

Wir wählen die Kreuzung *pallida* × *minuta* (1019 A) und bezeichnen der Einfachheit halber das Gen *pallida* mit a, sein normales Allel mit A, das Gen *minuta* mit b, sein normales Allel mit B. Wir haben gekreuzt aB ♀ × Ab ♂. Als Ergebnis der Kreuzung sind folgende 12 Tetradentypen möglich (Tab. 2).

Tabelle 2

Die 12 möglichen Tetradentypen aus einer Kreuzung aB ♀ × Ab ♂

	Tetradentypen				Austausch in... Chromat.-P.	Reduktionsmodus				
						Aa	Bb			
1	Ab ♀	Ab ♀	aB ♂	aB ♂	0	Prär.	Prär.			
2	aB ♀	aB ♀	Ab ♂	Ab ♂				0	Prär.	Prär.
3	AB ♀	AB ♀	ab ♂	ab ♂				2		
4	ab ♀	ab ♀	AB ♂	AB ♂		2	Prär.	Prär.		
5	AB ♀	Ab ♀	aB ♂	ab ♂		1			Postr.	Postr.
6	aB ♀	ab ♀	AB ♂	Ab ♂		1				
7	AB ♀	aB ♀	Ab ♂	ab ♂		1	Postr.	Postr.		
8	Ab ♀	ab ♀	AB ♂	aB ♂		1			Postr.	Postr.
9	Ab ♀	aB ♀	Ab ♂	aB ♂		0				
10	AB ♀	ab ♀	AB ♂	ab ♂		2	Postr.	Postr.		
11	Ab ♀	aB ♀	AB ♂	ab ♂		1			Postr.	Postr.
12	AB ♀	ab ♀	Ab ♂	aB ♂		1				

Da früher schon festgestellt wurde, daß das Gen, das für die Geschlechtsausbildung verantwortlich ist, stets präreduziert (s. Knapp, 2), können wir sofort ablesen, ob die Merkmalspaare Aa bzw. Bb in den einzelnen Tetradentypen prä- oder postreduzieren. Wenn beide A-Pflanzen weiblich und beide a-Pflanzen männlich sind oder umgekehrt, so muß das Merkmalspaar Aa präreduktionell verteilt worden sein, postreduktionell aber, wenn eine A-Pflanze weiblich, eine A-Pflanze männlich, eine a-Pflanze weiblich und eine a-Pflanze männlich ist. Außerdem lassen die Tetradentypen erkennen, ob in 0, in 1 oder in 2 Chromatidenpaaren ein Austausch zwischen A und b, bzw. zwischen a und B stattgefunden hat¹⁾. In Tabelle 2 sind diese Verhältnisse mit berücksichtigt.

Wenn wir voraussetzen, daß in dem untersuchten Chromosomenstück 0, 1 oder 2 Crossing-over gleichzeitig vorkommen können, daß 3 und mehr gleichzeitige Crossing-over aber nicht vorkommen oder jedenfalls zu vernachlässigen sind — bestimmte Gründe sprechen für die Berechtigung dieser Annahme — so können in den Tetraden 12 verschiedene Austauschtypen verwirklicht sein. Diese 12 Typen sind in Fig. 3 dargestellt. Sie sind dadurch charakterisiert, daß entweder kein Austausch (Austauschtyp 1), ein Austausch zwischen *pallida* und der Spindelfaseransatzstelle (A. T. 2) oder ein Austausch zwischen *minuta* und der Spindelfaseransatzstelle (A. T. 3) vorliegt, oder daß bei zwei Austauschen je einer zu beiden Seiten (A. T. 4—6) oder beide Austausche links (A. T. 7—9), oder beide rechts (A. T. 10—12) der Spindelfaseransatzstelle liegen. Weitere

¹⁾ Ein Doppelaustausch auf einem Chromatid zwischen A und b bzw. zwischen a und B, der wieder zu den elterlichen Genkombinationen führt, ist dabei selbstverständlich nicht berücksichtigt.

Unterschiede bei zwei Austauschen sind dadurch gegeben, daß entweder 2 (A. T. 4, 7 und 10) oder 3 (A. T. 5, 8 und 11) oder 4 (A. T. 6, 9 und 12) Chromatiden am Austausch beteiligt sind.

Jeder dieser Austausch Typen führt nun zu einem bestimmten der in Tab. 2 aufgeführten Tetradentypen. Allerdings sind meistens mehrere Austausch Typen einem Tetradentypus zuzuordnen. Die Tetradentypen 1 und 2 können z. B. durch die Austausch Typen 1, 7 und 10 zustande kommen. Durch die genetische

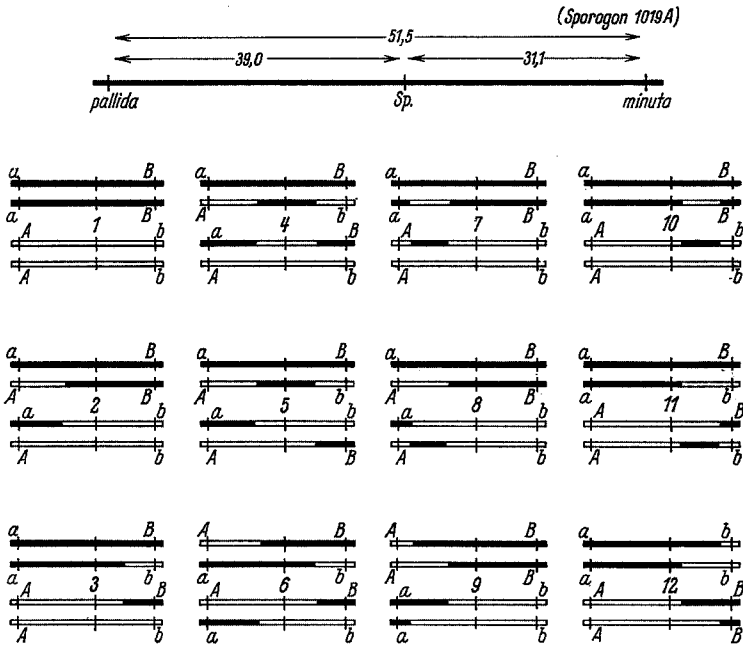


Fig. 3. Die 12 möglichen Austausch Typen aus einer Kreuzung $aB \text{♀} \times Ab \text{♂}$, am Beispiel *pallida* ♀ \times *minuta* ♂ (Sporogon 1019 A). Es ist angenommen, daß nicht mehr als zwei gleichzeitige Austausche vorkommen. Darüber die Lagebeziehungen der beiden Gene und der Spindelfaseransatzstelle. Näheres im Text.

Analyse wird die Häufigkeit der Tetradentypen festgestellt, und wir müssen nun versuchen, diese Häufigkeiten den einzelnen Austausch Typen zuzuordnen. Dies haben wir in Tab. 3 für die Kreuzung *pallida* \times *minuta* (Sporogon 1019 A) versucht.

Tabelle 3

Die Häufigkeit der einzelnen Tetradentypen im Sporogon 1019 A (*pallida* ♀ \times *minuta* ♂) und die mutmaßliche Häufigkeit der 12 Austausch Typen. Näheres im Text

Tetradentyp	1 + 2			3 + 4		5 + 6		7 + 8		9	10	11 + 12		Σ
Häufigkeit	6			6		17		38		15	19	31		132
Austauschtyp	1	7	10	9	12	3	11	2	8	4	6	5		Σ
Mutm. Häufigkeit	0	4	2	4	2	13	4	30	8	15	19	31		132

Der Tetradentyp 9 kann, wenn in dem untersuchten Chromosomenstück gleichzeitig höchstens zwei Austausche vorkommen, nur dem Austauschtyp 4 seine Entstehung verdanken. Der Austauschtyp 4 muß also in 15 von insgesamt 132 Fällen aufgetreten sein. Der Tetradentyp 10 mit seinen 19 Fällen kann nur durch den Austauschtyp 6 entstanden sein und die Tetradentypen 11 und 12 mit 31 Fällen nur durch den Austauschtyp 5. Für die Austauschtypen 4, 5 und 6 haben wir also sichere Werte. Diese drei Austauschtypen unterscheiden sich nicht durch die Lage der Austausche in bezug auf die Spindelfaseransatzstelle und die beiden Gene, sondern lediglich durch die Verteilung der Austausche auf die vier Chromatiden. In allen drei Fällen hat ein Austausch zwischen pal und Sp und ein Austausch zwischen min und Sp stattgefunden. Während aber bei Austauschtyp 4 zwei Chromatiden doppelt und zwei Chromatiden gar nicht gebrochen sind, sind bei Austauschtyp 5 ein Chromatid doppelt, zwei Chromatiden einfach und ein Chromatid gar nicht, bei Austauschtyp 6 aber alle vier Chromatiden einfach gebrochen. Wenn es rein vom Zufall abhängt, welche zwei der vier Chromatiden, von denen zwei schon durch einen ersten Austausch gebrochen sind, bei einem zweiten Austausch sich beteiligen, so muß der zweite Fall (Austauschtyp 5) ebenso häufig auftreten wie die beiden anderen zusammen, die beide gleich häufig vorkommen müssen. Zufallsgemäß sind also Austauschtyp 4, 5 und 6 im Verhältnis 25 % : 50 % : 25 % zu erwarten. Der Befund im Sporogon 1019 A war 15 : 31 : 19, was mit der Erwartung gut übereinstimmt. Wir haben nun auch aus anderen Kreuzungen die Häufigkeit der entsprechenden Austauschtypen miteinander verglichen und, um ein größeres Zahlenmaterial zu erhalten, zusammgezogen. Das Ergebnis ist in Tabelle 4, a dargestellt.

Tabelle 4

Die Häufigkeit der Austauschtypen 4, 5 und 6 in verschiedenen Sporogonen. Die Prozentzahlen mit einfach mittleren Fehlern

a) Sp zwischen a und b

	632 A	681 A	682 A—Sa	1061 A	1064 A	1019 A	1025 A	Σ	Σ in %
4	17	3	44	0	0	15	0	79	25,0 ± 2,43
5	21	5	85	0	4	31	1	147	46,3 ± 2,8
6	15	3	50	0	2	19	2	91	28,7 ± 2,54

b) Sp neben a und b

	1018 A	705 A	1032 A	1034 A	1028 A	1062 A	1068 A	Σ	Σ in %
4 + 6	0	1	13	3	3	9	2	31	48,4 ± 6,25
5	0	2	11	3	4	13	0	33	51,6 ± 6,25

c) Summe aus a und b

	Σ	Σ in %
4 + 6	201	52,8 ± 2,56
5	180	47,2 ± 2,56

Bei einer anderen Serie von Kreuzungen, wenn nämlich beide untersuchten Gene auf derselben Seite von Sp liegen, läßt sich nur die Summe der Austauschtypen 4 und 6 und der Austauschtyp 5 feststellen. Das Ergebnis für eine Reihe von Kreuzungen dieses Typs ist in Tab. 4, b wiedergegeben. In Tab. 4, c sind a und b zusammengezogen. Wie aus der Tabelle hervorgeht, stimmt der Befund überall mit genügender Sicherheit mit der Erwartung bei zufallsgemäßer Beteiligung der Chromatiden überein; wir haben keinen Anhaltspunkt dafür, daß bei einem zweiten Austausch die Beteiligung der Chromatiden durch den ersten Austausch beeinflußt wird. Eine solche Feststellung ist von Bedeutung im Hinblick auf verschiedene Hypothesen, die hinsichtlich der Kräfte, die zu einem Crossing-over führen, aufgestellt worden sind. Doch kann hierauf in diesem Zusammenhang nicht näher eingegangen werden.

Die Häufigkeit der übrigen Austauschtypen läßt sich nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit festlegen. Wir müssen dabei berücksichtigen, daß nach der Feststellung über die Häufigkeit der Austauschtypen 4, 5 und 6 auch die Austauschtypen 7, 8 und 9 im Verhältnis 1 : 2 : 1 zu erwarten sind, ebenso die Austauschtypen 10, 11 und 12. Dann wird man vermuten dürfen, daß der Austausch zwischen pal und Sp etwas häufiger ist als der zwischen min und Sp entsprechend dem etwas größeren Abstand zwischen pal und Sp. Ebenso wird auch ein Doppelaustausch zwischen pal und Sp häufiger sein als zwischen Sp und min. Auf Grund all dieser Überlegungen kommt man zu einer mutmaßlichen Häufigkeit der Austauschtypen, wie sie in Tab. 3 angegeben ist und die von den tatsächlichen Häufigkeiten nicht allzu weit abweichen dürfte.

Durch eine weitere vergleichende Analyse der verschiedenen Kreuzungen, auf die hier nicht weiter eingegangen werden kann, können noch weitere recht genaue Angaben über die Häufigkeit des Austauschs in verschiedenen Abschnitten des Chromosoms gemacht werden. Es ist nun von besonderem Interesse, damit vergleichend eine zytologische Untersuchung der Prophasestadien der Meiosis an diesem Objekt durchzuführen und so die Übereinstimmung bestimmter zytologischer Konfigurationen mit den genetischen Befunden nachzuweisen. Es ist dabei in erster Linie an die Darlingtonsche Neochiasmatypietheorie gedacht. Herr Dr. von Berg ist an unserem Institut mit der zytologischen Untersuchung der Meiosis beschäftigt, und wir hoffen, daß es technisch möglich sein wird, die kritischen Stadien zu analysieren.

Wir sind somit bei *Sphaerocarpus* zu dem Ergebnis gekommen, daß die Spindelfaseransatzstelle stets präreduktionell verteilt wird und daß die tetradenanalytisch nachgewiesene Postreduktion bestimmter Gene lediglich die Folge eines Crossing-over zwischen der Spindelfaseransatzstelle und dem betreffenden Gen ist. Zu demselben Ergebnis ist auch Lindegren bei dem Ascomyceten *Neurospora* gekommen. Auch mit allen sonstigen genetischen und zytologischen Erfahrungen steht dieser Befund in bestem Einklang¹⁾. Die zytologisch bei

¹⁾ Wülker (7) deutet zwar seine Ergebnisse bei *Neurospora sitophila* so, daß er auch für die Spindelfaseransatzstelle einen gewissen Prozentsatz von Postreduktionen annehmen zu müssen glaubt. Eine Überprüfung seines Materials zeigte mir aber, daß sein Schluß nicht berechtigt ist. Seine Ergebnisse stehen aufs beste mit der in dieser Arbeit vertretenen Auffassung im Einklang.

Zickler (8 und 9, sowie Vortrag Frankfurt 1937) vertritt die Auffassung, daß bei dem Ascomyceten *Bombardia lunata* ein Verhältnis Präreduktion : Postreduktion wie 1 : 2 angestrebt wird und glaubt ebenfalls, aus seinem Material auf einen gewissen Prozentsatz

verschiedenen Objekten an heteromorphen Chromosomenpaaren festgestellten Postreduktionen können, soweit ich die Angaben überprüfen konnte, ebenfalls alle durch Crossing-over zwischen der Spindelfaseransatzstelle und dem Chromosomenende erklärt werden¹⁾. Nur ein Befund scheint mit dieser Auffassung einer steten Präreduktion der Spindelfaseransatzstelle und einem Crossing-over zwischen zweien der vier Chromatiden nicht in Übereinstimmung zu stehen, nämlich die von Moewus bei Chlamydomonaden durchgeführten Tetradenanalysen. Es würde zu weit führen, auf die Verhältnisse bei diesem Objekt und deren mögliche Deutung einzugehen.

Wenn man sich fragt, weshalb an der Spindelfaseransatzstelle, also der Stelle, von der die Chromosomenbewegung ausgeht, stets Präreduktion vorliegt, so dürfte die einfachste Erklärung darin liegen, daß die Chromosomen zwar ihrer ganzen Länge nach in Chromatiden gespalten sind, nur eben an der Spindelfaseransatzstelle nicht. Dafür sprechen verschiedene zytologische Befunde, und neuerdings gibt Darlington für *Fritillaria* auf das Bestimmteste an, daß das Zentromer noch bei Beginn der Anaphase ungeteilt ist. Weiter ist die Präreduktion der Spindelfaseransatzstelle eine notwendige Folge der Darlingtonschen, auf Janssen und Belling aufgebauten Neochiasmotypietheorie. Jedoch kann nicht umgekehrt in der ausschließlichen Präreduktion der Spindelfaseransatzstelle ein Beweis für die Darlingtonsche Theorie und gegen die sogenannte klassische Theorie der Chiasmen gesehen werden, denn wenn das Zentromer bis zur Anaphase der ersten Teilung ungespalten bleibt, so muß selbstverständlich auch nach der klassischen Theorie die Spindelfaseransatzstelle stets präreduktionell verteilt werden.

Zusammenfassung

1. Auf Grund der genetischen Tetradenanalyse gekoppelter Merkmale konnte für *Sphaerocarpus Donnellii* nachgewiesen werden, daß Crossing-over stets im Vierstrangstadium zwischen zweien der vier Chromatiden stattfindet. Eine bestimmte Stelle des Chromosoms, die als Spindelfaseransatzstelle (Zentromer) gedeutet wird, wird stets präreduktionell verteilt, die genetisch nachweisbare Postreduktion bestimmter Gene ist ausschließlich die Folge eines Crossing-over zwischen der Spindelfaseransatzstelle und dem betreffenden Gen.

2. Es läßt sich deshalb auf Grund der Häufigkeit, mit der die einzelnen Gene postreduzieren, eine Chromosomenkarte aufstellen, die mit der nach der

von Postreduktionen der Spindelfaseransatzstelle schließen zu müssen. Seine Argumente sind aber nicht stichhaltig und seine Auffassung sehr wenig wahrscheinlich; sein Material steht ebenfalls mit der hier vertretenen Auffassung im Einklang. Näher kann an dieser Stelle hierauf nicht eingegangen werden.

Die von v. Wettstein (6) bei *Funaria hygrometrica* durchgeführten Tetradenanalysen, die als Beweis für Crossing-over zwischen ungespaltenen Chromosomen und für das Vorkommen von ausschließlicher Präreduktion aller Gene bei diesem Objekt angesehen werden könnten, lassen deshalb diese Schlüsse nicht zu, weil verschiedene Fehlerquellen, auf die von Wettstein ausdrücklich hinweist, es fraglich erscheinen lassen, ob es sich bei den analysierten Merkmalen tatsächlich um vier gekoppelte Gene handelte. Ich möchte in den Tetradenanalysen einen Beweis dagegen sehen.

¹⁾ Das gilt, außer den bekannten Untersuchungen an Orthopteren von Wenrich, Carothers u. a. auch für den neuerdings von Resende (5) bei einer *Aloe* festgestellten Fall.

üblichen Methode auf Grund der Austauschhäufigkeit zwischen zwei Genen gewonnenen übereinstimmen muß. Diese Übereinstimmung ist für sechs Gene einer bestimmten Koppelungsgruppe nachgewiesen worden.

3. Durch Auswertung der Häufigkeit des Vorkommens der verschiedenen möglichen Tetradentypen aus Kreuzungen nach dem Schema $aB \text{♀} \times Ab \text{♂}$ lassen sich recht genaue Angaben über das Vorkommen der Austausche und über die Beteiligung der einzelnen Chromatiden machen. Ein Einfluß eines ersten Crossing-over darauf, welche zwei der vier Chromatiden sich an einem zweiten Crossing-over beteiligen, ließ sich nicht nachweisen.

4. Außer Moewus' Tetradenanalysen bei *Chlamydomonas*, wo besondere Verhältnisse gegeben zu sein scheinen, lassen sich alle vorliegenden genetischen und zytologischen Befunde in dem unter 1. ausgeführten Sinne deuten. Es wird deshalb darin eine allgemeine biologische Gesetzmäßigkeit erblickt.

Zitierte Schriften

1. Darlington, C. D., The external mechanics of the chromosomes. *Pro. roy. Soc. Lond. B* **121**, 264—319 (1936). — 2. Knapp, E., Zur Genetik von *Sphaerocarpus* (Tetradenanalytische Untersuchungen). *Ber. d. Deutschen Bot. Ges.* **54**, (58)—(69), (1936). — 3. Lindegren, C. C., A six-point map of the sex chromosome of *Neurospora crassa*. *J. of Genetics*, **32**, 243—256 (1936). — 4. Moewus, F., Faktorenaustausch, insbesondere der Realisatoren bei *Chlamydomonas*-Kreuzungen. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* **54**, (45)—(57), (1936). — 5. Resende, Fl., Cytologischer Nachweis von Postreduktion bei einer Phanerogame. *Planta* **25**, 665—666 (1936). — 6. Wettstein, F. von, Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. I. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **33**, 1—236 (1924). — 7. Wülker, H., Untersuchungen über Tetradenaufspaltung bei *Neurospora sitophila* Shear et Dodge. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **69**, 210—248 (1935). — 8. Zickler, H., Rassenkreuzungen bei Ascomyceten. *Senckenbergiana* **15**, 160—164 (1933) (siehe auch *Ber. d. Deutschen Bot. Ges.* **52**, (11)—(14), (1934)). — 9. Derselbe, Genetische Untersuchungen an einem heterothallischen Ascomyceten (*Bombardia lunata* nov. spec.). *Planta* **22**, 573—613 (1934).
-