

Komplikationen der Mendelspaltung.

Von W. Riede.

Am 8. Februar 1865 trug Gregor Johann Mendel auf einer Sitzung des Naturforschenden Vereins in Brünn die Ergebnisse seiner Versuche über Pflanzenhybriden vor. Nach achtjähriger Versuchstätigkeit war er dank wohlüberlegter Pflanzenwahl, klarer Festlegung leicht erkennbarer Merkmalspaare, zuverlässiger Kreuzung konstanter Eltern und zahlenmäßiger Erfassung der einzelnen Merkmale in aufeinander folgenden Generationen zum Entdecker allgemein gültiger Vererbungsgesetze geworden. Die Wahl eines Selbstbefruchters, die Verwendung reinen Materials, die Durchführung genauer Stammbaumführung, die strenge Trennung von Individuen und Nachkommenschaften, die Untersuchung einzelner Merkmale, das Aufstellen von Merkmalspaaren, die zahlenmäßige Feststellung merkmalsgleicher Individuen, die genaue Beobachtung aufeinander folgender Generationen, die scharfe Trennung individueller Erscheinung und erblicher Veranlagung hatten Mendel die Grundtatsachen des Vererbungsmechanismus erkennen lassen. Seine Zeitgenossen verstanden ihn nicht. Nach 35 Jahren, nachdem durch zahlreiche theoretische Arbeiten und wesentliche zytologische Fortschritte der Boden genügend vorbereitet war, kamen de Vries, Correns und Tschermak zu denselben Ergebnissen. Die Bestätigung der Mendelschen Gesetze löste eine so lebhaftige Tätigkeit der experimentellen Bastardierungsforschung aus, daß die Genetik in ganz kurzer Zeit zu einem selbständigen Gebiet wurde. Auf den elementaren Mendelismus baute sich ein höherer Mendelismus auf. Neben dem Mechanismus der Vererbung schenkte man schließlich der Physiologie der Vererbung mehr und mehr Beachtung.

Das Wesentliche der mendelistischen Forschung, der analytischen Genetik, ist das Verfolgen bestimmter Merkmale in den auf eine Kreuzung folgenden Generationen und die quantitative Auswertung der Resultate. Von den Merkmalsbeobachtungen wird auf die Erbmasse und ihr Verhalten geschlossen; die zahlenmäßigen Ermittlungen können aber nur dann zu Rückschlüssen auf die Erbanlagen verwendet werden, wenn konstante Eltern gekreuzt und in den folgenden Generationen ungewollte Befruchtungen ausgeschaltet werden; diese Voraussetzungen sind am besten bei obligaten Selbstbefruchtern

erfüllt. Bei hinreichend großer Nachkommenzahl und exakter Stammbaumführung lassen sich aus dem Erbgang eines Merkmals zwingende Schlüsse auf die Erbgrundlagen und den Vererbungsmechanismus ziehen.

Bastardierungsversuche. Wird eine breitblättrige Sojapflanze mit einer schmalblättrigen gekreuzt, so entstehen Bastardindividuen, deren Blätter eine Mittelstellung zwischen beiden Eltern einnehmen. Diese sich selbstbefruchtenden F_1 -Pflanzen erzeugen dann eine F_2 -Generation, die dreierlei Individuen besitzt: Breitblättrige, mittelbreitblättrige und schmalblättrige, die im Verhältnis 1 : 2 : 1 stehen. Nimmt man die Kreuzung einer dunkelbraunhülsigen und einer hellbraunhülsigen Soja vor, so besitzen alle F_1 -Pflanzen dunkelbraune Hülsen. In der F_2 -Generation sind $\frac{3}{4}$ der Individuen dunkelhülsig und $\frac{1}{4}$ hellhülsig. Die Eltern können sich nun auch in zwei Merkmalen unterscheiden. Die Sojakreuzung „schwarz-matt-samig \times braun-glänzend-samig“ führt zu einer F_1 -Nachkommenschaft mit schwarzen glänzenden Samen; die F_2 -Generation hat viererlei Individuen; $\frac{9}{16}$ sind schwarz-glänzend, $\frac{3}{16}$ schwarz-matt, $\frac{3}{16}$ braun-glänzend und $\frac{1}{16}$ braun-matt. Aus diesen experimentellen Ergebnissen lassen sich leicht zahlreiche die Erscheinung betreffende Regeln ableiten.

Phänotypus-Regeln. Die F_1 -Generation ist gleichartig (uniform), die F_2 -Generation dagegen ungleichartig (multiform). Die Bastardpflanzen zeigen hinsichtlich des betreffenden Merkmals Intermediärbildung oder Dominanz; d. h. das Merkmal nimmt eine Mittelstellung zwischen den beiden elterlichen Merkmalen ein oder ein elterliches Merkmal erweist sich als überlegen. In der F_2 -Generation erfolgt eine phänotypische Spaltung mit dem Zahlenverhältnis 1 : 2 : 1 bei intermediärem Verhalten des Merkmalspaares oder 3 : 1 bei dominantem Verhalten eines der beiden elterlichen Merkmale. Handelt es sich um zwei Merkmalsunterschiede, so werden die voneinander unabhängigen Merkmale eine F_2 -Spaltung in 1 : 2 : 1 : 2 : 4 : 2 : 1 : 2 : 1 oder 9 : 3 : 3 : 1 veranlassen, je nachdem intermediäres oder dominantes Verhalten beider Merkmale vorliegt. Wenn sich aber in dem einen Merkmalspaar Intermediärbildung und in dem anderen Dominanz findet, so werden nicht $3 \times 3 = 9$ oder $2 \times 2 = 4$, sondern $3 \times 2 = 6$ F_2 -Phänotypen entstehen und das F_2 -Spaltungsverhältnis muß $(1 : 2 : 1) \times (3 : 1) = 3 : 6 : 3 : 1 : 2 : 1$ sein. Während bei zwei selbständigen Merkmalspaaren — Dominanz vorausgesetzt — $2^2 = 4$ Phänotypen in der zweiten Generation in die Erscheinung treten, zeigen sich bei drei Merkmalsunterschieden $2^3 = 8$ und bei vier Merkmalsunterschieden $2^4 = 16$ F_2 -Phänotypen; die Verhältniszahlen dieser Erscheinungsformen sind dann 27 : 9 : 9 : 3 : 9 : 3 : 3 : 1 und 81 : 27 : 27 : 9 : 27 : 9 : 9 : 3 : 27 : 9 : 9 : 3 : 9 : 3 : 3 : 1, wie sich leicht aus-

rechnen läßt. $(9+3+3+1) \times (3+1)$ und $(27+9+9+3+9+3+3+1) \times (3+1)$. Unter 256 F_2 -Individuen sind mithin bei vier selbständigen Merkmalspaaren 81 mit vier, 4×27 mit je drei, 6×9 mit je zwei, 4×3 mit je einem dominanten Merkmal und schließlich ein Individuum mit vier rezessiven Merkmalen. Während bei einem Merkmalsunterschied keine konstante Neuform auftritt, müssen bei zwei Merkmalsunterschieden $4-2=2$ und bei drei Merkmalsunterschieden $8-2=6$ konstante Typen entstehen (z. B. die beiden Kombinationen „Schwarzglänzend“ und „Braun-matt“ aus der Kreuzung Schwarz-matt \times Braun-glänzend). F_1 -Gleichförmigkeit, F_2 -Vielförmigkeit mit bestimmten Zahlenverhältnissen, Merkmalsunabhängigkeit und Merkmalskombinierbarkeit sind die wichtigsten phänotypischen Vererbungsregeln.

Genotypus-Regeln. Aus den Phänotypus-Regeln können Genotypus-Regeln abgeleitet werden; die durch Kreuzungsexperimente erhaltenen Ergebnisse lassen zahlreiche Schlüsse auf die Erbmasse zu. In jedem Individuum finden sich zahlreiche Anlagenpaare; reinerbige (homozygote) Individuen besitzen aus gleichen Genen bestehende Paare (AA, bb usw.), mischerbige (heterozygote) Individuen dagegen mehr oder weniger Anlagenpaare, die aus ungleichen Genen bestehen (Aa, Bb usw.). Aus zwei homologen allelen Genen entsteht durch die Kernverschmelzung im Befruchtungsvorgang ein Genpaar; die Gene eines Paares bleiben dann unverändert nebeneinander, bis sie sich vor der Bildung der Keimzellen (Gonen, Gameten) wieder trennen. Paarung, unveränderte Erhaltung und Trennung ist das Charakteristische dieser Erbteilchen. Treffen infolge einer Kreuzung zwei ungleiche Gene A und a zusammen, so entsteht ein monheterozygoten Individuum: dieser einfache Bastard Aa erzeugt bei seiner Fortpflanzung A- und a-Keimzellen in gleicher Zahl. A- und a-Gameten des Bastardes bilden sodann die vier möglichen F_2 -Kombinationen: 1 AA, 2 Aa, 1 aa. Treffen bei einer Bastardierung zwei Gameten zusammen, die sich in zwei Genen unterscheiden (AB und ab), so kommt ein zweifacher Bastard zustande, der infolge der Unabhängigkeit der Paare viererlei F_1 -Gameten in gleicher Häufigkeit produziert (AB, Ab, aB, ab). Diese viererlei Gameten lassen 16 F_2 -Kombinationen entstehen: 1 AABB : 2 AABb : 1 AAbb : 2 AaBB : 4 AaBb : 2 Aabb : 1 aaBB : 2 aaBb : 1 aabb. Eine Monohybride erzeugt also $2^1 = 2$, eine Dihybride $2^2 = 4$ und eine Trihybride $2^3 = 8$ verschiedene Gameten in gleicher Häufigkeit, aus denen sich $3^1 = 3$, $3^2 = 9$ und $3^3 = 27$ verschiedene erbliche Typen (Genotypen) mit den Häufigkeitsverhältnissen 1 : 2 : 1, 1 : 2 : 1 : 2 : 4 : 2 : 1 : 2 : 1 und 1 : 2 : 1 : 2 : 4 : 2 : 1 : 2 : 1 : 2 : 4 : 2 : 4 : 8 : 4 : 2 : 4 : 2 : 1 : 2 : 1 : 2 : 4 : 2 : 1 : 2 : 1 bilden. Paarung, Erhaltung und Trennung der Gene, freie Kombinierbarkeit der Gene beim Trennungsvorgang, Gleichzahl verschiedener F_1 -Gameten-

sorten und freie Kombination der Gameten bei der Befruchtung sind die wesentlichen Punkte der genotypischen Regeln.

Transgredierende Modifikabilität. Die einfachen Mendelspaltungen mit ihren — bei Dominanz — $2^1 = 2$, $2^2 = 4$, $2^3 = 8$ und 2^n Phänotypen und ihren gesetzmäßigen Frequenzzahlen $(3+1)^1$, $(3+1)^2$, $(3+1)^3$ und $(3+1)^n$ sind häufig durch verschiedene Ursachen verschleiert oder abgeändert, sei es, daß mehr oder weniger Phänotypen als erwartet auftreten, sei es, daß die Verhältniszahlen eine Veränderung erfahren. Der Fall, daß infolge Unreinheit (Heterozygotie) der Eltern oder infolge unerwünschter Befruchtungen ungewöhnliche F_2 -Spaltzahlen festgestellt werden, kann hier übergangen werden. Unklare Frequenzzahlen erhält man, wenn es sich um ein Merkmalspaar handelt, das transgredierende Modifikabilität — übereinandergreifende Veränderlichkeit — aufweist, bei dem z. B. das Gen R je nach den Außenbedingungen die Färbung Rot bis Hellrot und das allele Gen r je nach den Umweltwirkungen Hellrot bis Weiß hervorruft; die Häufigkeitskurven der R- und r-Typen greifen übereinander; die hellroten Individuen können den Genotypus RR, Rr oder rr haben. So läßt sich eine klare 3:1-Spaltung nicht feststellen. Auch bei dihybrider, trihybrider und polyhybrider Spaltung kann eine durch Modifikabilität bedingte Verschleierung entstehen und die Zugehörigkeit eines Individuums zu der richtigen Gruppe infolge umweltbedingter Veränderlichkeit nur schwer oder gar nicht erkannt werden. Die Weiterprüfung der isolierten Typen in den folgenden Generationen wird dann Klarheit über Genotypus und Spaltung bringen.

Zusammenarbeit der Gene. Bekannt ist das Zusammenarbeiten der Erbfaktoren bei der Hühnerkreuzung „Erbsenkamm \times Rosenkamm“. Die F_1 hat infolge des Zusammenwirkens des E- und R-Faktors einen Walnußkamm; F_2 spaltet in 9 Walnußkamm, 3 Erbsenkamm, 3 Rosenkamm, 1 Einfachkamm. Während hier sich ein Zusammenarbeiten der Gene zeigt, ohne daß in F_2 eine Veränderung der Phänotypenzahl und der Frequenzzahlen eingetreten ist, ändern sich nicht selten Anzahl der Erscheinungstypen und Verhältniszahlen. In den elementaren Fällen stimmen Merkmalspaare und Genpaare überein; in verwickelteren aber besteht eine Inkongruenz. Bevor jedoch auf das Ueberdecken von Merkmalen, das Zusammen- und Gegeneinanderarbeiten nichtalleler Gene, das Unterdrücken bestimmter Genreaktionen durch andere, die Hemmungs- und Förderungswirkungen der Gene eingegangen wird, muß einiges Grundsätzliche gesagt sein. Das Individuum ist eine Ganzheit, nicht eine Summe einzelner Merkmale und Eigenschaften; ein Merkmal ist ein Teil des Individuums und infolgedessen von seiner Gesamterbmasse abhängig. Sicherlich existieren gewiß stets einige Erbfaktoren, die für ein bestimmtes Merkmal von entscheidendem Einfluß sind. Ein

A
Merkmal ist aber, das muß stets festgehalten werden, nie von einer einzigen ererbten Reaktionsnorm abhängig; ebenso wird sich auch ein Gen nicht nur in einem, sondern häufig in vielen Merkmalen äußern (Pleiotypie). Wenn eine einfache Mendelspaltung (3 schwarzhülsige, 1 braunhülsiges Sojaindividuum) zustande kommt, so beruht das eben darauf, daß die gekreuzten Eltern in allen die Hülsenfarbe bedingenden Faktoren übereinstimmen und nur einen Genunterschied aufweisen; der schwarzhülsige Elter besitzt — in Buchstabensymbolen ausgedrückt — die Erbmasse AABbCcDDeeSS und der braunhülsige die Erbformel AABbCcDDeess. Trotz eines Merkmalsunterschiedes können die Eltern aber mehr als einen Erbunterschied aufweisen. Die Kongruenz zwischen Zahl der Merkmalsunterschiede und Zahl der Genunterschiede besteht in komplizierteren Fällen nicht. Aus der Spaltung kann man nie auf die Zahl der ein Merkmal bedingenden Erbfaktoren schließen, sondern nur auf die Zahl der zwischen den Kreuzungseltern vorhandenen Erbunterschiede.

Bei der Bastardierung mancher purpurblütigen und weißblütigen Sojarassen erfolgt in F_2 eine Spaltung in 9 purpurfarbige und 7 weiße Phänotypen; die Farbe ist durch zwei Faktoren A und B bedingt, so daß also die 9 AB-Individuen farbig und die 7 Restindividuen der 16 F_2 -Kombinationen weiß sind. Eine 3 : 13-Spaltung kommt durch das Zusammenwirken eines Farbfaktors und eines Hemmungsfaktors zustande; nur die 3 F.hh-Pflanzen der 16 F_2 -Kombinanten sind farbig, die restlichen 13 aber farblos. Existieren 2 unabhängige Farbfaktoren A und B, von denen jeder für sich die Färbung hervorrufen kann, so werden 15 gefärbte Individuen und nur ein ungefärbtes Individuum (aabb) unter den 16 F_2 -Kombinanten sein. Die angeführten Fälle haben die Zahl der Phänotypen-Kategorien „Zwei“ gemeinsam. Es kommen bei dihybrider Spaltung jedoch auch 3 Gruppen erscheinungsgleicher Individuen vor. Die Spaltung 12 Schwarz : 3 Grau : 1 Weiß entsteht, wenn der Schwarzfaktor den Graufaktor unterdrückt (Epistase); bei diesem Beispiel allerdings kann es sich auch um ein einfaches Ueberdecken des Merkmales Grau handeln. Die F_2 -Verhältniszahlen lauten 9 Grau : 3 Schwarz : 4 Weiß, falls das Graugen nur ein Abänderungsfaktor ist, der Schwarz in Grau verwandelt, jedoch allein unwirksam ist. Wie sich die 16 Kombinationen einer Dihybride mit ihren 9 Genotypen zu Gruppen zusammenschließen vermögen, sollen noch einige weitere Spaltungsverhältnisse zeigen: 9 : 6 : 1, 3 : 6 : 7, 5 : 4 : 7, 1 : 14 : 1, 6 : 6 : 4, 10 : 3 : 3, 3 : 6 : 3 : 4, 6 : 10, 14 : 2, 3 : 10 : 3.

Das Zusammenspiel der Gene kann sich aber noch weit komplizierter gestalten, wenn nicht nur zwei, sondern drei, vier und mehr selbständige Gene zusammenarbeiten. Wird eine Farbbildung erst durch die Gegenwart von drei Genen bedingt, so muß der Bastard AaBbCc $3 \cdot 3 \cdot 3 = 27$ gefärbte und 37 ungefärbte Individuen unter den

64 F_2 -Kombinationen haben; unterscheiden sich die Eltern in vier zusammenwirkenden Farbgenen und ist die Farbbildung nur beim Zusammentreffen aller vier Faktoren ABCD möglich, so entsteht eine 81 : 175-Spaltung. Sind gar 5 Faktoren notwendig, so kommt eine 243 : 781-Spaltung zustande. Der sechsfache Bastard $AaBbCcDdEeFf$ spaltet, falls alle 6 Faktoren zur Farbbildung erforderlich sind, in 729 farbige und 3367 farblose Individuen; in F_3 und den folgenden Generationen müssen dann, wenn die Annahme stimmen soll, auch die Spaltzahlen der niedrigeren Heterozygoten vorkommen (3 : 1, 9 : 7, 27 : 37, 81 : 175, 243 : 781, 729 : 3367) — und zwar diese verschiedenen Spaltungen in ganz bestimmter Häufigkeit. Außer dieser 9 : 7-Spaltzahlenreihe lassen sich aber noch andere zusammenstellen — so z. B.: 3 : 13, 3 : 61, 3 : 253, 3 : 1021 oder 3 : 13, 9 : 55, 27 : 229, 81 : 943, 243 : 3853.

15 : 1, 63 : 1, 255 : 1, 1023 : 1, 4095 : 1.

9 : 3 : 4, 27 : 9 : 28, 81 : 27 : 148, 243 : 81 : 700.

12 : 3 : 1, 48 : 9 : 7, 172 : 27 : 57, 688 : 81 : 255.

Gene aus 2, 3, 4 und mehr Paaren können mehr oder weniger kompliziert zusammenspielen; es würde undurchführbar sein, die zahllosen Möglichkeiten zu erörtern. Durch die leicht zu konstruierenden und sehr übersichtlichen Spaltungsschemata vermag man sich schnell über die verschiedensten F_2 -Zahlenverhältnisse zu orientieren; aber auch durch Multiplikationsexempel läßt sich das Zustandekommen verwickelt erscheinender Spaltzahlen erläutern. Einige Beispiele seien angeführt:

$$(9 + 7)(9 + 7) = 81 + 63 + [63 + 49] = 81 + 63 + 112.$$

$$(3 + 13)(3 + 1) = 9 + [39 + 3 + 13] = 9 + 55.$$

$$(3 + 13)(9 + 7) = 27 + [117 + 21 + 91] = 27 + 229.$$

$$(7 + 9)(3 + 1) = 21 + [27 + 7 + 9] = 21 + 43.$$

$$(3 + 1)(13 + 3) = 39 + 13 + [9 + 3] = 39 + 13 + 12.$$

$$(3 + 13)(3 + 13) = 9 + [39 + 39 + 169] = 9 + 247.$$

$$(13 + 3)(13 + 3) = 169 + [39 + 39 + 9] = 169 + 87.$$

$$(3 + 1)(15 + 1) = [45 + 15] + 3 + 1 = 60 + 3 + 1.$$

$$(3 + 1)(9 + 7) = [27 + 9] + 21 + 7 = 36 + 21 + 7.$$

$$(3 + 13)(3 + 13) = 9 + 39 + 39 + 169.$$

$$(3 + 13)(15 + 1) = 45 + [195 + 3 + 13] = 45 + 211.$$

$$(15 + 1)(9 + 7) = 135 + [9 + 105 + 7] = 135 + 121.$$

$$(15 + 1)(15 + 1) = 225 + [15 + 15 + 1] = 225 + 31.$$

$$(15 + 1)(13 + 3) = 195 + [13 + 45 + 3] = 195 + 61.$$

$$(15 + 1)(3 + 1) = 45 + [3 + 15 + 1] = 45 + 19.$$

$$(15 + 1)(9 + 7) = 135 + 9 + 105 + 7.$$

$$(12 + 3 + 1)(3 + 1) = [36 + 9 + 3] + 12 + 3 + 1 = 48 + 12 + 3 + 1.$$

$$(1 + 14 + 1)(3 + 1) = [3 + 42 + 3] + 1 + 14 + 1 = 48 + 1 + 14 + 1.$$

$$(12 + 3 + 1)(3 + 1) = 36 + 9 + [3 + 12 + 3 + 1] = 36 + 9 + 19.$$

A

$$(12 + 3 + 1)(9 + 7) = 108 + 27 + [9 + 84 + 21 + 7] = 108 + 27 + 121.$$

$$(12 + 3 + 1)(3 + 13) = 36 + 9 + [3 + 156 + 39 + 13] = 36 + 9 + 211.$$

$$(12 + 3 + 1)(3 + 13) = 156 + 39 + [13 + 36 + 9 + 3] = 156 + 39 + 61.$$

$$(9 + 3 + 4)(3 + 1) = 27 + 9 + 12 + [9 + 3 + 4] = 27 + 9 + 12 + 16.$$

$$(9 + 3 + 4)(3 + 1) = 27 + 9 + [12 + 9 + 3 + 4] = 27 + 9 + 28.$$

$$(9 + 3 + 4)(3 + 13) = 27 + 9 + [12 + 117 + 39 + 52] = 27 + 9 + 220.$$

$$(9 + 3 + 4)(9 + 7) = 81 + 27 + [36 + 63 + 21 + 28] = 81 + 27 + 148.$$

$$(9 + 3 + 4)(9 + 3 + 4) = 81 + 27 + 36 + 27 + 9 + 12 + 36 + 12 + 16.$$

$$(9 + 3 + 3 + 1)(9 + 3 + 4) = 81 + 27 + 27 + 9 + [27 + 9] + [9 + 3] \\ + [36 + 12] + [12 + 4].$$

$$(9 + 3 + 4)(13 + 3) = 117 + 39 + 39 + 13 + [27 + 9] + [9 + 3].$$

Mit dieser F_2 -Spaltung 117 : 39 : 39 : 13 : 36 : 12 sei die Zusammenstellung abgeschlossen. Es seien zum Schluß dieses Abschnittes, der von dem merkwürdigen Spiel, dem Miteinanderwirken und Gegeneinanderwirken, von Hypostase und Epistase der Gene handelt, noch zwei Spaltungsreihen angeführt, die sich bei dem Zusammenspiel von Hemmungs- und Förderungsfaktoren zeigen. Liegt ein Förderungsfaktor vor, zu dem sich steigend Hemmungsfaktoren gesellen, so entstehen die Spaltverhältnisse: 3 : 13, 21 : 43, 111 : 145, 525 : 499 (das Merkmal A zeigen 3 Fhh, 12 Fhh + 9 Fii, 48 Fhh + 36 Fii + 27 Fkk, 192 Fhh + 144 Fii + 108 Fkk + 81 Fll). Gibt es nur einen Hemmungsfaktor (h), dagegen zahlreiche zur Entfaltung der Eigenschaft notwendige Förderungsfaktoren, so lassen sich je nach der Zahl der elterlichen Genunterschiede in F_2 folgende Verhältniszahlen feststellen: 3 : 13, 9 : 55, 27 : 229, 81 : 943.

Polymerie. Das Zusammenwirken zahlreicher unabhängiger Gene bei einem Merkmal wird Polymerie genannt. Wenn es sich um gleichstarke, sich in ihrer Wirkung summierende Erbfaktoren handelt, spricht man von Homomerie; eine Wiederholung desselben Gens in verschiedenen Chromosomen wird aber wohl ein nicht sehr häufiger Fall sein. Meist wird die Polymerie eine Heteromerie, ein Zusammenarbeiten ungleicher Gene, sein. Quantitative Merkmale zeigen manchmal deutlich die Abhängigkeit von zahlreichen gleichstarken Genen; da jedes Gen die Eigenschaft um ein bestimmtes Maß steigert, müssen bei Dimerie in F_2 5 Stufen zustandekommen, welche die Frequenzen 1, 4, 6, 4, 1 haben. Die extremen Typen sind selten; am häufigsten ist der Mitteltypus. Dieselben Spaltzahlen erhält man aber auch, wenn man gleichstarke Hemmungs- und Förderungsfaktoren annimmt, die sich in ihrer Wirkung summieren. Bei Trimerie haben die Stufen I bis VII die Häufigkeitszahlen 1, 6, 15, 20, 15, 6, 1 und bei Tetramerie die Stufen I bis IX die Zahlen 1, 8, 28, 56, 70, 56, 28, 8, 1. Die Spaltungen sind meist infolge der starken Modifikabilität quantitativer Merkmale undeutlich; Weiterverfolgen in F_3 gibt

dann über die Gruppen-Zugehörigkeit und den Genotypus Auskunft. Trifft 1 dominanter Hauptfaktor mit zwei homomeren Nebenfaktoren zusammen, so ergibt sich die Spaltung 3 : 12 : 18 : 12 : 3 : 16. Als Grundlage der Tätigkeit der summierenden Faktoren A und B kann aber auch das Vorhandensein der Faktoren X und Y erforderlich sein: $(9XY + 7 \text{---}) (1 + 4 + 6 + 4 + 1) = 9 + 36 + 54 + 36 + 9 + 112$. Nehmen wir an, daß ein dominanter Faktor A mit dem Wirkungswert V und zwei homomere Nebenfaktoren mit dem Wirkungswert I vorhanden sind, so ergibt sich: $(1IV + 4III + 6II + 4I + 1O) (3V + 1O) = 3IX + 12VIII + 18VII + 12VI + 3V + 1IV + 4III + 6II + 4I + 1O$. Die Stufenspaltung hat die Verhältniszahlen 3 : 12 : 18 : 12 : 3 : 208, falls zwei Grundfaktoren mit der Spaltung 3 : 13 beteiligt sind. $(1 + 4 + 6 + 4 + 1) (3 + 13)$. Bei einer bestimmten abgestuften Färbung der Sojasamen zeigt sich, daß nur bei dem Bastarde Aa die drei homomeren Erbfaktoren wirksam sind, so daß aus $(1 + 2 + 1) (1 + 6 + 15 + 20 + 15 + 6 + 1)$ die Spaltung $64 + 2 + 12 + 30 + 40 + 30 + 12 + 2 + 64$ entsteht. Wenn es sich nicht um summierende, sondern um dominante Wachstumsfaktoren handelt ($AA = A, BB = B$), so spaltet die Dihybride in 9 : 6 : 1; das betreffende quantitative Merkmal kann aber auch von drei oder vier dominanten Zuwachsfaktoren abhängig sein, dann erhält man bei drei Genunterschieden eine 27 : 27 : 9 : 1-Spaltung und bei vier Genunterschieden eine 81 : 108 : 54 : 12 : 1-Spaltung $(1.81 + 4.27 + 6.9 + 4.3 + 1.1)$. Damit soll das Kapitel der Homo- und Heteromerie abgeschlossen sein.

Absolute Koppelung. Gene, die in einem Chromomer liegen, sind absolut gekoppelt. Die Merkmale A, B und C müssen stets zusammen auftreten, wenn die Erbfaktoren A, B, C in einem Chromosomenteilchen fest verbunden sind; nur durch einen Mutationsvorgang — ABC geht z. B. in AbC über — ist eine Entkopplung dieser Merkmalsgruppe möglich. Bei einer Kreuzung ABC ABC \times abc abc kann sich in F₂ selbstverständlich nur eine einfache 1 : 2 : 1- oder 3 : 1-Spaltung formen. Es besteht natürlich auch die Möglichkeit, daß ein einziges Faktorenpaar diese absolut-gekoppelten Merkmalspaare bestimmt; würde also der Faktor X die drei Merkmale A, B und C und der Faktor x die Merkmale a, b und c veranlassen, so würde man von Pleiotypie sprechen. Von Komplikationen, die durch absolut-gekoppelte Gene bedingt werden, sei nur ein Beispiel angeführt. Bei der wohlriechenden Wicke ist die Rotfärbung der Blüte von zwei komplementären Faktoren abhängig (9 FR Rot : 7 Weiß); die rote Farbe wird durch den Purpurfaktor in Purpur übergeführt. An diesen Faktor ist nun absolut ein Gen y gekoppelt, das eine Rollung der Fahne veranlaßt, während an p Y gekoppelt ist, das eine glatte Ausbreitung der Fahne bedingt. $(1 + 2 + 1) (9 + 7) =$

A

$9 + 18 + 9 + 7 + [14 + 7] = 9$ Purpur-Gerollt + 18 Purpur-Glatt + 9 Rot-Glatt + 7 Weiß-Gerollt + 21 Weiß-Glatt.

Multiple Allelie. Während bei Homomerie gleiche Gene zusammenwirken, die in verschiedenen Chromosomen liegen, spielen bei multipler Allelie gleiche Gene eine Rolle, die in einem Chromomer ruhen. Es finden sich in einem Chromosomenteilchen 1, 2, 3, 4 oder mehr gleiche Gene absolut gekoppelt, die man sich auch als verschiedene Quantitäten eines Gens vorstellen kann. Solche Genketten oder Genmengen bilden dann eine Genreihe, aus der jedes Individuum zwei besitzen darf. Meist haben wir Merkmalspaare und Genpaare, hier dagegen Merkmalsreihen und Genreihen. Die Merkmale W, X, Y und Z sind durch die Genquantitäten (Genketten) A_4 , A_3 , A_2 und A_1 bedingt. Eine Spaltungskomplikation zeigt sich bei multipler Allelie nicht; die Bastarde (z. B. $A_4 A_2$ oder $A_3 A_2$ oder $A_2 A_1$) spalten stets 3 : 1. Es wäre nun möglich, daß mehrere solcher Genreihen existieren, deren Gene kompliziert zusammenwirken; solche Bastarde (z. B. $A_4 A_2 B_3 B_2$) werden je nach den Reaktionserfolgen der zusammenwirkende Genquantitäten verwickelte F_2 -Spaltungen herbeiführen.

Partielle Koppelung. Durch absolute Koppelung wird eine Vereinfachung, durch partielle dagegen eine Komplizierung der F_2 -Spaltung bewirkt. Unvollständige Koppelung, die eine Trennung der gekoppelten Merkmale zuläßt, ist durch die Lagerung von Genen in verschiedenen Chromomeren eines Chromosoms bedingt; da homologe Chromosomen Teilstücke austauschen können, ist die Koppelung um so fester, je näher die betreffenden Chromomeren im Chromosom liegen. Jede Art besitzt also nicht, wie man nach der Unabhängigkeitsregel der Gene annehmen sollte, unzählig viel freie Erbfaktoren, sondern so viel Gen-Koppelungsgruppen, wie Chromosomen im haploiden Satz (Genom, Chromosomenzahl der Keimzellen) vorhanden sind. Es existiert stets eine bestimmte Zahl von Merkmalsgruppen und Faktorengruppen. Diese Gruppen sind aber nicht unveränderlich; es ist ein Austausch zwischen homologen Gruppen möglich. Durch diese Entkoppelung wird das Gesetz von der Gleichzähligkeit der Gameten-Sorten durchbrochen. Je nachdem eine feste, losere oder lose Koppelung vorliegt, ist das mechanische F_1 -Gametenverhältnis $AB : Ab : aB : ab$ nicht 1 : 1 : 1 : 1, sondern etwa 40 : 1 : 1 : 40, 10 : 1 : 1 : 10 oder 3 : 1 : 1 : 3. Bei diesen drei angeführten Beispielen mit 2, 4, 9,1 und 25 0% Austausch geht das erwartete F_2 -Spaltungsverhältnis 9 : 3 : 3 : 1 in 4962 : 81 : 81 : 1600, 342 : 21 : 21 : 100 und 41 : 7 : 7 : 9 über. Wenn aber nun nicht A mit B, sondern A mit b in einem Chromosom zusammen liegt, so ist das Gametenverhältnis 1 : 40 : 40 : 1, 1 : 10 : 10 : 1 oder 1 : 3 : 3 : 1, und entsprechend haben die vier F_2 -Phänotypen AB, Ab, aB, ab die Häufigkeitszahlen 2363 : 1680 : 1680 : 1, 243 : 120 : 120 : 1 oder 33 : 15 : 15 : 1. Weitere Kom-

plikationen treten ein, wenn die partiell-gekoppelten Gene Zusammenarbeit zeigen.

Koppelung und Zusammenarbeit. Existiert neben der unvollständigen Koppelung eine Inkongruenz zwischen Zahl der Merkmalspaare und der Faktorenpaare, so kommt es zu zahllosen Verwicklungen. Bei einer Koppelung zwischen AB oder Ab mit 20% Austausch, deren F_1 -Gameten also die Häufigkeit 4 AB : 1 Ab : 1 aB : 4 ab oder 1 AB : 4 Ab : 4 aB : 1 ab haben, führt das Zusammenwirken der Genpaare Aa und Bb zu folgenden abweichenden Verhältnis-zahlen:

9 : 3 : 3 : 1	wird zu 66 : 9 : 9 : 16	oder 51 : 24 : 24 : 1
9 : 6 : 1	wird zu 66 : 18 : 16	oder 51 : 48 : 1
12 : 3 : 1	wird zu 75 : 9 : 16	oder 75 : 24 : 1
9 : 3 : 4	wird zu 66 : 9 : 25	oder 51 : 24 : 25
9 : 7	wird zu 66 : 34	oder 51 : 49
13 : 3	wird zu 91 : 9	oder 76 : 24
15 : 1	wird zu 84 : 16	oder 99 : 1
1 : 14 : 1	wird zu 1 : 98 : 1	oder 16 : 68 : 16

Dieses durch Entkoppelung veranlaßte Verschieben des mechanischen Verhältnisses der Keimzellen (Gonen oder Gameten) 1 : 1 : 1 : 1 kann unzählig viel Werte haben. Bei einer 9 : 7-Spaltung sollen die Koppelungszahlen n steigend 2, 3, 4, 5, 15, 60 sein, dann sind die Spaltungsverhältnisse nicht 9 : 7, sondern 22 : 14, 41 : 23, 66 : 34, 97 : 47, 737 : 287 und schließlich 11042 : 3842, d. h. also etwa 3 : 1 bei der Gonenrelation 60 : 1. Die umgekehrten partiellen Koppelungen machen aus dem 9 : 7- F_2 -Verhältnis 19 : 17, 33 : 31, 51 : 49, 73 : 71, 513 : 511, 7443 : 7441. Beachtenswert sind die Zahlen bei der Koppelung mit 20% Austausch (Gonenverhältnis 4 : 1 oder 1 : 4), die 2 : 1 und 1 : 1 sehr nahe kommen. Handelt es sich um eine 13 : 3-Spaltung, so veranlassen die Koppelungszahlen 2, 3, 4, 5, 10 und 15 die Abänderung in 31 : 5, 57 : 7, 91 : 9, 133 : 11, 363 : 21, 993 : 31; durch umgekehrte Koppelung der Gonen (1 : 2, 1 : 3 usw.) entstehen die F_2 -Relationen 28 : 8, 49 : 15, 76 : 24, 109 : 35, 364 : 120, 769 : 255 (3 : 1-ähnlich!!!). Die 15 : 1-Spaltung geht bei der Koppelung AB mit 33,3% Austausch in 35 : 1 und bei Koppelung mit 20% Austausch in 63 : 1 über; bei umgekehrter Zusammenlagerung im Chromosom (Gametenrelation 1 AB : 2 Ab und 1 AB : 3 Ab) sind die F_2 -Zahlen 32 : 4 und 55 : 9. Legt man sich für die verschiedenen Gametenverhältnisse ($n : 1 : 1 : n$ und $1 : n : n : 1$) Kombinationsquadrate der F_2 an, so kann man sich leicht über die Möglichkeiten orientieren. Die Verhältnis-zahlen der Gonen ermittelt man am besten durch Rückkreuzung mit dem rezessiven Elter. Weitere Verwicklungen treten durch verschiedenes Verhalten der Geschlechter ein; infolge Verschiedenheit der Reduktionsteilung, die ja bei der Bildung der männlichen und

weiblichen Gonen und Gameten von großer Bedeutung ist, kommt der Fall vor, daß in einem Geschlecht der Austausch unterbleibt, mithin $n:1:1:n = \text{Gonen des einen auf } n:n\text{-Gonen des anderen Geschlechtes treffen}$. Ebenso besteht die Möglichkeit, daß die Austauschprozente in beiden Geschlechtern verschieden sind, so daß die Häufigkeitszahlen der Gonen $n:1:1:n$ und $m:1:1:m$ sind.

Verdeckte Koppelung. Allgemein bekannt ist ja der durch verdeckte Koppelung zu erklärende Andalusier-Fall; neben einem Schwarzfaktor existiert ein Intensivierungsfaktor, der durch einen im homologen Chromosom liegenden Verteilungsfaktor beeinflusst wird: (Iv) (iV) sind die blauen heterozygoten, (Iv) (Iv) die schwarzen homozygoten und (iV) (iV) die schmutzig-weißen homozygoten Andalusier. Da es sich um eine sehr feste Koppelung handelt, I und v, i und V in benachbarten Chromomeren eines Chromosoms liegen, der Austausch ganz selten ist, zeigt sich ein normale $1:2:1$ -Spaltung. Samen-Marmorierung kann durch zwei zusammenwirkende, auf homologe Chromosomen verteilte Faktoren bedingt sein; nur die Heterozygoten (Mn) (mN) haben dann marmorierte Samen; es muß eine $2:2$ -Spaltung erfolgen. Wirken nun zwei solcher über Kreuz gekoppelten Paare zusammen, so entstehen die F_2 -Relationen $4:4:4:2:2$, $4:4:4:4$, $4:4:8$, $6:6:4$ oder $6:10$. Durch das Zusammenwirken einer $2:2$ -Spaltung mit anderen Spaltungstypen kommen unter Umständen sehr seltsame Zahlenverhältnisse zustande: $(2:2) (9:3:4) = 18:18:6:6:16$ oder $(2:2) (9:7) = 18 + 18 + [14 + 14]$ oder $(2+2) (3+13) = 6 + 6 + [26 + 26]$. Verdeckte sehr feste Koppelung spielt bei der Wuchskraft von Fremdbefruchtern eine Rolle, so daß der Bastard wüchsiger als die Homozygoten ist. Veranlaßt A und B die Steigerung des Wachstums um eine bestimmte Größe und ist einfaches Vorhandensein von gleicher Wirkung wie doppeltes ($A = AA$, $B = BB$), so ist die Zuwachskraft der beiden Homozygoten (Ab) (Ab) und (aB) (aB) 1, die des Bastardes (Ab) (aB) jedoch 2; beide Phänotypengruppen stehen im Verhältnis $2:2$. Bei zwei verdeckt gekoppelten Zuwachsfaktorenpaaren treten drei Phänotypen auf: 4 Homozygoten mit schwacher, 8 Monheterozygoten mit stärkerer und 4 Diheterozygoten mit starker Wuchskraft. Der sechsfache Bastard (Ab) (aB) (Cd) (cD) (Ef) (eF) erzeugt vier abgestufte Wuchsgruppen mit den Häufigkeitswerten 8, 24, 24, 8, der achtfache Bastard (Ab) (aB) (Cd) (cD) (Ef) (eF) (Gh) (gH) fünf Wüchsigkeitsstufen mit den Frequenzzahlen 16, 64, 96, 64, 16 und bei dem 10fachen Bastard finden sich schließlich 32 Homozygoten, 160 Diheterozygoten, 320 Tetraheterozygoten, 320 Hexaheterozygoten, 160 Oktoheterozygoten und 32 Dekaheterozygoten, deren Wüchsigkeit mit der Heterozygotie zunimmt. Daß es sich hier um ganz einfache Relationen handelt, ist ja ohne weiteres

zu erkennen ($1:1$, $1:2:1$, $1:3:3:1$, $1:4:6:4:1$, $1:5:10:10:5:1$). Die Inzuchtschwächung obligater Fremdbefruchter hängt natürlich auch von der Abnahme freier Wachsfaktoren und der Bildung schwächerer oder pathologischer Rezessivtypen ab. Bei verdeckter, sehr fester Koppelung läßt sich auch annehmen, daß u. U. die Bastarde stets der erscheinungsgleichen Restgruppe gegenüberstehen. Da ergeben sich bei zunehmender Heterozygotie folgende Spaltverhältnisse: $2:2$, $4:12$, $8:56$, $16:240$, $32:992$, $64:4032$; interessant ist bei diesem Fall, daß die Rückkreuzungszahlen mit den F_2 -Zahlen übereinstimmen ($1:1$, $1:3$, $1:7$, $1:15$, $1:31$, $1:63$). Sind nun drei Faktoren miteinander partiell gekoppelt, so kann z. B. das Verhältnis der achterlei F_1 -Gonen $27:9:1:3:3:1:9:27$ sein, so daß die bei Dominanz entstehenden acht F_2 -Phänotypen die Spaltzahlen 3851, 645, 133, 249, 171, 55, 567, 729 besitzen. Es würde zu weit führen, weitere Beispiele zu betrachten und dabei noch die Möglichkeiten der Komplizierung durch unregelmäßige Spaltungen wie $27:37$, $27:9:28$ usw. zu berücksichtigen.

Genfesselung. Absolut gekoppelt sind Gene, die in einem Chromomer liegen, partiell gekoppelte Faktoren, die in verschiedenen Chromomeren eines Chromosoms ruhen, und gefesselt schließlich Gene, die in verschiedenen Chromosomen eines Genoms gelagert sind. Ähnlich dem Chromomeren austausch bei homologen Chromosomen kommt ein Chromosomen austausch bei homologen Genomen vor. Während aber der Chromomeren austausch unter bestimmten Bedingungen annähernd derselbe und damit das Verhältnis der verschiedenen Gameten verhältnismäßig konstant ist, erweist sich der Chromosomen austausch als sehr unregelmäßig; die Austauschgonen oder Austauschgameten sind meist nur eine seltene Ausnahme. Die entstehenden Ausnahmeindividuen werden deshalb leicht für Mutationen — d. h. durch Genänderung bedingte Typen — gehalten. Die durch Chromosomenverklebung, Genfesselung und Genentfesselung gebildeten Unregelmäßigkeiten sollen nicht besprochen werden.

Gonen-Konkurrenz. Während bei unvollständiger Koppelung die Gleichzähligkeit der Gonen oder Gameten primär beseitigt wird, handelt es sich bei der Gonen-Gameten-Konkurrenz um ein sekundäres Verschieben; die Zahl der verschiedenen F_1 -Gonensorten ist zwar gleich, aber die Zahl der befruchtenden infolge eines Wettkampfes verschieden geworden. Da die erbverschiedenen Pollenkörner manchmal unterschiedlich schnell keimen oder wachsen, besteht die Möglichkeit, daß z. B. von 10 A- und 10 a-Pollenkörnern 6 A und nur 2a die vorhandenen 4 A- und 4 a-Embryosäcke (Eizellen) erreichen, so daß die $3:1$ -Spaltung in eine $7:1$ -Spaltung übergeht. Ist kein Pollenüberschuß vorhanden, können alle Pollenschläuche ihre

Spermakerne zu den Eizellen bringen, so muß die F_2 -Relation selbstverständlich 3 : 1 sein. Es gibt auch einen Wettkampf der Embryosäcke, die vier in einer Embryosackmutterzelle sich bildenden Embryosäcke A, A, a, a, führen möglicherweise einen Konkurrenzkampf, den die erbbegünstigte in einer annähernd bestimmten Prozentzahl oder immer gewinnt. Bei einem Bastard kann nun Wettkampf der Pollensorten und Wettkampf der Embryosackkategorien zusammentreffen. Während sich die Pollenkonkurrenz durch schwache Bestäubung beseitigen läßt, wird bei der erbbedingten Embryosackkonkurrenz möglicherweise nur in besonderen Fällen eine Beeinflussung zu erzielen sein. Die Konkurrenz kann nun gleichzeitig mit Kopplung und Genzusammenarbeit auftreten. Der Erfolg der Konkurrenz könnte bei beiden Geschlechtern in Größe und Richtung verschieden sein. Auf diese Verwicklungen soll aber ebenso wenig eingegangen werden, wie auf die Konkurrenzvorgänge und ihre Folgen bei zwei-, drei- und vielfachen Bastarden. Nur zwei Beispiele seien erwähnt. Pollenverhältnis infolge Konkurrenz 3 : 2 : 2 : 1, Spaltung 9 : 7; dann ist die F_2 -Relation 21 : 11. Sekundäres männliches Gonenverhältnis 5 : 2 : 2 : 1 und Dimerie; die Häufigkeitszahlen der fünf Stufen sind sodann 5, 14, 14, 6, 1. Abgeschlossen sei dieser Abschnitt mit dem Hinweis auf die Konkurrenz unter männchen- und weibchenbestimmenden Spermatozoen, wodurch das mechanische Verhältnis der Geschlechter 1 : 1 wesentlich verschoben wird, so daß z. B. auf 100 Weibchen 115 Männchen kommen.

Zygoten-Konkurrenz. Neben dem Wettkampf der verschiedenen Gonen oder Gameten gibt es einen Wettkampf der verschiedenen Zygoten, der auf einem frühen oder späten Entwicklungsstadium auftreten kann. Bei Pflanzen kann sich die zygotische Konkurrenz in partieller Samentaubeit oder Erliegen jüngerer oder älterer Individuen äußern. Durch eine solche Konkurrenz der verschiedenen Typen werden die F_2 -Zahlen mehr oder weniger stark abgeändert. Eine 3 : 1-Spaltung geht bei doppelter Ueberlegenheit der AA und Aa in 6 : 1, bei doppelter Ueberlegenheit der AA allein in 4 : 1 über. Komplizierter werden die Verhältnisse noch bei dihybrider, trihybrider und polyhybrider Spaltung, wenn diese und jene Genotypen, diese und jene Phänotypen im Lebenskampf eine mehr oder weniger starke Ueberlegenheit besitzen. Die Verhältnisse lassen sich genau wie bei dem Gonen-Wettstreit durch Beseitigung der Konkurrenz klären. Schwache Bestäubung wird bei Embryonenkonkurrenz, Schaffung günstiger Entwicklungsbedingungen bei Keimlings- und Jungpflanzenkonkurrenz zum Erkennen der Verhältnisse beitragen; die sehr gewissenhafte, restlose Aufziehung einer bestimmten F_2 -Individuenzahl wird diese sekundäre Veränderung der F_2 -Frequenzzahlen ausschließen. Letalität = Sterben auch ohne Konkurrenz.

Prohibition. Es kommt vor, daß bestimmte Gameten des einen Geschlechtes nicht mit bestimmten des anderen verschmelzen. So ist durch erbliche Veranlagung z. B. die Verschmelzung der männlichen A-Gameten mit der weiblichen A-Gamete unmöglich. In einem solchen Fall wird, wenn 20 A- und 20 a-Spermatozoen 30 A- und 30 a-Eier befruchten können, eine 3 : 1-Spaltung beobachtet werden (30 Aa : 10 aa). Bei Pollenschläuchen vermag u. U. der A-Pollenschlauch nur in a-Samenanlagen einzudringen; je weniger Pollen vorhanden ist, je größer der Ueberschuß an Samenanlagen ist, um so stärker wird sich trotz Ausfall der AA-Individuen das Aa : aa-Verhältnis der 3 : 1-Relation nähern. Die Befruchtungsverhinderung bei Polyhybriden soll keine Berücksichtigung finden.

Gonenletalität. Der Fall, daß bestimmte Gonen oder Gameten sterben, ist nicht selten. Wenn bestimmte Gonensorten (Embryosäcke, Pollenkörner) oder bestimmte Gametensorten (Eizellen, Spermatozoen) letal sind, so ist eine Veränderung der F₂-Spaltung eine unausbleibliche Folge. Eine 1 : 1-Spaltung wird eintreten, falls z. B. der A-Pollen des Bastardes Aa nicht lebensfähig ist. Wenn A-Pollen und a-Embryosäcke letal sind, unterbleibt jede Spaltung; es handelt sich dann um einen Dauerbastard. Bei verschiedenem Verhalten von männlichen und weiblichen Gonen oder Gameten spricht man von Heterogamie. Sterben bei einem doppelten Bastard AB- und ab-Pollen, so erhalten wir eine 4 : 2 : 2-Spaltung, stirbt nur der AB-Pollen dagegen eine 5 : 3 : 3 : 1-Spaltung. Entsprechende Untersuchungen müssen das Absterben zahlenmäßig nachweisen.

Zygotenletalität. Es gibt Bastarde, die eine 2 : 1-Spaltung besitzen; sie ist darauf zurückzuführen, daß die AA- oder aa-Individuen absterben. Der Tod kann auf einem früheren oder späteren Stadium eintreten. Leere Samen, Keimlingssterben oder späteres Sterben sind für die zygotische Letalität charakteristisch. Bei einer Dihybriden geht durch Zygotenabsterben die 9 : 3 : 3 : 1-Spaltung u. U. in 8 : 3 : 3 : 1 oder 9 : 3 : 3, die 9 : 7-Spaltung in 8 : 7 oder 9 : 6 über. Sterben z. B. alle AA, BB, bb, dann ergibt sich eine 4AaBb : 2aabb-Spaltung, bei der auf 16 Samen 10 taube kommen. Die zygotische Letalität könnte nun zusammen mit gonischer Letalität, mit Konkurrenz, mit Koppelung und mit Genzusammenarbeit auftreten; doch diese so verwickelten Komplikationen sollen nicht erörtert sein.

Subletalität. Von Subletalität spricht man, wenn die Lebensfähigkeit der Haplonten oder Diplonten, der Gameten oder Zygoten nicht so stark herabgesetzt ist, daß unbedingt ein Absterben erfolgen muß, oder wenn das Sterben erst sehr spät eintritt. Die Folgen sind ungefähr die gleichen wie bei Konkurrenz.

Geschlechtsabhängige Vererbung. Man muß geschlechtsgebunde (X-gekoppelte), geschlechtsbegrenzte (Y-gekopp-

pelte), geschlechtskontrollierte (XX- oder X-Geschlecht) und geschlechtsbeeinflusste Vererbung unterscheiden. Bekannt sind ja die Fälle geschlechtsgebundener Vererbung, bei denen sich in F_2 im einen Geschlecht eine 1 : 1-Spaltung zeigt, während im anderen keine Spaltung erfolgt, bei denen in F_1 eine Ueberskreuz-Vererbung auftritt. Haben wir nun einen autosomalen Farbfaktor und einen an das X-Chromosom gekoppelten Marmorierungsfaktor, so erhalten wir im XX-Geschlecht eine 3 : 3 : 2 und im X-Geschlecht eine 6 : 2-Spaltung. Haben wir einen F-Faktor und einen X-gekoppelten R-Faktor, die zusammenwirken und unter gewöhnlichen Verhältnissen eine 9 : 7-Spaltung bewirken, so erhalten wir im XX-Geschlecht eine 6 : 2-Spaltung und im X-Geschlecht eine 3 : 5-Spaltung, wenn durch das XX der R-Faktor durch das X der F-Faktor in den Bastard gebracht worden ist. Würde eine Färbung durch zwei Faktoren bewirkt werden können — also normal eine 15 : 1-Spaltung erfolgen —, so ist bei Koppelung von einem der Faktoren an das X-Chromosom, falls beide Faktoren durch das XX-Geschlecht geliefert werden, im X-Geschlecht eine 7 : 1-Spaltung, im XX-Geschlecht keine F_2 -Spaltung zu erwarten. Handelt es sich um eine 3 : 13-Spaltung, wobei ein Faktor X-gekoppelt ist, so erfolgt entweder in beiden Geschlechtern eine 3 : 5-Spaltung oder es unterbleibt im XX-Geschlecht die Spaltung. Bei einer 27 : 37-Spaltung treten, falls ein Faktor X-gekoppelt ist, 9 : 9 : 14- und 9 : 23-Spaltungen auf.

Mutationen. Erbänderungen, die aus inneren Ursachen — u. U. durch Außenbedingungen ausgelöst — entstehen, die keine durch Kreuzung bedingte Genkombinationen darstellen, nennt man Mutationen. Ohne umfangreiche Stammbaumzuchtungen ist im Einzelfall kaum zu entscheiden, ob eine seltene Kombination oder eine Mutation vorliegt.

Chromosomenaberrationen. Unregelmäßigkeiten der Kernteilungen führen zu Veränderungen der Chromosomensätze. So können Aberranten zustande kommen, denen Chromosomen fehlen, die ein oder mehrere Chromosomen doppelt haben, die ganze Genome verdoppelt haben. Vermehrung oder Verminderung der Chromosomenzahl, die Entstehung polyploider, hyperdiploider, hypodiploider — kurz heteroploider Typen wird sich häufig in der Erscheinung bemerkbar machen. Störungen der Teilungen können durch innere oder äußere Ursachen entstehen, können auch als Kreuzungsfolgen auftreten. Nur noch auf die durch abnorme Chromosomenverhältnisse hervorgerufene Gonenletalität sei hingewiesen, da es unmöglich ist, das gesamte Gebiet der Chromosomenaberration zu behandeln.

Zytoplasmaübertragung. Das Zytoplasma spielt als Substrat der wirkenden Gene eine große Rolle. Ob im Zytoplasma besondere Erbteilchen angenommen werden sollen, die in ihrer Ge-

samtheit als Plasmon zu bezeichnen wären, ist noch nicht ganz sicher. Außer dem Plasmon kommt noch ein Plastom, die Masse der im Zytoplasma vorkommenden jungen Plastiden in Betracht. So können bei der Befruchtung Zytoplasmateile (Plasmon, Plastom und Stoffe) übertragen werden. Liefert nur die Eizelle Zytoplasmateile, so muß eine rein mütterliche Vererbung eintreten. Es gibt auch Fälle, wo der väterliche Gamet Zytoplasma überträgt. Reziproke Kreuzungen sind bei der Klärung der Zytoplasmaübertragung von besonderer Wichtigkeit. Bei Zellplasmaübertragung keine Mendelspaltung. Nur die Kernerbmasse (Chromosomen, Gengruppen) mendelt.

Apomixis. Das Ausbleiben einer Spaltung ist — abgesehen von dem durch Gonen- oder Zygoten-Elimination bedingten Fall der Dauerbastarde — auf Ausbleiben der Befruchtung zurückzuführen. Entwickelt sich die unbefruchtete Eizelle, so liegt Parthenogenese vor, entwickeln sich Synergiden oder Antipoden unbefruchtet zum Embryo, so handelt es sich um Apogamie, werden Zellen des Nucellus oder der Integumente zu Embryonen, so spricht man von Aposporie. Der Pollen wirkt in manchen Fällen auslösend, so daß man von stimulativer Parthenogenese, Apogamie und Aposporie reden kann (Pseudogamie). Schon Mendel wurde bei seinen Hieracium-Bastarden mit diesen Fällen der mütterlichen Vererbung und des Ausbleibens einer F_2 -Spaltung bekannt, wenn er sie auch noch nicht zu erklären wußte. Die autonome oder stimulative Pseudokarpie, die Bildung samenloser Früchte, sei hier noch anhangsweise erwähnt.

Uebereinstimmende Spaltungen. Wenn man eine 3:1-Spaltung in F_2 erhält, so glaubt man in der Regel den Fall geklärt. Man sollte aber bedenken, daß diese F_2 -Relation auf sehr verschiedene Art und Weise entstehen kann. Wenn bei einer dihybriden Aufspaltung alle 12 Kombinantentypen mit Ausnahme der 4 $AaBb$ ercheinungsgleich sind, entsteht eine 3:1-Relation. Wenn eine Zusammenarbeit einer 15:1- mit einer 13:3-Spaltung vorliegt, erhält man: $(15 + 1) (13 + 3) = 195 + [13 + 45 + 3] = 195 + 61$. Spielen zwei 9:7-Spaltungen mit Koppelung (25% Austausch = 1:3) zusammen, so resultiert: $(33 + 31) (33 + 31) = 1089 + [1023 + 1023 + 961] = 1089 + 3007$. Bei Vorliegen einer 13:3-Spaltung und Gametenhäufigkeit 1:10:10:1 in beiden Geschlechtern ergibt sich eine 364:120-Spaltung. Eine 1:2:1-Spaltung kann durch zwei 9:7-Spaltungen mit Koppelung (1:4:4:1 in beiden Geschlechtern), ebenso durch eine 9:3:4-Aufspaltung mit einem 1:10:10:1-Gonenverhältnis in beiden Geschlechtern (243:120:121) oder auch durch verdeckte absolute oder sehr feste Koppelung (4:8:4) gebildet werden. 2:1-Spaltungen können durch Zusammenarbeit, Letalität, Zertation, Koppelungen und Zusammenwirken vieler Vorgänge verursacht sein. Sehr

umfangreiche Untersuchungen sind also notwendig, um Sicheres über die Erbverhältnisse zu sagen. Alle Möglichkeiten müssen geprüft werden, bevor aus einer Spaltung Schlüsse auf die Erbmasse gezogen werden dürfen. Vieles muß Beachtung finden: Reziproke Kreuzungen, Beobachtung der F_1 -Gameten, große F_2 und F_3 , Rückkreuzungen, Achtung auf leere Samen und sterbende Individuen, starke und schwache Bestäubung und vieles andere.

Diese Betrachtungen, die an bekannte Erbgänge anknüpfen, sich ferner auf eine größere Zahl eigener an Mais, Petunia, Soja, Tabak, Tomate und anderen Pflanzen gewonnenen Erfahrungen stützen und schließlich auch durch fiktive Beispiele ergänzt sind, sollten die vielen Schwierigkeiten der Kreuzungsforschung und die zahllosen Möglichkeiten der phänotypischen Mendelspaltung in kurzer Form, ohne Vollständigkeit anzustreben, vor Augen führen. Wenn man an die unzähligen Komplikationen denkt, die eintreten können, so muß man bekennen, daß es auch auf dem Gebiet der analytischen Genetik noch sehr viel Arbeit zu tun gibt. Zu dem Spiel der Gene gesellen sich Verwickelungen der Keimzellbildung, Bestäubung, Befruchtung, Embryobildung und Entwicklung; mit der Zahl der Gene, mit der Zahl der Chromosomen werden bestimmte Komplikationen zunehmen. Es ist sicher, daß die Mendel-Methode der Atomisierung und Quantitierung, die Zerlegung der Individuen in Merkmale und die zahlenmäßige Feststellung der Merkmale in der zweiten Generation nach einer Kreuzung unter Berücksichtigung der möglicherweise entstehenden Störungen noch manches Interessante und Wertvolle zu Tage fördern wird, wenn auch erst die Vereinigung der analytischen und synthetischen Genetik, die Verbindung der zerlegenden und aufbauenden, der atomistisch-morphologischen und der entwicklungsgeschichtlich-physiologischen Arbeitsweisen uns neue und tiefe Einblicke in die Geheimnisse der Vererbung verschaffen wird.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des naturhistorischen Vereines der preussischen Rheinlande](#)

Jahr/Year: 1932

Band/Volume: [88](#)

Autor(en)/Author(s): Riede Wilhelm

Artikel/Article: [Komplikationen der Mendelspaltung. 15-31](#)