

Sitzungsbericht
der
Gesellschaft naturforschender Freunde
zu Berlin
vom 9. Mai 1911.

Vorsitzender: Herr H. VIRCHOW.

Herr F. KOPSCH sprach über die Entstehung des Dottersackentoblasten der Forelle.

Herr H. MENZEL sprach über die Entwicklungsgeschichte der Spät- und Postglazialzeit im nördlichen Europa.

Über den gegenwärtigen Stand der Heterochromosomen-Forschung, nebst Bemerkungen zum Problem der Geschlechtsdifferenzierung.

Von Dr. S. GUTHERZ.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Berlin.)

Zwanzig Jahre sind verflossen, seit HENKING in seiner grundlegenden Untersuchung der Spermiogenese von *Pyrrhocoris apterus* zum ersten Mal ein Heterochromosom beschrieb. Wenngleich der Entdecker der Heterochromosomen hier bereits den merkwürdigsten Typus dieser Gebilde, den wir heute mit dem Ausdruck „Geschlechtschromosomen“ bezeichnen, auffand, so vergingen doch acht Jahre, ehe die erste klare Bestätigung des wichtigen Befundes (an einem anderen Hemipteron) durch PAULMIER gegeben wurde, dem bald McCLUNG, MONTGOMERY u. a. folgten. In eine neue Entwicklungsphase gelangte der jüngste Zweig der Zellkernforschung mit dem Jahre 1905, als STEVENS und WILSON verschiedene Chromosomenzahl der Geschlechter nachwiesen und damit eine sichere Basis für die Annahme einer Beziehung der Heterochromosomen zur Geschlechtsdifferenzierung schufen. Ihre Angaben fanden in den folgenden Jahren mehrfache Bestätigung. Auch gegenwärtig erleben wir eine weitere Etappe der Heterochromosomenlehre: es scheint auf Grund der neuesten Forschungsergebnisse bereits möglich, die Bedeutung der Heterochromosomen, insbesondere ihre eventuelle Rolle

bei der Geschlechtsdifferenzierung näher zu charakterisieren. Dies veranlaßt mich zu der folgenden Darstellung, welche vorzugsweise solche Arbeiten, die mir einen wesentlichen Fortschritt auf unserem Gebiete zu bedeuten scheinen, und zwar nur in ihren allgemein interessanten Ergebnissen berücksichtigt, also keineswegs die äußerst umfangreiche Literatur auszuschöpfen unternimmt¹⁾.

I.

Verbreitung der Heterochromosomen in der Tierreihe.

Bis vor kurzem waren Heterochromosomen nur im Tierkreise der Arthropoden bekannt, hier wiederum fast ausschließlich bei den Tracheaten: in weiter Ausdehnung bei Insekten, ferner bei Myriapoden und Araneiden. Betreffs der Crustaceen finden sich nur die Angaben von BRAUN (1909) und MATSCHECK (1910) für die Copepodengattungen *Cyclops* und *Diaptomus*, welche noch kein abschließendes Urteil über den hier vorliegenden Heterochromosomentypus zulassen. Der Kreis der Arthropoden als Träger von Heterochromosomen wurde zuerst von BALTZER (1909) durchbrochen, der für zwei Echiniden-Arten Chromatinelemente beschrieb, die an die gepaarten Idiochromosomen der Insekten erinnern; dieselben sind hier in der Oogenese zu beobachten, so daß zwei nach dem Chromatinbestand verschiedene Eisorten entstehen, während bei den Insekten der entsprechende Vorgang in der Spermiogenese sich abspielt. Neuerdings haben BOVERI und seine Schüler bei einer Reihe von Nematoden typische Heterochromosomen von Monosomentypus (mit ungleicher Verteilung auf die Spermien) nachgewiesen. Zunächst wurde bei *Ascaris megalocephala*, im wesentlichen auf Grund von Untersuchung in Furchung begriffener Eier, im männlichen Geschlecht das Vorkommen eines sehr kleinen, meist nicht gesondert hervortretenden unpaaren Heterochromosoms neben den bekannten großen schleifenförmigen vier bzw. zwei Chromatinelementen der Keimbahnzellen vermutet (BORING 1909, BOVERI 1909 b), eine Annahme, die durch das Auffinden eines typischen Monosoms in der Spermiogenese einer *Heterakis* des Fasans, dem in der weiblichen diploiden Gruppe wahrscheinlich zwei Chromosomen entsprechen, bedeutend an Sicherheit gewann (BOVERI 1909 b). Bald darauf wies EDWARDS (1910) in der Spermiogenese von *Ascaris megalocephala* bei zwei Individuen das Vorkommen eines selbständigen Monosoms nach, welches gewöhnlich

¹⁾ Zusammenfassende Darstellungen unseres Gebietes, die bis in die jüngste Zeit hineinreichen, findet der Leser bei den folgenden Autoren: McCLUNG (1902), MONTGOMERY (1905), GUTHERZ (1907), HÄCKER (1907), BOVERI (1909 a), WILSON (1909 a, 1910 a), MONTGOMERY (1910), HÄCKER (1911).

mit einem der großen Chromosomen verbunden anzunehmen ist, sowie bei *Ascaris lumbricoides* in der ersten Spermiozytenteilung die Heterokinese eines aus mehreren Komponenten zusammengesetzten Chromatingebildes. Kürzlich hat GULICK (1911) einen vollständigen Monosomencyclus, wie wir ihn von den Insekten her lange kennen (in der diploiden ♂-Gruppe ein, in der diploiden ♀-Gruppe zwei Heterochromosomen, zwei Sorten Spermien), für die folgenden Nematoden sicher ermittelt: *Heterakis vesicularis*, *dispar*, *inflexa*, *Strongylus paradoxus*, *tenuis*. Hier handelt es sich stets um ein Monosom von ansehnlicher Größe, das zuweilen die übrigen Chromosomen sogar an Volumen übertrifft. BOVERI's jüngst erschienene Arbeit (1911) gehört ebenfalls hierher, soll uns aber erst in anderem Zusammenhange näher beschäftigen.

Könnte man geneigt sein, die Befunde bei Nematoden, welche nach Ansicht mancher Forscher möglicherweise den Insekten verwandtschaftlich nahe stehen (vgl. RAUTHER 1909), den Ergebnissen bei Insekten direkt anzugliedern, und sich so wiederum auf den Tierkreis der Arthropoden zurückgewiesen sehen, so würden die folgenden Beobachtungen, falls sie sich bestätigen sollten, sicher eine allgemeinere Verbreitung der Heterochromosomen beweisen. GUYER gibt das Vorkommen eines Monosoms bzw. eines mehrteiligen nach Art des Monosoms sich verhaltenden Chromatingebildes für die Spermio-genese des Perlhuhnes (1909 a) und des Haushuhnes (1909 b), neuerdings (1910) auch für die Spermio-genese des Menschen (1910) an; im letzteren Falle wird ein Doppelchromosom beschrieben, dessen Komponenten in früheren Stadien getrennt, später verbunden erscheinen¹⁾. Hier ist auch die Angabe von v. WINTWARTER und SAINMONT (1909) anzureihen, die im jungen Oocyten der Katze einen chromatischen Doppelkörper beschreiben, den sie als Heterochromosom aufzufassen geneigt sind. Ein endgültiges Urteil über

¹⁾ Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. H. POLL (Berlin) wurde ich in die Lage versetzt, in gutem Entwicklungszustande befindliches und vorzüglich konserviertes Material von menschlichem Hoden zu untersuchen. Es gelang mir hier, in dem inmitten der Wachstumsperiode begriffenen Spermio-cyten mittels des BIODI'schen Farbgemisches einen chromatischen (meist der Kernmembran genähert liegenden) und ein bis zwei echte Nucleolen nachzuweisen. Ein derartiger Befund würde bei einem Insekt die Annahme eines Heterochromosoms sehr wahrscheinlich machen. Im Falle des Menschen ist natürlich Vorsicht geboten: die sichere Entscheidung muß einer genauen Untersuchung des weiteren Ganges der Samenentwicklung vorbehalten bleiben. Mein Befund weicht von dem GUYER's ab, der das Vorkommen zweier getrennter chromatischer Körper im Spermio-cytenkern behauptet, jedoch keine spezifische Färbungsmethode anwandte.

den Körper, den sie übrigens nicht mit einer spezifischen Färbungsmethode prüften, behalten sich die Autoren bis zur Verfolgung seines Schicksales in der weiteren Wachstumsperiode des Oocyten und im Eireifungsprozesse vor. Wie kritisch man gegenüber chromatischen nucleolenartigen Gebilden in der Oogenese sein muß, zeigt der von mir (1907) im Anschluß an HENKING im Oocyten von *Pyrrhocoris apterus* nachgewiesene Chromatinnucleolus, der in der Hemipteren-Oogenese einzig dazustehen scheint und in seiner Bedeutung noch nicht aufgeklärt ist, sowie der merkwürdige chromatische Körper im Gryllusovar, den BUCHNER (1909) irrtümlich als Heterochromosom deutete.

II.

Bemerkenswerte Anomalien der Heterochromosomen.

Wie die Heterochromosomen gegenüber den gewöhnlichen Chromosomen gewissermaßen eine Anomalie darstellen und dank dieser ihrer Eigenschaft bereits vielfach Licht auf das Wesen der chromatischen Substanz überhaupt geworfen haben, so können gelegentlich wieder Anomalien der Heterochromosomen selbst eine Erscheinungsform derselben aufklären. Während auf die für die Theorie der Chromosomenindividualität bedeutungsvollen, von WILSON (1909b) bei der Hemipterengattung *Metapodius* aufgefundenen sogenannten „überzähligen“ Chromosomen hier nur hingewiesen sei¹⁾, möchte ich auf eine kürzlich beschriebene Anomalie näher eingehen, da sie im oben angedeuteten Sinne zu verwenden ist. Es handelt sich um ein von WILSON (1910c) untersuchtes Exemplar von *Metapodius femoratus*, welches in der diploiden Chromosomen-gruppe des ♂ (Spermiogonie) 22 Chromosomen, darunter ein Monosom und drei Mikrochromosomen aufwies, welche letztere bekanntlich bisher stets nur paarweise aufgefunden wurden. Diese Abnormität zeigte sich nur bei einem einzigen Individuum der Spezies, hier aber ganz konstant und in äußerst zahlreichen Mitosen; sie erklärt sich vermutlich einfach so, daß im Chromatinreifungsprozeß eines der Eltern des betreffenden Individuums die Mikrochromosomen in der ersten Reifungsmitose, statt sich voneinander zu trennen, zusammen in die eine Tochterzelle übergingen. Daß das dritte kleine Chromosom in der Tat ein Mikrochromosom war, konnte aus dem Anblick der Spermiogonien-Äquatorialplatte nicht ohne weiteres geschlossen werden, ebensogut hätte es ein überzähliges Chromosom sein oder mit dem Monosom ein Idiochromosomenpaar bilden können:

¹⁾ Ein eingehendes Referat findet der Leser im Zentralblatt für normale Anatomie und Mikrotechnik, Bd. 6, 1909.

erst sein Verhalten in der Spermiocytenmitose, wo es mit den anderen beiden kleinen Chromosomen eine sich zur Spindelachse parallel einstellende Triade bildete, enthüllte seine Natur als Mikrochromosom. So interessant dieses Verhalten auch ist, das ein Chromosom den ihm durch seine Eigenart vorgeschriebenen Weg ganz unabhängig vom achromatischen Apparat einschlagen zeigt und damit einen Beitrag zur Individualitätstheorie und der Lehre von der qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen liefert — für uns ist an dieser Stelle der weitere Verlauf des Prozesses wichtiger. Indem nämlich in der ersten Reifungsteilung die Mikrochromosomen-Triade so geteilt wird, daß eine Komponente in die eine, zwei Komponenten in die andere Präspermide übergehen und in der zweiten Mitose das Monosom ungeteilt in nur eine Tochterzelle gelangt, entstehen vier Sorten von Spermien, von denen ohne weiteres klar ist, daß sie nur in bezug auf das Vorhandensein oder Fehlen des Monosoms in zwei für die Geschlechtsdifferenzierung in Betracht kommende Klassen geteilt werden können. Denn die Unterscheidung der Spermien in solche mit und ohne zwei Mikrochromosomen ist lediglich durch die nur bei einem Individuum der Art beobachtete, eben geschilderte Anomalie möglich geworden. Der Befund ist deshalb sehr wichtig, weil das Vorkommen von mehr als zwei verschiedenen (durch Heterochromosomen bedingten) Spermisorten als Argument gegen die Annahme einer Beziehung zwischen Heterochromosomen und Geschlechtsdifferenzierung verwendet worden ist (BUCHNER 1909). Derartige Fälle, die von Hemipteren bekannt geworden sind, müssen nun unter dem durch WILSON'S Beobachtung gewonnenen Gesichtspunkt von neuem untersucht werden.

III.

Heterochromosomen und Geschlechtsdifferenzierung.

Es erscheint zweckmäßig, bereits hier den Begriff „Geschlechtsdifferenzierung“ zu definieren, obwohl damit gewisse Ergebnisse unserer weiteren Betrachtung andeutungsweise vorweggenommen werden. Als Geschlechtsdifferenzierung ersten Grades sei derjenige Prozeß in der Ontogenese eines Metazoons definiert, in welchem aus einem in bezug auf das Geschlecht indifferenten Zustande sich zwei nach der männlichen bzw. weiblichen Seite gerichtete Typen herausbilden. Die Urgeschlechtszellen im frühesten Stadium repräsentieren sicher den indifferenten Zustand. Die Geschlechtsdifferenzierung ersten Grades ist als vollendet zu betrachten, sobald in dem entstehenden Wesen sämtliche die Ausbildung eines Ge-

schlechts bedingenden Faktoren vereinigt sind. Diesem Prozeß, der nach unseren heutigen Kenntnissen sich auf dem Einzellenstadium des Metazoons abspielt und den man daher auch als celluläre Geschlechtsdifferenzierung bezeichnen könnte, sei als Geschlechtsdifferenzierung zweiten Grades die gewebliche Ausbildung der Geschlechtsdifferenzen gegenübergestellt, die mit der Entstehung der Geschlechtsdrüsen ihren Anfang nimmt.

1. Die Lehre von den Geschlechtschromosomen.

Unsere Kenntnis derjenigen Heterochromosomen-Typen (Idiochromosomen WILSON's, Geschlechtschromosomen BOVERI's), welche sich ungleich auf die Geschlechter verteilt zeigen, hat namentlich durch die Untersuchungen PAYNE's (1909) an Hemipteren (Fam. Reduviidae) wesentliche Bereicherung erfahren. Bezeichnet man, der klaren Terminologie WILSON's (1909 a) folgend, dasjenige Chromatinelement des Männchens, welches bei der Befruchtung ein weibliches Individuum konstituiert, als X-Element, dem also im Falle des Monosoms dieses selbst, im Falle der gepaarten Idiochromosomen der eine (meist größere) Komponent des Paares entsprechen würde, als Y-Element den Partner des X-Elementes im Falle der gepaarten Idiochromosomen, so lassen die Ergebnisse PAYNE's sich einfach dahin zusammenfassen, daß das X-Element aus mehreren Chromosomen bestehen kann: es kann zwei-, drei-, vier-, selbst fünfteilig sein. Das Y-Element ist stets einfach. Die weibliche diploide Chromosomenzahl, welche ebenfalls untersucht wurde, ist, da sie zwei X-Elemente enthält, in diesen Fällen natürlich beträchtlich größer als die männliche: im Höchsthalle kann sie vier mehr als die männliche betragen (*Acholla multispinosa*). Nach der oben erwähnten Angabe GUYER's (1910) würde der Mensch in der Spermiogenese ein zweiteiliges X-Element (ohne Partner) besitzen.

Der interessante Fall des Hemipteron *Nezara hiliaris* (Subfam. Pentatominae), bei dem WILSON gleichgroße gepaarte Idiochromosomen beschrieb, hat neuerdings durch denselben Autor (1910 b) eine Korrektur erfahren: es findet sich hier doch eine geringe Ungleichheit der Idiochromosomen. Vermutlich dürfte sich indessen jener bemerkenswerte Typus, der sicher beweisen würde, daß bei der Verschiedenheit der Geschlechter in bezug auf den Chromosomenbestand das qualitative und nicht das quantitative Moment ausschlaggebend ist, bei der Hemipterenart *Oncopeltus fasciatus* (Fam. Lygaeidae) bestätigen (WILSON 1910b). Auch sind die Angaben von STEVENS (1906), DEDERER (1907) und COOK (1910) über gleichgroße Idiochromosomen von Coleopteren und Lepidopteren anzuführen.

Bedeutsamer für die Lehre von den Geschlechtschromosomen als das bisher angeführte ist die Arbeit MORRILL's (1910), der bei einer Reihe von Hemipteren aus der Familie der Coreiden (darunter die in der Heterochromosomenliteratur lange bekannten Gattungen *Protenor* und *Anasa*), welche in der Spermiogenese ein Monosom besitzen, die Chromatinverhältnisse in der Oogenese, der Befruchtung und der Furchung untersuchte. Das Verhalten der Heterochromosomen in diesen Stadien konnte bisher nur auf Grund des Satzes von der Konstanz der Chromosomenzahl erschlossen werden. Auch MORRILL gelang es wegen der großen technischen Schwierigkeiten noch nicht, die beiden in bezug auf den Chromatinbestand verschiedenen Spermiesorten direkt während der Befruchtung zu demonstrieren; doch ist der Schluß auf die Funktionsfähigkeit beider Spermienklassen bei Berücksichtigung der übrigen Beobachtungen unausweichlich. Die Befunde entsprachen durchaus den theoretischen Voraussetzungen: das reife Ei erhält stets das Monosom (es gibt also in bezug auf den Chromosomenbestand nur eine Eisorte), im Furchungsstadium lassen sich zwei Eitypen, die in bezug auf die Chromosomenzahl um eins differieren, auffinden. Ein lange aufgestelltes und mehrfach wiederholtes Postulat ist nunmehr erfüllt. Es wurde auf unserem engeren Gebiet damit ungefähr das gleiche geleistet, wie in der Bakteriologie, als es gelang, mittels der Reinkultur die Infektionskrankheit zu erzeugen: der Ring unserer Beobachtungen an den Heterochromosomen ist geschlossen. Die Beziehung der Heterochromosomen zur Geschlechtsdifferenzierung ist — wenigstens für die von MORRILL untersuchten Fälle — keine Hypothese mehr, sondern Tatsache.

Nachdem wir so eine willkommene Bestätigung der Geschlechtschromosomenlehre kennen gelernt haben, müssen wir auch solcher Befunde gedenken, die man gegen diese Lehre anführen könnte. Sie sind recht spärlich. Die Fälle, in denen durch Verteilung von Heterochromosomen auf die Spermiden mehr als zwei Sorten von Spermien entstehen, haben wir bereits oben erwähnt und im Anschluß an WILSON's Beobachtung an *Metapodius femoratus* den möglichen Weg zu ihrem Verständnis angedeutet. Von der Spermiogenese des Stachelbeerspanners (*Abraaxas grossulariata*) erwähnt WILSON (1909 c) kurz das Vorhandensein sehr schwierig zu deutender Chromatinverhältnisse; hier wird eine eingehende Mitteilung abzuwarten sein, ehe sich diese Beobachtung verwerten lassen wird. Endlich hat BUCHNER (1909) in der Oogenese von *Gryllus campestris* einen Chromatinkörper beschrieben, den er als Monosom auffaßt, wodurch die Chromosomenzahlen der Geschlechter in Widerspruch

mit der Geschlechtschromosomenlehre geraten würden. Diese Ansicht habe ich (1909b) eingehend widerlegt¹⁾. Auch hat WILSON (1910c) sich energisch gegen BUCHNER's Deutung gewandt.

2. Mögliche kausale Beziehungen der Heterochromosomen zur Geschlechtsdifferenzierung ersten Grades.

Ehe wir der interessantesten Frage unseres Gebietes, nämlich derjenigen nach einer etwaigen kausalen Beziehung der Heterochromosomen zur Geschlechtsdifferenzierung, nähertreten, ist es erforderlich, zwei wichtige Arbeiten kennen zu lernen, die uns zum ersten Male sichere, wenn auch nur in negativem Sinne verwertbare Kriterien für dieses Problem an die Hand geben.

MORGAN (1909) ermittelte den Chromosomencyclus zweier amerikanischer *Phylloxera*-Arten. Ihr Lebenskreis umfaßt folgende Generationen: Fundatrix (parthenogenetisches Weibchen), Sexuparae (parthenogenetische Weibchen) und Sexuales (Männchen und geschlechtliche Weibchen), aus deren Begattung wiederum die Fundatrix hervorgeht. Das Männchen besitzt ein Monosom (bzw. einen dem Monosom gleichwertigen doppelten Chromatinkörper), das nur in die funktionsfähige Hälfte der Spermien gelangt, während die andere Hälfte degeneriert. Dementsprechend haben die Weibchen sämtlicher Generationen ein Chromosom mehr als die Männchen. Von höchstem Interesse war es zu erfahren, wie, bei dem Auftreten der Männchen, aus der weiblichen Chromosomenzahl die männliche entsteht: dies geschieht bei der Reifungsteilung der Männchen produzierenden parthenogenetischen Eier der Sexuparae (Bildung nur einer Polzelle), indem ein Chromosom (eines der beiden Heterochromosomen) ungeteilt in die Polzelle übergeht. Die Verminderung der Chromosomenzahl wird also durch eine Heterokinese bewirkt, wie wir sie aus den Reifungsteilungen der Spermiogenese seit langem kennen. Sehr günstig für die Bewertung dieses interessanten Chromatinprozesses ist nun der Umstand, daß die Sexu-

¹⁾ BUCHNER's (1910) Versuch, meine Kritik seiner Ansicht zu entkräften, scheint mir nicht gelungen: vor allem werden die von mir (1908) für *Gryllus domesticus* ermittelten Chromosomenzahlen der Geschlechter gar nicht berücksichtigt. Sonderbar muß es berühren, wenn BUCHNER nunmehr die Möglichkeit einer Beziehung der Heterochromosomen zur Geschlechtsdifferenzierung zuläßt, was mit seiner Deutung des Chromatinkörpers im Gryllus-ovar offenbar unvereinbar ist. Eine derartige Inkonsequenz vermeidet GOLDSCHMIDT (1910), indem er die Vermutung ausspricht, daß der erwähnte Körper zwei Chromosomen äquivalent sei, eine Annahme, die indessen bei Beachtung der von mir für *Gryllus domesticus* gegebenen Chromosomenzahlen unhaltbar erscheint.

parae (in verschiedenen Individuen) Eier von zwei sehr verschiedenen Größensorten hervorbringen, von denen die großen stets Weibchen, die kleinen stets Männchen produzieren. Die Konstitution der männlichen Chromosomenzahl erfolgt also, nachdem über das Geschlecht der betreffenden Eier längst entschieden ist.

BOVERI (1911) hat zum ersten Male Geschlechtschromosomen bei einem Zwitter festgestellt. Der Hermaphroditismus galt seit jeher als eine Klippe für die Heterochromosomenforschung, da man sich nicht vorzustellen vermochte, daß verschiedene Chromosomenzahlen der Geschlechter sich mit dem Zwitterzustande vertragen könnten. Wie unzutreffend diese Voraussetzung war, zeigt das Ergebnis von BOVERI'S Studien. Sein Untersuchungsobjekt, *Rhabditis nigrovonosa*, hat eine freilebende geschlechtliche und eine parasitisch in der Froschlunge lebende Zwittergeneration, die unter dem Bilde des Weibchens und dementsprechend protogyn auftritt. Die Spermien beider Generationen zeigen einen Dimorphismus, wie ihn das Auftreten eines Monosoms, das die freilebenden Männchen deutlich zeigen, hervorzurufen pflegt. Die diploide Chromosomenzahl der Weibchen beider Generationen beträgt eins mehr als die der freilebenden Männchen. Es fragt sich nun, wie trotz der weiblichen Chromosomenzahl, von der die Spermio-genese in dem Hermaphroditen ausgeht, ein Dimorphismus von Spermien entstehen kann. BOVERI fand, daß dies durch eine merkwürdige Modifikation der Reifungsmitosen bewirkt wird, von der hier nur gesagt sei, daß sie unter Wahrung der Chromosomenindividualität mit den üblichen Mitteln der Mitose verläuft und nicht nur Spermien mit 5 und 6 Chromosomen (wie sie beim freilebenden Männchen vorhanden sind), sondern auch solchen mit 7 Chromosomen den Ursprung gibt; letztere degenerieren höchst wahrscheinlich¹⁾.

Das Gemeinsame und Grundlegende an den Beobachtungen MORGAN'S und BOVERI'S besteht darin, daß wir hier die für das männliche Geschlecht charakteristische Chromosomenkombination hergestellt werden sehen, nachdem die Entscheidung über das entstehende Geschlecht bereits getroffen sein muß. Die Chromosomen folgen also einem ihnen über- oder wenigstens vorgeordneten Faktor, sie können also keinesfalls die primären Faktoren der Geschlechtsdifferenzierung darstellen.

Man könnte hiernach daran denken, ihnen jegliche kausale Bedeutung im Geschlechtsbildungsprozesse abzusprechen. In der Tat

¹⁾ Ungefähr gleichzeitig mit BOVERI ist SCHLEIP (1911) an demselben Untersuchungsobjekt zu Ergebnissen gelangt, die im wesentlichen mit denen BOVERI'S übereinstimmen.

läßt sich eine derartige Ansicht vorderhand nicht widerlegen. Man könnte die verschiedene Chromosomenkonstitution der Geschlechter als ein Phänomen betrachten, das mit den sogenannten sekundären Geschlechtscharakteren auf eine Stufe zu stellen wäre, man könnte sie mit der Verteilung von erblichen Merkmalen in Verbindung bringen, die nicht in direkter Beziehung zur Geschlechtsdifferenzierung stehen, oder, was mir die annehmbarste Vorstellung dieser Art zu sein scheint, ihr eine ausschließliche Rolle in der Spermio- und Oogenese erteilen, so daß ihr Erscheinen im Moment der Befruchtung gewissermaßen verfrüht wäre und die Geschlechtschromosomen erst im späteren Verlauf der Entwicklung in Funktion treten würden.

Aber bei der durch so mannigfache Erfahrungen gesicherten großen Bedeutung des Zellkernes, insbesondere seiner chromatischen Substanz, für das Zelleben werden wir geneigt sein, die Rolle der Heterochromosomen bei der Geschlechtsdifferenzierung höher zu bewerten, und uns nicht scheuen, den Weg der Hypothese zu beschreiten, den auch WILSON (1910a) betrat, indem er den Prozeß der Geschlechtsbestimmung als einen zusammengesetzten auffaßte und seinen Kulminationspunkt mit den Heterochromosomen in Verbindung brachte. Wir möchten vorschlagen, die Geschlechtsdifferenzierung ersten Grades in zwei Phasen zu zerlegen, deren erste (im Falle des *Phylloxera*-Eies: der die Eigröße bestimmende Faktor) als Geschlechtsdeterminierung, deren zweite (die Herstellung der für das Geschlecht charakteristischen Chromosomenkombination) als Geschlechtsrealisierung bezeichnet sei. Es liegt nahe, sich etwa vorzustellen, ohne damit mehr als ein anschauliches Bild zu gewinnen, daß von den Geschlechtschromosomen gewisse fermentartige Wirkungen ausgehen, welche die potentiell bereits gegebene Geschlechtsanlage aktuell gestalten (in der Ausdrucksweise DRIESCH'S: prospektive Potenz in prospektive Bedeutung wandeln).

Wie gestaltet sich nun unsere Anschauung für die Fälle bisexueller Fortpflanzung? Auch hier möchte ich die Geschlechtsdeterminierung in die Oogenese verlegen (aus bald zu erörternden Gründen), die Realisierung würde durch die bei der Befruchtung hergestellte Chromosomenkombination erfolgen. Eine derartige Vorstellung setzt selektive Befruchtung voraus: die weiblich determinierten Eier können nur von Spermien mit höherer Chromosomenzahl¹⁾, die männlich determinierten nur von Spermien mit niedriger Chromosomenzahl¹⁾ befruchtet werden. Wir müssen daher auf den

¹⁾ Im Falle der gepaarten Idiochromosomen ist für verschiedene Chromosomenzahl quantitativ oder nur qualitativ verschiedener Chromatingehalt einzusetzen.

Begriff und die Möglichkeit einer selektiven Befruchtung etwas näher eingehen.

Die selektive Befruchtung hat in den letzten Jahren in der Vererbungslehre dadurch eine gewisse Rolle gespielt, daß manche Autoren (zuerst CASTLE 1903) in ihr die notwendige Grundlage jeder Theorie sahen, welche die Geschlechtsbestimmung als alternativen Vererbungsprozeß im Sinne MENDEL's betrachtet. Selektive Befruchtung ist als die Erscheinung zu definieren, daß eine befruchtungsfähige Eizelle ein befruchtungsfähiges Spermium derselben Spezies zurückweist und umgekehrt. Derartiges existiert sicher bei Ascidien, wo bei gewissen Spezies dieser Zwittertiere eine Selbstbefruchtung nach Besamung mit dem eigenen Sperma unterbleibt (CASTLE 1896, GUTHERZ 1904, MORGAN 1904). Liegt hier auch ein biologischer Sonderfall vor, der keine Verallgemeinerung zuläßt, so ist immerhin die Möglichkeit des Vorkommens einer selektiven Befruchtung damit sicher gezeigt. CUÉNOT (1905) wurde durch das Studium einer gewissen Sorte gelber Mäuse zu der Annahme selektiver Befruchtung geführt. Diese Mäuse erwiesen sich auf Grund von Kreuzungsexperimenten mit reinen Rassen stets als heterozygot in bezug auf die Haarfarbe mit dominierendem Gelb. CUÉNOT gelang es nun niemals, bei Züchtung dieser Mäuse unter sich rein gelbe (in bezug auf das Merkmal Gelb homozygote) Formen zu erzielen, die theoretisch zu einem Viertel hätten erwartet werden müssen, und glaubte dies so erklären zu können, daß bei der Befruchtung die Gametenkombination Gelb \times Gelb unterbleibt. Später haben CASTLE und LITTLE (1910) auf Grund der an einem sehr großen Versuchsmaterial ermittelten Zahlenverhältnisse sicher gezeigt, daß es sich hier nicht um selektive Befruchtung, sondern um ein Zugrundegehen der rein „gelben“ Zygoten oder früher Entwicklungsstadien derselben handelt. Immerhin liegt hier eine herabgesetzte Affinität zwischen an sich normalen Gameten derselben Spezies vor und insofern gehört die Beobachtung in die uns interessierende Erscheinungsreihe. Kürzlich hat BOVERI (1911) in seiner oben erwähnten Mitteilung über *Rhabditis nigrovenosa*, wo die Eier der geschlechtlichen Generation ausschließlich durch Spermien mit der höheren Chromosomenzahl befruchtet werden, da aus ihnen stets (hermaphroditische) Weibchen entstehen, selektive Befruchtung in diesem Falle für wahrscheinlich erklärt. Nach all dem Angeführten hat, wie ich meine, die Annahme einer selektiven Befruchtung nichts Befremdliches.

Mit unserer Betrachtungsweise, welche den Prozeß der Geschlechtsdeterminierung in die Oogenese versetzt, gewinnen wir

nun — und das ist der Hauptgrund, der uns zu ihr führt — den Anschluß an ältere durch sorgfältiges Literaturstudium und zum Teil auch durch Experimente belegte Anschauungen, wie sie von v. LENHOSSÉK (1903) und OSKAR SCHULTZE (1904) ausgesprochen wurden. In diesem Sinne ist auch die bekannte Theorie SCHENK'S (1901) anzuführen. Es dürfte an der Zeit sein, die methodisch recht einfachen Experimente dieses Autors einer vorurteilsfreien Nachprüfung zu unterziehen, zumal RUSSO (1907) die sehr bestimmte Angabe machte, daß es ihm gelungen sei, beim Kaninchen durch Lecithinbehandlung der Weibchen, welche vor der Begattung eine Zeit lang durchgeführt wurde, überwiegend weibliche Geburten zu erzielen. Auch die Experimente R. HERTWIG'S und seiner Schule nehmen von der Beeinflussung der Eizelle ihren Ausgang.

Andererseits liefert uns die modernste Vererbungslehre, wie sie sich in der MENDEL-Forschung darstellt, eine wertvolle Stütze für die Annahme einer, in der Oogenese erfolgenden Geschlechtsdeterminierung. Bastardierungsversuche an Lepidopteren (*Abraaxas grossulariata*), Kanarienvögeln und Hühnern (DONCASTER 1906 und 1908, NOORDUYN 1908, HAGEDOORN 1909) haben beim Studium solcher Merkmale, die sich im Erbange einem bestimmten Geschlecht anschließen, mit Gewißheit gezeigt, daß hier die weiblichen Keimzellen in zwei nach dem Geschlecht zu sondernde Klassen zerfallen. Dieser Schluß aus den wichtigen Experimenten bleibt auch bestehen, wenn man, wie wir in der hier gegebenen Anschauung, den Prozeß der Geschlechtsbildung nicht als MENDEL'schen Vererbungsvorgang faßt.

MORGAN (1910) hat bei der Dipterengattung *Drosophila* ebenfalls ein einem bestimmten Geschlechte folgendes Merkmal nachgewiesen, welches aber durch sein Verhalten im Erbange das Vorhandensein von zwei nach der Geschlechtstendenz verschiedenen Spermienarten beweist: es handelt sich also um das vollkommene Gegenstück zu den eben erwähnten Fällen (*Abraaxas* usw.). Auch diese Beobachtung läßt sich mit unserer Auffassung vereinigen, die ja mit einem Dimorphismus der Spermien rechnet.

Doch muß hervorgehoben werden, daß die betreffenden Autoren bei der Auslegung ihrer Versuchsergebnisse nicht der ursprünglichen Theorie CASTLE'S (1903) folgen, welche sowohl Weibchen wie Männchen als in bezug auf das Geschlecht heterozygot annimmt, sondern eine vereinfachte, selektive Befruchtung überflüssig machende Deutung vorziehen, indem sie das eine Geschlecht heterozygot (im Falle von *Abraaxas* das Weibchen, im Falle von *Drosophila* das Männchen), das andere homozygot sein lassen. Auch für uns, die wir nicht MENDEL'sche Prinzipien anwenden, kommt eine derartig

vereinfachte Auffassung in Betracht: wir werden dann z. B. bei *Drosophila*, welche im Männchen ungleiche gepaarte Idiochromosomen besitzt, die Geschlechtsdeterminierung in die Spermiogenese verlegen und nur eine Eisorte annehmen. Natürlich muß damit Verzicht auf eine einheitliche Lösung des Problems der Geschlechtsdifferenzierung geleistet werden. Es wird die Aufgabe der nächsten Zukunft sein, hier nach einer Entscheidung zu suchen; besonders dringend ist die Forderung einer eingehenden cytologischen Analyse der dem Typus *Abraxas* folgenden Fälle¹⁾.

Der sichere Beweis dafür, daß der Prozeß der Geschlechtsdifferenzierung unserer erstgeäußerten Vermutung entsprechend verlaufen kann, wäre gegeben, sobald sich ein Objekt fände, welches Eier verschiedener Größe (mit verschiedener Geschlechtstendenz) und zugleich typische Geschlechtschromosomen mit ungleicher Verteilung auf die Spermien besäße.

3. Die Geschlechtschromosomen in der Spermiogenese.

Betreffs des spezielleren Verhaltens der Geschlechtschromosomen in der Spermiogenese sind in der letzten Zeit einige neue Beobachtungen bekannt geworden. Die folgenden Angaben, welche funktionelle Zustände der Heterochromosomen gut illustrieren, betreffen sämtlich Orthopteren.

Bei den Grylliden zeigt das Heterochromosom in der Metaphase der Spermiogonien im Gegensatz zu den übrigen gedrungen gebauten Chromosomen eine lang ausgezogene, schleifenförmige Gestalt. Bei Untersuchung der Hoden sehr früher Jugendformen von *Gryllus domesticus* fand ich (1909 a) nun, daß in den Archispermiocten das Heterochromosom noch nicht in seiner charakteristischen Gestalt hervortritt. Da das Heterochromosom im Spermiocten eine gedrungene Gestalt annimmt, die es im weiteren Verlauf der Spermiogenese bewahrt, und eine solche auch in der Oogonie besitzt, so ist offenbar jene funktionell sicher bedeutungsvolle Erscheinungsform des Gebildes auf die Spermiogonie beschränkt.

¹⁾ Einen Fall, in dem in bezug auf die Geschlechtstendenz sicher nur eine Sorte Eier und wahrscheinlich auch nur eine Sorte Spermien vorkommen, stellt die Honigbiene dar. Ersteres ergeben die Erfahrungen bei der Eiablage der Königin (vgl. v. BUTTEL-REEPEN 1904), letzteres geht aus dem Studium der Spermiogenese durch MEVES (1907) hervor. Es handelt sich hier (bei Annahme der DZIERZON'schen Theorie) offenbar um eine Anpassung an ganz besondere Lebensverhältnisse, welche die Geschlechtsbestimmung allein mit der Befruchtung verknüpfte und so eine Differenzierung der Geschlechtszellen biologisch überflüssig machte.

BRUNELLI (1910) hat bei der Acridiide *Tryxalis* die im Laufe der Spermiogonien-Generationen allmählich zunehmende Isolierung des Heterochromosoms im Ruhekern, die in einzelnen Stadien schon von anderen Objekten bekannt war, Schritt für Schritt sorgfältigst untersucht und den Vorgang, im Anschluß an einen von mir (1907) vorgeschlagenen Ausdruck, treffend als „progressive Heteropyknose“ bezeichnet.

Bei einigen Acridiiden und Locustiden beschreibt BUCHNER (1909) im sogen. Bukettstadium des Spermiocyten einen feinen Fortsatz des in diesem Stadium nucleolusartigen Monosoms. Dieser Fortsatz ist nach jenem Pol des Kernes gerichtet, an welchem sich die freien Enden der in Synapsis begriffenen Chromatinschleifen sammeln und wo im Protoplasma ein Mitochondrienhaufe liegt. Der Autor ist geneigt, aus diesem Befund auf ein Abströmen von Chromatin aus dem Heterochromosom in das Protoplasma zu schließen.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

- Baltzer, F., 1909. Die Chromosomen von *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2.
- Boring, A. M., 1909. A small chromosome in *Ascaris megalocephala*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 4.
- Boveri, Th., 1909 a. Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung. Sitz.-Ber. d. Physik.-med. Ges. Würzburg Jahrg. 1908/09.
- 1909 b. Über „Geschlechtschromosomen“ bei Nematoden. Arch. f. Zellforsch. Bd. 4.
- 1911. Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an *Rhabditis nigrovenosa*. Verh. d. Physik.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 41.
- Braun, H., 1909. Die spezifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung *Cyclops*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3.
- Brunelli, G., 1910. La spermatogenesi della *Tryxalis* (Parte prima: Divisioni spermatogoniali). Mem. Soc. ital. d. Scienze, Ser. 3 a, Tomo 16.
- Buchner, P., 1909. Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Orogenese der Orthopteren etc. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3.
- 1910. Zur Bedeutung der Heterochromosomen. (Mit einer Erwiderung an S. GUTHERZ.) Ibid. Bd. 5.
- Buttel-Reepen, H. v., 1904. Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) etc. Verh. deutsch. zoolog. Ges.
- Castle, W. E., 1896. The early embryology of *Ciona intestinalis*. Bull. Mus. Compar. Zool., Harvard Coll., Vol. 27.
- 1903. The heredity of sex. Ibid. Vol. 40.
- Castle, W. E. and Little, C. C., 1910. On a modified Mendelian ratio among yellow mice. Science N. S., Vol. 32 N. 833.

- Cook, M. H., 1910. Spermatogenesis in Lepidoptera. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia.
- Cuénot, L., 1905. Les races pures et leurs combinaisons chez les souris. (4^{me} note.) Arch. d. Zool. exp. et gén. 4. Sér. T. 3. Not. et Rev.
- Dederer, P. H., 1907. Spermatogenesis in *Philosamia cynthia*. Biol. Bull. Vol. 13.
- Doncaster, L., 1908. Sex inheritance in the moth *Abraxas grossulariata* and its var. *lacticolor*. Rep. Evolution Committee Roy. Soc. London IV.
- Doncaster, L. and Raynor, G. H., 1906. Breeding experiments with Lepidoptera. Proc. Zool. Soc. London Vol. 1.
- Edwards, Ch. L., 1910. The sex-determining chromosomes in *Ascaris*. Science, N. S., Vol. 31, N. 796.
- Goldschmidt, R., 1910. Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. I. 1. Accessorisches Chromosom und Geschlechtsbestimmung. Arch. f. Zellforsch. Bd. 6.
- Gulick, A., 1911. Über die Geschlechtschromosomen bei einigen Nematoden nebst Bemerkungen über die Bedeutung dieser Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 6.
- Gutherz, S., 1904. Selbst- und Kreuzbefruchtung bei solitären Ascidien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 64.
- 1907. Zur Kenntnis der Heterochromosomen. Ibid. Bd. 69.
- 1908. Über Beziehungen zwischen Chromosomenzahl und Geschlecht. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 22, p. 61.
- 1909 a. Weiteres zur Geschichte des Heterochromosoms von *Gryllus domesticus* L. Sitz-Ber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin.
- 1909 b. Wird die Annahme einer Beziehung zwischen Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmung durch das Studium der *Gryllus*-Oogenese widerlegt? Ibid.
- Guyer, M. F., 1909 a. The spermatogenesis of the domestic Guinea (*Numida meleagris dom.*). Anat. Anz. Bd. 34.
- 1909 b. The spermatogenesis of the domestic chicken (*Gallus gallus dom.*). Ibid.
- 1910. Accessory chromosomes in man. Biol. Bull. Vol. 19.
- Häcker, V., 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. 1.
- 1911. Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig. Kap. 32: Chromosomen und Geschlechtsbestimmung.
- Hagedoorn, A. L., 1909. Mendelian inheritance of sex. Arch. f. Entw. Mech. Bd. 28.
- Lenhossék, M. v., 1903. Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena.
- Matscheck, H., 1910. Über Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Arch. f. Zellforsch. Bd. 5.
- McClung, C. E., 1902. The accessory chromosome — sex determinant? Biol. Bull. Vol. 3.
- Meves, F., 1907. Die Spermatocyteilungen bei der Honigbiene. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70.
- Montgomery, Th. H., 1905. The spermatogenesis of *Syrbula* and *Lycosa* etc. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia.
- 1910. Are particular chromosomes sex determinants? Biol. Bull. Vol. 19.

- Morgan, T. H., 1904.** Self-fertilization induced by artificial means. Journ. of exper. Zool. Vol. 1.
- **1909.** A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids. Ibid. Vol. 7.
- **1910.** Sex limited inheritance in *Drosophila*. Science N. S. Vol. 32 N. 812.
- Morrill, Ch. V., 1910.** The chromosomes in the oogenesis, fertilization and cleavage of Coreid Hemiptera. Biol. Bull. Vol. 19.
- Noorduyn, C. L. W., 1908.** Die Erbllichkeit der Farben bei Kanarienvögeln. Arch. f. Rassen- u. Gesellsch.-Biol. Jahrg. 5.
- Payne, F., 1909.** Some new types of chromosome distribution and their relation to sex. Biol. Bull. Vol. 16.
- Rauther, M., 1909.** Verwandtschaftsbeziehungen der Nematoden etc. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. 1.
- Russo, A., 1907.** Modificazioni sperimentali dell'elemento epiteliale dell'ovaia dei mammiferi. Mem. R. Accad. d. Linc., Cl. d. sc. fis., Vol. 6.
- Schenk, L., 1901.** Meine Methode der Geschlechtsbestimmung. Verh. 5. internat. Zool. Kongr., Berlin.
- Schleip, W., 1911.** Über die Chromatinverhältnisse bei *Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum*. Ber. naturforsch. Ges. Freiburg i. B., Bd. 19.
- Schultze, O., 1904.** Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 63.
- Stevens, N. M., 1906.** Studies in spermatogenesis II. Carnegie-Inst. Wash., Publ. 36.
- Wilson, E. B., 1909 a.** Recent researches on the determination and heredity of sex. Science, N. S., Vol. 29, N. 732.
- **1909 b.** Studies on chromosomes V. Journ. of exp. Zool. Vol. 6.
- **1909 c.** Secondary chromosome-couplings and the sexual relations in *Abraxas*. Science, N. S., Vol. 29, N. 748.
- **1910 a.** The chromosomes in relation to the determination of sex. Science Progress N. 16.
- **1910 b.** Note on the chromosomes of *Nezara*. A correction and addition. Science N. S., Vol. 31, N. 803.
- **1910 c.** Studies on chromosomes VI. Journ. of exper. Zool. Vol. 9.
- Winiwarter, H. v., et Sainmont, G., 1909.** Nouvelles recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères (chat), chap. IV. Arch. d. Biol. T. 24.

Eine seltene Varietät der Glattnatter (*Coronella austriaca*).

VON RICHARD STERNFELD.

Gelegentlich eines kurzen Aufenthaltes in der Lüneburger Heide fiel mir ein Exemplar der ebenso seltenen als schönen, längsgestreiften Varietät der Glattnatter in die Hände. In der Litteratur ist diese Form zwar schon von verschiedenen Autoren erwähnt worden, eine Ausführliche Beschreibung und wissenschaftliche Benennung ist meines Wissens bisher jedoch noch nicht erfolgt.

Das mir vorliegende Tier weicht zunächst schon durch die weit lebhaftere Grundfärbung von der normalen *Coronella* ab.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [1911](#)

Autor(en)/Author(s): Gutherz S.

Artikel/Article: [Über den gegenwärtigen Stand der Heterochromosomen-Forschung, nebst Bemerkungen zum Problem der Geschlechtsdifferenzierung. 253-268](#)