Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 102 (1921)

Artikel: Neue Ergebnisse der Chromosomenforschung

Autor: Seiler, J.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-90323

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 14.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Neue Ergebnisse der Chromosomenforschung

J. Seiler
Schlederlohe, Isartal

Vorbemerkung: Die folgenden Ausführungen wollen in kurzer Skizze nur den Gedankengang des Vortrages wiedergeben, denn, da es mir nicht möglich ist, als dokumentarische Belege und zur Veranschaulichung die notwendigen Abbildungen zu geben, rechtfertigt eine ausführliche Wiedergabe sich nicht, zumal in der letzten Zeit ganz vorzügliche Zusammenfassungen der Chromosomenlehre (z. B. Goldschmidt, Vererbungslehre, III. Auflage, 1921, und Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung, 1920, dann das ausführliche, fundamentale Werk Morgans: The Physical Basis of Heredity, 1919, von Nachtsheim übersetzt, 1921) erschienen sind und eigene Untersuchungen, die im Vortrag herangezogen wurden, bereits im Druck liegen, zum Teil auch schon veröffentlicht sind (Arch. f. Zellf. 1920, 1921; Zeitschr. f. Vererbungslehre 1917, 19, 21).

Einleitung

Mit der Wiederentdeckung der Mendelschen Vererbungsgesetze (1900) nahm die Chromosomenforschung einen neuen Aufschwung. Sie bekam ein scharf umschriebenes, verlockendes Arbeitsziel durch die gleichzeitig von mehreren Forschern ausgesprochene Idee (Boveri, Correns, Sutton, 1902), dass die Mendelspaltung an die Reduktionsteilung gebunden sein könnte und wir in den Chromosomen die Träger der mendelnden Erbfaktoren zu erblicken hätten. So naheliegend und einleuchtend die Idee war, sie fand keine allgemeine Anerkennung; die meisten und bekanntesten Lehrbücher der Vererbung z. B. berühren noch bis 1914 die Chromosomentheorie der Vererbung kaum, oder reden gar von ihr als von wilder Spekulation. Inzwischen hat sich aber die Lage gewendet; die allerletzten Jahre namentlich haben Ergebnisse gebracht, die uns in den Stand setzen,

einen strikten Beweis für die Richtigkeit der Idee zu erbringen. Solche Beweise vorzuführen, wird meine Hauptaufgabe sein. Die elementaren Tatsachen der Chromosomenlehre darf ich wohl als bekannt voraussetzen.

Das Mendeln der Chromosomen

Obwohl die letzten beiden Jahrzehnte eine Überfülle an zytologischen Beobachtungen brachten, die die Idee stützten, dass die Chromosomen die Vererbungsträger sind, und die Erbfaktoren mendeln, weil die Chromosomen mendeln, so gelang es der Zytologie sonderbarerweise nicht, auf direktem Wege das Mendeln der Chromosomen zu demonstrieren; trotzdem durch die Erblichkeitsforschung der Weg klar vorgezeichnet war. Fragt es sich z. B., ob die rote Blütenfarbe einer bestimmten Pflanze mendelt, so wird ganz einfach diese Pflanze gekreuzt mit einer meinthalb weissblühenden Pflanze derselben Art, und die Nachzucht des Bastards gibt Auskunft über die Frage.

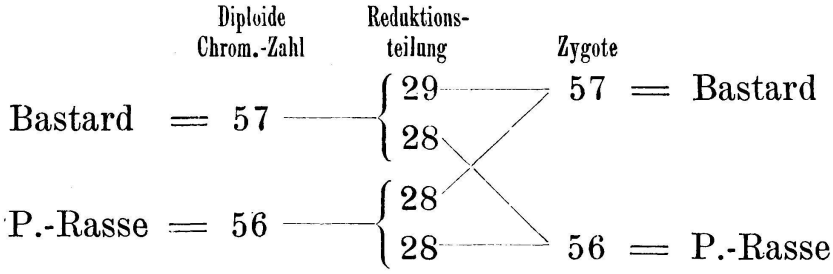
Das Mittel der Bastardierung benützte die Zytologie nun wohl auch, aber nur ausnahmsweise (z. B. Federley, Rosenberg), und zudem wurden meist Ausgangsrassen benützt, die schon zu weit auseinander standen, so dass eine normale Fortpflanzung überhaupt nicht gelang. Es gibt bis heute wohl nur noch das folgende Objekt, an dem das Mendeln der Chromosomen direkt gezeigt werden kann.

Der Schmetterling Phragmatobia fuliginosa kommt in mehreren Rassen vor, die sich im Chromosomenbestand unterscheiden. Eine Rasse hat als reduzierte (haploide) Chromosomenzahl die Zahl 28, darunter ein sehr grosses Chromosom, das im mikroskopischen Bilde sofort in die Augen springt. Eine andere Rasse hat haploid 29 Chromosomen. Hier ist das grosse Chromosom auch vorhanden, aber sichtlich um ein Stück kleiner als das grosse Chromosom der vorigen Rasse und zwar deshalb, weil ein Stück abgesprengt ist und als selbständiges Chromosom, das wir Chromosom Nr. 29 nennen wollen, vorliegt. Kreuzen wir nun die beiden Rassen, so müssten wir einen Bastarden erhalten, der in all seinen Zellen 57 Chromosomen besitzt, darunter das grosse Chromosom der Rasse mit 28 und das etwas kleinere grosse Chromosom der Rasse mit 29 Chromosomen. Das ist tatsächlich der Fall; der Bastard weist genau den Chromosomen-

bestand in seinen Zellen auf, den wir auf Grund unserer Vorstellungen zu erwarten haben (Individualitätshypothese!).

Ganz entsprechend der Erwartung verläuft auch die Konjugation in diesem Chromosomenbastard. Es vereinigen sich während der Synapsis das grosse Chromosom der Rasse mit 28 Chromosomen mit dem etwas kleineren grossen Chromosom und dem Chromosom Nr. 29 der anderen Rasse, was im Mikroskop bildschön in Erscheinung tritt: das Chromosom Nr. 29 hängt, deutlich sichtbar, der Bastardtetrade an (Hypothese von der Konjugation homologer Chromosomen!). Trennen sich in der nun folgenden Reduktionsteilung, so wie die Theorie es verlangt, die elterlichen Chromosomen voneinander, so müssen Gameten mit 28 und solche mit 29 Chromosomen erhalten werden, die beide den Ausgangsgameten gleichen. Das ist tatsächlich der Fall, was zweifelsfrei gezeigt werden kann.

Wir können eine weitere Probe machen: machen wir eine Rückkreuzung zwischen dem Chromosomenbastarden und einer der Ausgangsrassen, etwa der Rasse mit 28 Chromosomen, so müssen wir im Verhältnis 1:1 wieder die Bastardform und die reine Rasse 28 erhalten; der Chromosomenzyklus muss lauten:



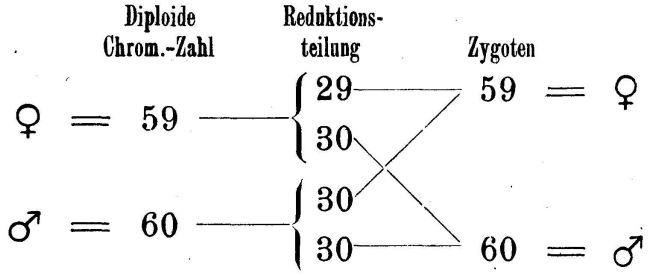
Dieses Resultat ergab das Experiment tatsächlich und *damit dürfte das Mendeln dieser Chromosomengruppe, die uns interessierte, erwiesen sein,* und, was an diesem Objekt zu zeigen gelungen ist, wird, wenn die Forschung gleiche Wege geht, an anderen Objekten ebenfalls zu zeigen sein.

Die Chromosomen als Träger der Erbfaktoren

Mit dem Nachweis des Mendelns der Chromosomen ist aber leider noch nicht bewiesen, dass die Chromosomen die Träger der mendelnden Erbfaktoren sind. Direkte Beweise dafür liegen aber heute vor. Die schönsten stammen aus der Geschlechtschromosomenlehre.

Geschlechtschromosomenlehre. Die elementaren Tatsachen sind bekannt und ein kurzer Hinweis wird genügen. Es konnte für viele Vertreter aus den verschiedensten Klassen des Tierreiches gezeigt werden, dass der Chromosomenbestand von Männchen und Weibchen verschieden ist. Im einfachsten Fall hat das Weibchen neben den gewöhnlichen Chromosomen (Autosomen) zwei sogenannte Geschlechtschromosomen (X-Chromosomen), während das Männchen an deren Stelle nur ein X-Chromosom hat. Es bildet infolgedessen zweierlei Sorten von Spermatozoen, solche mit dem X-Chromosom und solche ohne dasselbe (an Stelle des fehlenden X kann auch ein sog. Y-Chromosom sein). Die Spermatozoen mit X-Chromosom sind weibchenbestimmend, die ohne (oder mit Y-Chromosom) sind männchenbestimmend. Durch diesen Geschlechtschromosomenmechanismus ist uns die Vererbung des Geschlechtes und das normalerweise auftretende „mechanische" Geschlechtsverhältnis 1:1 klargelegt.

Wo immer man Geschlechtschromosomen nachweisen konnte, war das männliche Geschlecht dasjenige, das zweierlei Gameten erzeugte. Auf experimentellem Wege kam man nun dazu, annehmen zu müssen, dass bei den Schmetterlingen die Verhältnisse genau umgekehrt liegen. Es müssen zweierlei Eier erzeugt werden, weibchenbestimmende und männchenbestimmende. Die Nachprüfung ergab die Richtigkeit der ganzen Gedankenreihe. Für die Psychide Talaeporia tubulosa z. B. lautet der Chromosomenzyklus:



Der Geschlechtschromosomenmechanismus ist auch am Werke und regelt ganz komplizierte Fortpflanzungsverhältnisse. Dem Auftreten der zweigeschlechtlichen Generation bei Phylloxeriden z. B. geht voraus ein Ausstossen eines der beiden X-Chromosomen der parthenogenetischen Weibchen, so dass also durch dieses Mittel der männliche Chromosomenbestand erzeugt wird und damit treten auch Männchen auf. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei Aphiden, Nematoden usw.

Kurz und gut, es ist zweifellos, dass die Geschlechtschromosomen die Vererbung des Geschlechtes regeln, also irgendwie die Anlagen für das Geschlecht übertragen.

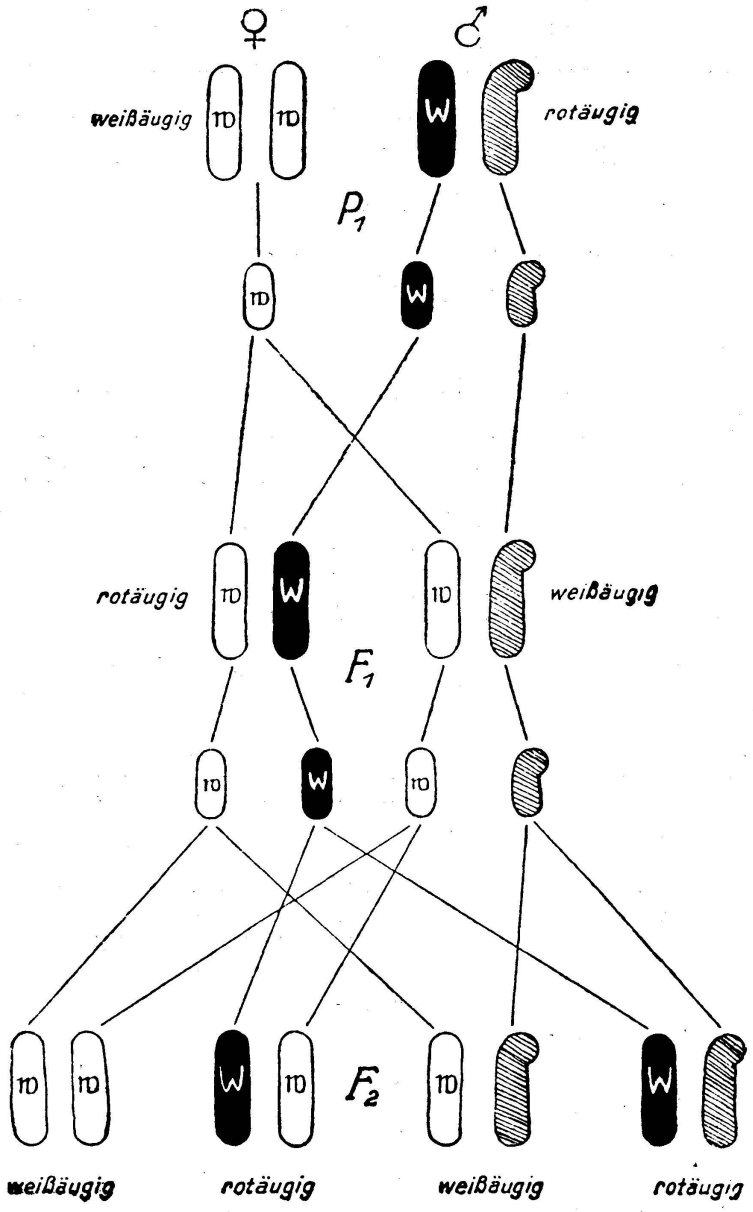


Fig. 1

Verhalten der Geschlechtschromosomen und der geschlechtsgebundenen Faktoren bei Kreuzung eines weissäugigen Weibchens mit einem rotäugigen Männchen. (Nach MORGAN, 1915.)

Die geschlechtsgebundene Vererbung. Würden nun ausser den Geschlechtsfaktoren in den Geschlechtschromosomen noch andere Erbfaktoren irgend welcher Art sein, so müssten diese ohne Ausnahme an die eigenartige Verteilung der X-Chromosomen gebunden sein. Solche Vererbungserscheinungen kennen wir in

Fülle; ich greife einen Fall heraus: die Vererbung der Augenfarbe einer Fliege, Drosophila melanogaster. Das Tier hat rote Augen; in den Zuchten Morgans nun trat eine Mutation mit weissen Augen auf. Kreuzen wir weisse Weibchen mit roten Männchen, so sind die F_1 Weibchen rot (rot ist dominant!), die F_1 Männchen weiss; die F_2 Weibchen sind zur Hälfte rot, zur Hälfte weiss, ebenso die Männchen. Dieses Resultat (und tausend ähnliche aus analogen Kreuzungen) wird uns klar und selbstverständlich, wenn wir die Anlage für die Augenfarbe in das Geschlechtschromosom verlegen, was durch das Schema der Fig. 1 veranschaulicht werden soll (das schwarze X soll die Anlage für rot übertragen, das weisse die für weiss; XX = ♀, XY [Y ist schraffiert] = ♂).

Ausser der Anlage für Augenfarbe sind bei Drosophila, um bei diesem heute für den Vererbungsforscher interessantesten Lebewesen zu bleiben, über 50 Erbfaktoren gefunden und analysiert worden, die in der Vererbung sich haarscharf gleich verhalten, wie das eben besprochene Beispiel. Es ist klar, dass all diese Gene in den Geschlechtschromosomen liegen und streng an die Übertragung derselben gebunden bleiben müssen, ohne Ausnahme.

Nun, es traten aber doch Ausnahmen auf und wir müssen gestehen, dass die ganze Chromosomentheorie der Vererbung fallen würde, wenn es nicht gelänge, diese Ausnahmen zu klären. Bridges, von dem diese wertvollen Untersuchungen stammen, schloss folgerichtig: die Ausnahmstiere kommen durch eine abnormale Verteilung der Geschlechtschromosomen zustande und zwar musste aus den experimentellen Ergebnissen gefolgert werden, dass während der Reifeteilung im Ei die X-Chromosomen gelegentlich sich nicht trennen („Non-Disjunction") und Eier mit zwei X und solche ohne ein X-Chromosom entstehen, neben den normalen Eiern, die alle ein X haben. Diese Annahmen machen es uns verständlich, dass in der Kreuzung, von der wir oben sprachen, in der F_1 Generation weisse Ausnahmsweibchen und rote Ausnahmsmännchen auftreten, was noch durch das folgende Schema veranschaulicht werden soll.

Die Annahme, die der ganzen Erklärung zugrunde liegt, war leicht auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Bridges untersuchte, um nur die wichtigste Probe zu nennen, den Chromosomenbestand der weissen Ausnahmsweibchen und fand, wie erwartet werden

musste (vergl. Schema), neben den beiden X-Chromosomen das an seiner Form kenntliche Y-Chromosom.

Damit dürfte endgültig und unwiderleglich bewiesen sein, dass die Geschlechtschromosomen die Träger der geschlechtsgebundenen Erbfaktoren sind.

Gleich wie für die Geschlechtschromosomen kann auch für die gewöhnlichen Chromosomen (Autosomen) gezeigt werden,

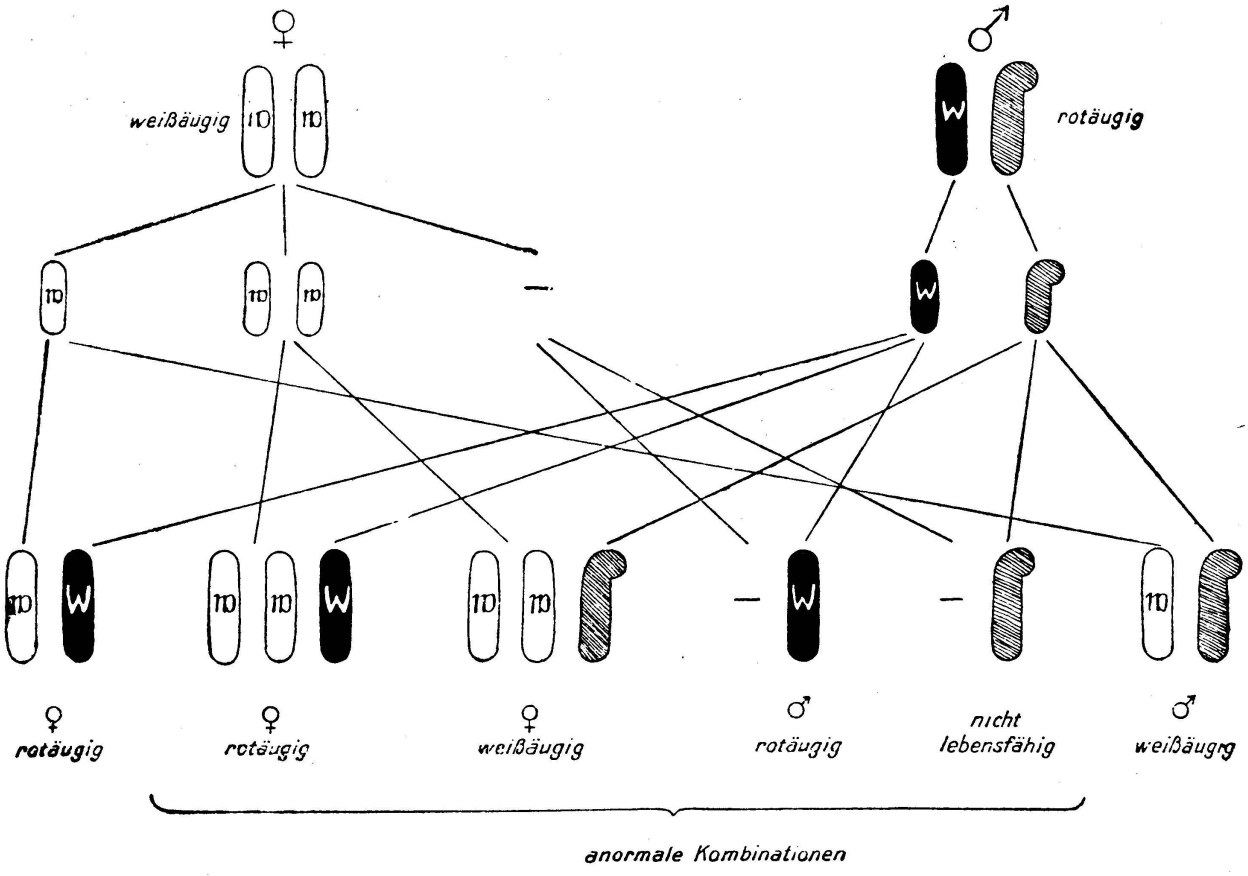


Fig. 2

„Non-disjunction" bei der Reifung der Geschlechtszellen eines weissäugigen Weibchens und Kreuzung dieses Weibchens mit einem rotäugigen Männchen. (Nach NACHTSHEIM, 1919.)

dass sie die Erbfaktoren einschliessen. Wieder sind die entscheidenden Ergebnisse an Drosophila gewonnen worden von Morgan und seinen Mitarbeitern. Drosophila hat in den reifen Keimzellen 4 Chromosomen, zwei sehr lange Autosomen, ein kleines, kugeliges Autosom und ein langes Geschlechtschromosom. Wenn nun die Chromosomen Individuen sind, die unverändert von Zellgeneration auf Zellgeneration übertragen werden und wenn die Chromosomen die Träger der Erbfaktoren sind, so dürften bei Drosophila nicht mehr als vier selbständig mendelnde Faktorengruppen vorhanden sein.

Nun traten im Laufe der letzten 10 Jahre an Drosophila über 250 Mutationen auf, deren Erblichkeit genauestens studiert wurde. Es zeigte sich dabei, dass diese 250 Faktoren nicht beliebig aufspalten, wie sie es nach den Mendelschen Regeln tun müssten; vielmehr lassen sich alle Faktoren in vier Gruppen ordnen. Die Faktoren, die in derselben Gruppe liegen, werden gemeinsam, gekoppelt, wie man sich ausdrückt, übertragen.

Also vier Gruppen von gekoppelten Erbfaktoren sind für Drosophila nachgewiesen, vier Paare von Chromosomen hat Drosophila, wer wollte da noch zweifeln, dass diese die Träger der Erbfaktoren sind?

Prinzipiell zum selben Resultat kam man übrigens auch an anderen Objekten, an denen in grossem Masstabe Erblichkeitsstudien angestellt wurden (Antirrhinum, Pisum).

Crossing over. Leider liegen die Verhältnisse nun aber nicht so einfach, wie ich sie eben schilderte. Nur im männlichen Geschlecht, wenigstens bei Drosophila, besteht zwischen den einzelnen Faktoren einer Gruppe eine absolute Koppelung. Beim Weibchen nicht. Haben wir z. B. den Bastarden

A B C D E F G H J K
a b c d e f g h j k

vor uns, und haben Kreuzungsexperimente erwiesen, dass die Faktoren A-K und a-k im männlichen Geschlecht ausnahmslos gekoppelt übertragen werden, beide Gruppen also je in einem Chromosom liegen, so stellt sich für das weibliche Geschlecht heraus, dass in der Mehrzahl der Fälle die Faktoren auch gekoppelt vererbt werden; die Koppelung kann aber gelöst werden, und zwar geschieht das mit typischer Häufigkeit für jeden Faktor. Wir erhalten also vorwiegend die Gameten

A B C D E F G H J K und a b c d e f g h j k;

daneben aber entstehen sogenannte Austausch-Crossingovergameten; z. B.

a B C D E F G H J K A b c d e f g h j k
oder
a b c D E F G H J K A B C d e f g h j k
oder
a b c d e f g H J K A B C D E F G h j k
usw.

Morgan stellt sich nun vor, dass diese Austauschgameten dadurch entstehen, dass zwischen zwei homologen Chromosomen, sehr wahrscheinlich nach ihrer Konjugation, ein Austausch von Chromosomensegmenten sich vollzieht, und zwar müssen wir aus experimentellen Ergebnissen schliessen, dass immer genau entsprechende Segmente ausgetauscht werden, in unserem Fall zum Beispiel das Chromosomensegment, in welchem die Faktoren A-F liegen, ausgetauscht wird mit dem Segment a-f, und die Gameten lauten:

a b c d e f G H J K und A B C D E F g h j k

Nun liegt zwar heute ein Riesenmaterial an experimentellen Beobachtungen vor über diese Crossingover-Erscheinung, die zytologischen Vorgänge aber, die dem Austauschphänomen bei Drosophila zu Grunde liegen, sind vollständig unaufgeklärt geblieben. Weder kann gezeigt werden, auf welchem Stadium und auf welche Weise der Austausch stattfindet, noch überhaupt, ob ein solches Auswechseln der Erscheinung tatsächlich zu Grunde liegt. Was darüber an Vorstellungen entwickelt wurde, ist rein spekulativ.

Trotz dieser bedenklichen Lücke glauben wir, dass die Morgansche Erklärung richtig ist. Wir schliessen das aus eigenen Beobachtungen über das Verhalten der Chromosomen eines Schmetterlings, Lymantria monacha. Monacha hat im männlichen Geschlecht in der ersten und zweiten Reifeteilung 28 Chromosomen; darunter befindet sich ein auffällig grosses. In der ersten Reifeteilung im Ei ist dieses grosse Chromosom nicht vorhanden, und, da die Zahl der Chromosomen 31 beträgt, schliessen wir, dass es aufgesplittert ist in vier Teilchromosomen. Nach der ersten Reifeteilung, die nachweislich die Reduktionsteilung ist, vereinigen sich die vier Segmente zum Sammelchromosom und die Zahl der Chromosomen wird 28, wie im männlichen Geschlecht und alle reifen Eier erhalten, ebenso wie die Spermatozoen 28 Chromosomen.

Bezeichnen wir nun die vier Teilchromosomen mit Buchstaben und zwar die vom einen Elter mit A B C D, die vom anderen mit a b c d, so haben wir, wenn wir nur auf das Sammelchromosom achten, als Ausgangspunkt der Reduktionsteilung im männlichen Geschlecht die Tetrade

$$\frac{A\frown B\frown C\frown D}{a\frown b\frown c\frown d}$$

Die Reduktionsteilung trennt die Paarlinge und die eine Spermatozyte erhält, da die Segmente ausnahmslos gekoppelt bleiben, was die Bogen andeuten wollen, das A⁀B⁀C⁀D - Chromosom, die andere a⁀b⁀c⁀d.

Bedeuten uns die Buchstaben zugleich Symbole für die Faktorengruppen, die in den entsprechenden Segmenten enthalten sind, so kämen wir zu der Feststellung, dass im männlichen Geschlecht die Faktorengruppen A B C D und a b c d gekoppelt übertragen werden.

Anders im weiblichen Geschlecht. Hier treten die vier Elemente des Sammelchromosoms als selbständige Chromosomen in die Reduktionsspindel ein; sie werden infolgedessen aufspalten und wir erhalten die folgenden 16 verschiedenen Gameten:

1. $\frac{A \cdot B \cdot C \cdot D}{}$	3. $\frac{a \cdot B \cdot C \cdot D}{}$	5. $\frac{A \cdot b \cdot C \cdot D}{}$	7. $\frac{A \cdot B \cdot c \cdot D}{}$
2. a · b · c · d	4. A · b · c · d	6. a · B · c · d	8. a · b · C · d
9. $\frac{A \cdot B \cdot C \cdot d}{}$	11. $\frac{a \cdot b \cdot C \cdot D}{}$	13. $\frac{A \cdot b \cdot c \cdot D}{}$	15. $\frac{a \cdot B \cdot c \cdot D}{}$
10. a · b · c · D	12. A · B · c · d	14. a · B · C · d	16. A · b · C · d

Kurz nach der Reduktionsteilung erfolgt die Bildung des Sammelchromosoms. Nur in Gamete 1 und 2 jedoch entsteht das alte Chromosom; in allen übrigen Fällen bilden sich bei der Rekombination Sammelchromosomen mit ausgetauschten Segmenten, in der Gamete 16 z. B. das „Austauschchromosom“ A⁀b⁀C⁀d.

Wir kommen somit zum Schlusse, dass dieselben vier Chromosomen, und damit die gleichen vier Faktorengruppen, die im männlichen Geschlecht gekoppelt übertragen werden, hier im weiblichen Geschlecht aufspalten.

Es liegen Beobachtungen vor, die dafür sprechen, dass das nicht nach den Mendelgesetzen geschieht, sondern nach Zahlenverhältnissen, die denen gleichen mögen, welche wir von Drosophila her kennen (vgl. darüber die ausführliche Arbeit, Zeitschr. f. Vererbung, 1921).

Gleich oder ähnlich dem Verhalten der Chromosomen A B C D von Lymantria monacha nun werden sich die Chromosomen von

Drosophila verhalten. Ist das der Fall, woran kaum zu zweifeln ist, so wäre das Rätsel des Austauschphänomens gelöst.

Damit hoffe ich, klar gezeigt zu haben, dass das ganze imponierende Gedankengebäude der Chromosomentheorie der Vererbung fest steht und die grossen Linien wenigstens sicher liegen. Gerne hätte ich Sie über das hinaus, was wir sicher wissen, in Regionen geführt, wo wir noch tasten und nur ahnend schauen. Um wenigstens anzudeuten, wohin der Weg führt, den die Vererbungsforschung zu gehen im Begriffe ist, bleibt mir, Ihnen zu sagen, dass die Biologen daran sind, den feineren Bau der Chromosomen zu erschliessen. Sie glauben einen Weg zu sehen, der sie dazu führt, nicht nur sagen zu können, dass ein bestimmter Erbfaktor in einem bestimmten Chromosom liegt, vielmehr an welcher Stelle im Chromosom der betreffende Faktor liegt.

Ob wir da schon vor definitiven Resultaten stehen, scheint fraglich. Eines aber ist sicher: ungeahnte neue Perspektiven öffnen sich, denen das Auge begeistert folgt.