

Zur Theorie der Geschlechtsvererbung.

Eine Arbeitshypothese.

Von Carl Börner.

Mit 6 Textfiguren.

Die gestaltlichen Unterschiede zwischen Mann und Weib bei Mensch und Tier und vielen Pflanzen glaubte man ziemlich allgemein als die Folgeerscheinung ihres „Geschlechts“ auffassen zu dürfen und behandelte daher die Frage der Vererbung des männlichen und weiblichen Typus als diejenige der Vererbung des Geschlechts im Sinne alternativer Geschlechtlichkeit. In meinem Entwurf einer „Natürlichen Schöpfungsgeschichte als Tokontologie“¹⁾ versuchte ich darzulegen, daß diese Lehrmeinung auf einer Verwechslung von Gestalt und Geschlecht beruhe und daß bei Berücksichtigung dieses Sachverhalts die Schwierigkeiten entfallen, welche zahlreiche Ausnahmefälle von „Geschlechtlichkeit“ der Theorie der „Geschlechtsvererbung“ entgegensetzen. Ich führte aus, daß die geschlechtliche Fortpflanzung der Lebewesen ursprünglich weder an gestaltliche Unterschiede der Gametenbildner noch der Gameten gebunden ist, daß folglich die alternativen gestaltlichen Geschlechtscharaktere eine Folgeerscheinung der Umwandlung der Gameten in Spermata und Eizellen seien. Danach sind also Spermata und Eizellen nicht die primären, sondern selbst sekundäre Geschlechtsmerkmale. Diese letzteren aber folgen als somatische Eigenschaften den Regeln der Vererbung, die selbst ontogonetisch durch die Vorgänge der Befruchtung und Reduktion (Gameto- und Hemigonie) vorbestimmt sind. Wenn also Geschlecht und Gestalt ursprünglich nicht miteinander verknüpft waren, wird es begreiflich, daß auf der Folgestufe der alternativen Verknüpfung von Geschlecht und Gestalt diese das Geschlecht und nicht umgekehrt das Geschlecht die Gestalt bestimmt. Die Tatsache, daß nach Meisenheimer und Kopec²⁾ Schmetterlinge trotz frühzeitiger Kastration oder alternativer Gonadentransplantation die genetisch bedingte Gestalt entwickeln, ist ein ebenso sinnfälliger Beleg für diesen Sachverhalt, wie die alternativen fastweiblichen und fastmännlichen Zwitter oder sonstigen alternativen, teilweise gemischt-geschlechtlichen Kombinationen bei vielen Pflanzen. Die Vererbung der alternativen Gestalt wird scheinbar zugleich die alternative Vererbung des Geschlechts, Mann und Weib werden als Vater und Mutter zugleich männlich und weiblich.

Zur Begründung dieser Auffassung ist näheres in meiner „Tokontologie“ auseinandergesetzt. Hier beschränke ich mich darauf hinzuweisen, daß beispielsweise das ♂-determinierte Ei der jungfräulichen Blattlaus aus dem ♀- und mütterlichen in den ♂- und väterlichen Zustand übergeht, also der Eierstock der Blattlausjungfer ein Zwitterorgan vorstellt; daß bei endogamischer Befruchtung zwischen Eikern und Richtungskörperkern oder zwischen zwei Furchungskernen der eine Partner als Ei, der andere als Sperma fungiert, also auch hier das Ei nicht ausschließlich ♀, sondern nur mütterlich ist; daß, wie F. von Wettstein³⁾ zeigen konnte, auch die reife Eizelle, wahrscheinlich auch die Spermamutterzelle der zwittrigen Prothallien von Moosen und Algen unter Ausschaltung der Befruchtung in ein zwittriges Prothallium zurückverwandelt werden können.

Wir werden daher alle bisherigen Untersuchungen und Ergebnisse zur Frage der „Geschlechtsvererbung“ auf die Vererbung der sekundären, gestaltgebundenen Geschlechtsmerkmale oder unmittelbar auf die Vererbung der Gestalt beziehen. Damit ist zugleich die Grundlage für die theoretische Behandlung der Vererbung des „Geschlechts“ bei allen Organismen mit Geschlechtertrennung geschaffen.

Zunächst schließen wir hiernach, daß die Differenzierung der Geschlechter aus dem ursprünglichen Zwitterzustande anfangs nicht das Vorhandensein von „Geschlechtschromosomen“ voraussetzt. Denn die alternativen Gestalten und Geschlechter entstehen auch dann, wenn eine Zwitteranlage zu einem bestimmten Zeitpunkte der Differenzierung auf bestimmte Außenfaktoren alternativ in Richtung der Unterdrückung der einen Anlagenhälfte reagiert. Auf dieser phylogenetisch außerordentlich wichtigen Urstufe der Getrenntgeschlechtlichkeit (vergl. Fig. 3, Taf. 1 der Tokontologie) muß die Möglichkeit vorliegen, das „Geschlecht“ während der Ontogenese experimentell zu beeinflussen und umzustimmen. Es wird dies umso deutlicher in Erscheinung treten, je später die endgültige Differenzierung erfolgt. Ist dieselbe jedoch in die frühesten Stadien der Ontogenese verlegt, so nähert sich diese Art der „Geschlechtsbestimmung“ derjenigen der digametischen Organismen. Und es erscheint einleuchtend, daß bei solchen „frühbestimmten“ Lebewesen die alternative Struktur schließlich sogar Einfluß auf die genetische Zusammensetzung des Kernes gewinnt. Da es sich ausschließlich um alternative Geschehnisse handelt, genügt die kleinste Abweichung in der Erbstruktur des einen Partners, um Digamete hervorgerufen. Sie tritt deshalb zuerst physiologisch in Erscheinung und ist in diesem Zustande nur durch Erbanalyse, nicht zytologisch zu erschließen. Die Folgestufe nehmen die Organismen mit $\frac{XX}{XY}$, die Endstufe die Organismen mit $\frac{XX}{X}$ -Kernen ein.

Nach dieser Vorstellung ist selbstverständlich die Art als solche, nicht nur das eine „Geschlecht“ digametisch. Das bedeutet zugleich, daß die Heterosomen nicht selbst die Träger

der „Geschlechtsfaktoren“, etwa FF und MM, sein können, sondern daß die Heterosomen funktionell wirken, sodaß der ♂ oder ♀ oder der alternativ-gemischt-geschlechtliche Typus (*Mercurialis* u. a.) in Erscheinung treten, je nachdem, welche Funktionsgröße für die alternativen Geschlechterformen phylogenetisch festgelegt und somit normal sind. Diese Funktionsgröße kann in großen Gruppen von Organismen konstant sein, sie kann aber bei anderen, selbst bei nahe verwandten Formen, ja bei Rassen derselben Art wechseln, wie auch sonst Erscheinungsmerkmale bald außerordentlich konstant, bald sehr variabel sind. Nur bei Organismen der letzteren Gruppe wird man das Problem der Geschlechtsvererbung auf Grund der Vererbung der alternativen Gestalt durch Kreuzungsversuche mit Erfolg analysieren können. Klassische Beispiele hierfür sind Schwammspinner und Lichtnelke.

Wenn weiter die „Geschlechtschromosomen“ nicht selbst die Träger der „Geschlechtsfaktoren“ zu sein brauchen, nimmt es nicht Wunder, daß sie in vielen Fällen somatische Charaktere enthalten, welche dann der Verteilung der „Geschlechtschromosomen“ folgen. Es handelt sich hierbei meist um Merkmale, die bei anderen Formen ihren Sitz in den Autosomen haben, deren Verteilung dann also keine Beziehung zum „Geschlecht“ erkennen läßt. Sehr bekannte Beispiele dieser Vererbung bieten die lacticolor-Varietät des Stachelbeerspanners (*Abraxas grossulariata*), die Gitterfärbung bei einigen Hühnerrassen, verschiedene Farbabweichungen bei der Tauffliege *Drosophila*. Aber auch die vielbewunderten Fälle, in denen das eine Geschlecht in mehreren Formen auftreten kann (z. B. *Papilio Memnon*), beruhen auf der Abhängigkeit der fraglichen Faktoren von den „Geschlechtschromosomen“.

Man nennt diese Art der Vererbung die „geschlechtsgeführte“ oder „sexlinked“. Diese Bezeichnung will bekanntlich sagen, daß der fragliche Charakter nicht an das eine Geschlecht gebunden ist, sondern lediglich durch die chromosomalen Besonderheiten des einen Geschlechts hinsichtlich der Erbrichtung geführt wird. Beide Geschlechter können den Charakter zur Ausbildung bringen, wenn die Erbverhältnisse dies gestatten.

Ganz anders sind die Fälle „geschlechtsbegrenzter“ oder „sexlimited“ Vererbung zu deuten. Hier tritt der zu untersuchende Charakter tatsächlich nur im einen Geschlecht auf. Das andere Geschlecht zeigt den Charakter nicht, überträgt ihn aber. Man hat auch hier an einen Zusammenhang der Erbfaktoren mit den Geschlechtschromosomen gedacht und nicht nur die „sekundären“ Geschlechtsmerkmale, sondern auch gewisse Krankheiten, wie z. B. die Haemophilie des Menschen, auf diese Weise erklären wollen. Eine solche Vorstellung ist aber irrtümlich. Wir wiesen bereits darauf hin, daß die geschlechtsgeführten Merkmale ihren Sitz in den Geschlechtschromosomen und zwar im sogenannten „X“ haben und diesem in der Erbteilung folgen, aber in beiden Geschlechtern auftreten können. Die Beschränkung eines Charakters auf das eine alternative Geschlecht bedeutet dahingegen, daß derselbe nur

unter den besonderen Strukturverhältnissen dieses einen Geschlechts manifest werden kann, also in Abhängigkeit von der Funktion $\frac{X}{X}$ oder $\frac{Y}{X}$ steht, ohne selbst in diesen Chromosomen lokalisiert zu sein.

Ein oft besprochenes Beispiel ist die bereits erwähnte Bluterkrankheit des Menschen, die (ähnlich wie die Rotblindheit) nur im ♂ Geschlecht bekannt ist und angeblich nur von der Mutter übertragen wird. Es ist bereits mit Recht darauf hingewiesen worden, daß die Deutung der Vererbung dieser Krankheit durch einen rezessiven, in den X-Chromosomen lokalisierten Erbfaktor entgegen der Auffassung von Morgan⁴) und Goldschmidt⁵) nicht verhindert, daß Frauen (das ♀ Geschlecht wird beim Menschen als homogametisch aufgefaßt) mit doppelt rezessivem Charakter, also bb (BB = gesund), auftreten, wie es ja auch der Fall sein wird, wenn die Krankheit durch autosomale Erbfaktoren bedingt ist. Man hat deshalb zu der Hilfsannahme gegriffen, daß die Krankheit nur im ♀ Geschlecht rezessiv, im ♂ aber dominant sei. Auch fordert man das Absterben aller Spermatozoen, welche die Anlage zur Bluterkrankheit enthalten, weil angeblich Söhne und Töchter von Blutervätern aus Ehen mit gesunden Frauen die Krankheit niemals zeigen. Diese letztere Forderung würde notwendig sein, wenn die Erbanlagen der Krankheit nicht im X-Chromosom lokalisiert sind; dann aber ist nicht einzusehen, warum Männer von der Erbformel bb nicht vorkommen sollten, weil doch alle Autosomen paarig sind und Kinder beiderlei Geschlechts aus Ehen zwischen Blutervätern und krankheitsübertragenden Müttern die Krankheitsanlage von beiden Eltern erhalten können. Während man also die Hilfsannahme des Absterbens der krankhaften Spermatozoen im Falle der Lokalisation des Krankheitsfaktors im X-Chromosom nicht benötigt, würden andererseits bb-Väter vollständig unfruchtbar sein müssen, was aber kaum der Fall ist.

Diese scheinbar sehr verwickelten Verhältnisse werden sofort gelöst, wenn man annimmt, daß die rezessive Kombination bb nicht krankheitsmanifest wird, wenn der Elter über XX verfügt, dagegen die Krankheit hervorruft, wenn nur X vorhanden ist, also im ♂ Geschlecht. Bauer⁶) hat bereits mit Recht auf die physiologische Wechselwirkung hingewiesen, welche zwischen Geschlecht und Bluterkrankheit bestehen dürfte; angesichts der letalen Wirkungen der bb-Anlagen würden Mädchen bb bei der ersten Menstruation sterben müssen, wenn nicht die 2 X des ♀ Geschlechts die Wirkung der 2b weitgehend aufheben würden. M. a. W. wäre die Funktion $\frac{bb}{XX}$ eine

andere als die Funktionen $\frac{bb}{XY}$ oder $\frac{bb}{X}$, und dies bedeutet dasselbe, was wir weiter oben für die Wechselbeziehung zwischen Geschlecht und Gestalt gefordert hatten. Übrigens deuten manche Beobachtungen darauf hin, daß Neigung zur Haemophilie gelegentlich auch bei Frauen vorkommt; sollten dies bb-Individuen sein?

Bei der hohen theoretischen Bedeutung, welche die Analyse dieser Krankheit für die Frage der Lokalisation der geschlechtsbegrenzten Merkmale hat, gebe ich hier eine Übersicht der Kombinationen zwischen gesunden (BB) und solchen Personen, welche über die Anlage der Krankheit einfach (bB) oder doppelt (bb) verfügen, von denen aber nur die männlichen bbXY krankheitsmanifest sind (dabei wird angenommen, daß die Krankheit nur durch ein Anlagenpaar hervorgerufen wird; bei komplizierterer Krankheitsbewirkung würde lediglich das Zahlenverhältnis der gesunden und kranken Nachkommen anders ausfallen, die grundsätzliche Stellungnahme wird dadurch nicht berührt; andererseits kommt die Lokalisation des Krankheitsfaktors im Y wegen der Möglichkeit der Übertragung durch die Mutter nicht in Frage):

♂ (krank)	× ♀ (gesund):	nur Bb, d. h. alle Kinder scheinbar gesund.
♂ „	× ♀ (halbgesund):	2 Bb, 2 bb, d. h. die Hälfte der Knaben krank.
♂ „	× ♀ (krank):	nur bb, d. h. alle Knaben krank.
♂ (halbkrank)	× ♀ (gesund):	2 BB, 2 Bb, d. h. alle Kinder scheinbar gesund.
♂ „	× ♀ (halbgesund):	1 BB, 2 Bb, 1 bb, d. h. $\frac{1}{4}$ der Knaben krank.
♂ „	× ♀ (krank):	2 Bb, 2 bb, d. h. die Hälfte der Knaben krank.
♂ (gesund)	× ♀ (gesund):	nur BB, d. h. alle Kinder gesund.
♂ „	× ♀ (halbgesund):	2 BB, 2 Bb, d. h. alle Kinder scheinbar gesund.
♂ „	× ♀ (krank):	nur Bb, d. h. alle Kinder scheinbar gesund.

Ein Vergleich dieser Übersicht mit dem bekannten Stammbaum der Familie Mampel zeigt die Übereinstimmung der Tatsachen mit unserer Erwartung. Dieser Stammbaum widerlegt nicht die Annahme der Krankheitsübertragung durch den Vater, denn Vater bb mit Mutter BB gibt lauter Bb-Kinder, welche mit gesunden Partnern wieder nur scheinbar gesunde (Bb)- oder vollgesunde (BB)-Enkelzeugen. Das Zusammentreffen von Bb oder bb beiderlei Geschlechts wird aber sehr selten sein und läßt dann nicht sicher erkennen, ob die Krankheit den Weg über Vater oder Mutter nahm.

Wenden wir nun diese Erklärung auf die sekundären Geschlechtsmerkmale an, die nach dem weiter oben Gesagten bereits bei der Gestalt der Geschlechtszelle beginnen, so müssen wir auch die Anlagen dieser sekundären Geschlechtsmerkmale insoweit in den Autosomen suchen, als sie von beiden Geschlechtern übertragen werden können. Da die sekundären Geschlechtsmerkmale alternativ-bevorzugte Artmerkmale sind, werden wir folglich überhaupt alle jene Anlagen, auf denen die Besonderheiten der Art als dem typischen Vertreter einer bestimmten systematischen, d. h. verwandtschaftlichen Kategorie beruhen, in die Autosomen verlegen,

da sie andernfalls nicht wechselseitig übertragen werden könnten. Letzteres muß aber möglich sein, da ja jedes Geschlecht auch ohne Zutritt des anderen dazu befähigt ist, aus sich heraus das andere zu erzeugen. Der Hinweis auf die homogame sexupare Blattlaus, welche das digametische ♂ parthenogenetisch hervorbringt, oder auf die Bienenkönigin, welche selbst ebenfalls homogametisch, wohl meist durch Endogamie die digametische Drohne erzeugt⁷⁾, mag zur Ergänzung des Gesagten genügen.

Damit sind die „Geschlechts-Chromosomen“ keineswegs ihrer Bedeutung für die Entfaltung des alternativen Phänotypus entkleidet worden, im Gegenteil. Ich führte in der „Tokontologie“ aus, daß die Differenzierung von „Geschlechtschromosomen“ als letzter Schritt in der morphologischen Spezialisierung der Geschlechter, mithin als höchster Grad sekundär-sexueller Verschiedenheit zu bewerten sei. Es genügt die Entstehung eines einzigen mit alternativer Sexualität zwangsläufig verknüpften Unterschiedes zwischen zwei allelomorphen Chromosomen, um diese zu X und Y und den mit letzterem ausgestattete Zustand zum digametischen zu stempeln.

Ich stehe mit dieser letzten Interpretation in Übereinstimmung mit G. Hertwig⁸⁾. Je nachdem das ♂ oder das ♀ Geschlecht auf die Funktion $\frac{X}{Y}$ eingestellt wird, kann man FfMM oder FFmM schreiben.

Wir dürfen mit dieser Schreibweise aber nicht die Vorstellung verbinden, als bedürfe es zweier getrennter Faktoren für Männlichkeit und Weiblichkeit (FF und MM). So wenig wir diese beiden Faktoren im Falle der primären Zwitterigkeit (FFMM) gebrauchen können, da sie einander erblich das Gleichgewicht halten und dennoch die Art als solche bei ganz bestimmten Wechselbeziehungen zwischen Anlage und Umwelt in bestimmter Weise ♂ oder ♀ reagiert: so wenig haben wir diese Symbole im Falle der Digametrie notwendig. Es genügt hier die Kenntnis der Funktion $\frac{XX}{XY}$ oder $\frac{XX}{X}$.

Noch näher kommt der hier gegebenen Deutung Bridges⁹⁾, der die beiden Geschlechter ebenso wie ich unter der wechselseitigen Funktion der Autosomen mit den Heterosomen entstehen läßt, aber im X die Faktoren für Weiblichkeit, in den Autosomen diejenigen für Männlichkeit annimmt. Auch bei seiner Auffassung verfügt jeder diploide Kern über eine primäre Zwitteranlage, welche alternativ bei $\frac{X}{X}$ oder bei $\frac{X}{Y}$ (bezw. $\frac{X}{O}$) die ♂ oder ♀ Gestalt hervorbringen. Jede Störung dieses alternativen funktionalen Gleichgewichts muß auch nach Bridges zwitterig Zwischenformen entstehen lassen, sofern die Störung nicht letal wirkt. Dabei ist es, auch nach Bridges außerordentlich wichtigen zytologischen Befunden, gleichgültig, ob das Gleichgewicht durch autosomale oder heterosomale Störung ins Wanken gerät. Wie wir im folgenden darzulegen haben, sind beide Möglichkeiten durch Beispiele belegbar.

Wie ich nachträglich sehe, hat Mohr (Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. 32, 1924) für diese „balance“-Theorie Bridges weitere Belege beigebracht, andererseits Winge (nach Bělár in Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. 35, Heft 2, 1924) hinsichtlich der Lokalisation der Geschlechtsfaktoren in den Autosomen und der lediglich differenzierenden Funktion der Heterosomen bereits einen dem hier vertretenen grundsätzlich gleichsinnigen Standpunkt vorgetragen.

Bei solcher Sachlage ist es natürlich ganz unvorstellbar, wie etwa die Eigenschaft für Weiblichkeit (F) nach der Annahme von Goldschmidt¹⁰⁾ ausschließlich durch das ♀ Geschlecht übertragen werden sollte. Wir kommen im folgenden auf diesen Punkt ausführlich zurück. Hier sei vorweg bemerkt, daß das umfangreiche Versuchsmaterial Goldschmidts keine Anhaltspunkte für diese Theorie bietet.

Indem wir als Schlußergebnis der hier durchgeführten Betrachtungen feststellen, daß der Vererbung der alternativen „Geschlechter“ die Gesetzmäßigkeiten der Vererbung des Soma zu Grunde liegen, sind wir gleichzeitig in die Lage gebracht, die Vererbungsgesetze züchterisch zu verwenden, wenn es sich darum handelt, aus getrenntgeschlechtlichen Formen zwittrige oder umgekehrt zu züchten. Ein Schulheispiel dieser Art bietet die moderne Rebenzüchtung, deren Ziel die Verbindung der Edeleigenschaften der zwittrigen Europäerrebe mit den Eigenschaften der Krankheitsfestigkeit gegen Pilze und Reblaus ist, über welche gewisse getrennt-geschlechtliche Amerikanerreben verfügen. Während es für die Auswahl der Pfropfunterlagen im Kampfe gegen die Reblaus gleichgültig sein mag, welchen Geschlechts die Unterlage ist, so verlangt der Weinbau als Edelreis einen traubentragenden Zwitterstock, weil dieser die höchsten Aussichten für reichen Ertrag bietet. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei anderen Fruchtarten, deren Ertrag in wechselndem Maße von der Möglichkeit der Selbst- oder Fremdbefruchtung abhängig ist, worauf hier aber nicht im einzelnen eingegangen werden soll. Die Tierzucht interessiert unsere Frage insoweit, als es sich um die Eigenschaften der krankhaften Zwitterbildung handelt, um letztere vermeiden zu können. Und auch der Mensch wird letzten Endes nicht achtlos an den gesicherten Ergebnissen der Zeugungslehre vorübergehen, wenn sich Möglichkeiten bieten, die Zwitterbildungen als Quelle der zahlreichen sexuellen Abnormitäten einzuschränken oder zu verhüten.

Die verschiedenen Geschlechterformen
und ihre Differenzierung. Das Gesetz der Gegengleichung.

Die Geschlechts- oder Elternformen der Tiere und Pflanzen zeigen dadurch wesentliche Unterschiede, daß ersteren der haploide Zustand des pflanzlichen Prothalliums vollständig fehlt. Die Begründung dieses Satzes ist in meiner „Tokontologie“ gegeben. Der diploide Zustand reduziert bei den Tieren zum Gameten, bei den Pflanzen zum Prothallium oder seinem Homologon, dessen Keimzustand die

$\frac{XX}{XY}$ die alternativen diözischen Geschlechter sind digametisch, das eine Geschlecht $2n + 2x$, das andere $2n + xy$ oder $2n + x$; die Digametie ist nur möglich in Verbindung mit mm zz aa .

Bei Pflanzen kommen hinzu:

- SS Sporophyt (Diplont) mit Isosporen;
- ss Sporophyt mit Heterosporen, d. h. Makro- und Mikrosporen;
- GG Sporophyt und Gametophyt (Haplont) zwittrig;
- gg Sporophyt zwittrig, Gametophyt getrennt-geschlechtlich.

Es ist leicht, diese Hauptstufen durch heterozygotische Zwischenstufen zu überbrücken und das Gesamtbild durch geeignete Kombination mehrerer Stufen zu vervollständigen.

Grundsätzlich wichtig ist zunächst, daß diese Stufenfolge die Richtung der stammesgeschichtlichen Differenzierung widerspiegelt, die von einem Organismus, der nach keiner Richtung hin spezialisiert erscheint, fortführt zu den höchstspezialisierten Lebewesen. Die Schreibweise der Symbole soll andeuten, daß der neue Charakter (kleiner Buchstabe) jeder Stufe auf einem Verlust von Fähigkeiten, Eigenschaften oder Merkmalen der Vorstufe (großer Buchstabe) beruht. Wenn der Organismus aus dem eingestaltigen primär-zwittrigen Zustand mit Isogameten (AA ZZ MM XX) in den Folgezustand mit Heterogameten (aa ZZ MM XX) übergeht, so bedeutet dies, daß der geschlechtlich einpolige Zustand (Gamet) bereits an bestimmte Formzustände (Sperma und Ei) gebunden worden ist, also die beiden alternativen Zustände der Gameten (σ und ρ) die Fähigkeit zum gegenseitigen Wechsel eingebüßt haben. Entsprechend unterscheiden sich alle weiteren Stufen von der je vorhergehenden durch Verlustmerkmale. Mit jedem scheinbaren Verlust geht also eine Differenzierung neuer Erscheinungsmerkmale einher. Der spezialisierte, mit phylogenetisch-neuen Merkmalen ausgestattete Zustand ist an phylogenetisch älteren Merkmalen, d. h. an „Fähigkeiten der Vorstufe“ ärmer, an „Breite des Spielraums der Reaktion“ enger. Diesem Gesetz der Gegengleichung habe ich in der „Tokontologie“ den Ausdruck eines „Individualstufengesetzes“ gegeben. Ein Vergleich mit den physikalischen Grunderscheinungen macht die Angelegenheit vielleicht noch klarer. Die Rotation eines einzelnen Körpers um seinen Rotationsmittelpunkt kann in unendlich vielen Ebenen beliebig erfolgen; kreisen gleichzeitig und in gesetzmäßiger Beziehung zueinander mehrere Körper um denselben Mittelpunkt, so kann der Einzelkörper nur noch in bestimmten Richtungen schwingen. Die einfachen Körperformen haben mehrere Symmetrie-Ebenen, die komplizierteren nur noch eine oder sie sind asymmetrisch. Die Reaktion jedes Systems wird mit zunehmender Komplikation immer eindeutiger, die Differenzierungsrichtung scheinbar determiniert. Wird diese Betrachtungsweise auf die Organismen angewendet, so muß jeder scheinbare Merkmalsverlust zu neuen „Eigenschaften“ einfach dadurch führen,

daß die kompliziertere Lagerung der Moleküle die Reaktionsweise aus einer weniger bestimmten in eine bestimmtere zwingt. Das aber ist der seitens der Systematik längst erkannte Weg der Phylogenese durch Spezialisierung.

Es erscheint mir höchst bedeutsam, daß fast alle bisher beobachteten Mutationen sogenannte Verlustmutationen sind. Solange man mit dieser Bezeichnung die Vorstellung des Verlustes von besonderen, sich positiv in Erscheinungsmerkmalen ausdrückenden Erbanlagen verknüpfte, schien die Verlustmutante sich nicht in den Rahmen der phylogenetischen Entwicklung und Differenzierung einfügen zu wollen. Man glaubte, daß die „positive“ Differenzierung nur durch Plusfaktoren oder Plusvarianten bewirkt sein könne, versuchte deshalb wohl auch, der Bezeichnung der Mutationen nach + oder —-Wert einen anderen Sinn beizulegen, um den scheinbaren Widerspruch von Verlust und Gewinn zu beseitigen. Jetzt erkennt man, daß nur die Verlustmutation den Fortschritt bringen kann oder, anders ausgedrückt, daß die Erscheinungen der Verlustmutation und der Differenzierung dasselbe sind. Es zeigt sich auch, daß Verlustmutation nicht mit der letalen Funktion der zum Leben ungeeigneten Kombinationen verwechselt werden darf. Jeder Verlust an Reaktionsfähigkeit, jede Einengung auf einen Reaktionswinkel von $(360 - x) - x_1$ Graden setzt voraus, daß der verbleibende Rest noch reaktionsfähig, d. h. noch lebensfähig bleibt. Jede Abweichung aus der Richtung der organischen Normalreaktion führt zwangsläufig zum Tode, ob er nun bereits in der Keimzelle oder zu irgend einer späteren Zeit des individuellen Lebens eintritt. Letalität ist also wohl stets nur eine Folge, niemals die Ursache des Geschehens. Es ist daher weiter sehr wohl denkbar, daß auch die Auslese im Kampfe ums Dasein weiter nichts ist als die notwendige Folge der gegengleichen Differenzierung der Materie. Daher verläuft die Phylogenese auch durchaus zwangsläufig. Jede Entwicklung muß als Synthese ihre Kehrseite aufweisen, die wir analytisch erschließen. Die außerordentliche Reichweite dieser Gegengleichungen erhellt aus ihrer denknöthigen Beziehung zum Kausalgesetz, dessen Inhalt die Einheit des Weltganzen ist.

Weiter erscheint wichtig, daß zwei benachbarte Stufen sich in der Regel nur durch ein Merkmalspaar unterscheiden, sodaß man bei Kreuzung zwischen solchen benachbarten Stufen alle übrigen Merkmale vernachlässigen darf. Kombiniert man aber entferntere Stufen miteinander, dann muß untersucht werden, inwieweit die zwischenliegenden Stufenmerkmale gleichzeitig zu berücksichtigen sind. Bei der Kreuzung einer homogametischen Pflanze mit Zwitterblüten (aa gg ss ZZ MM XX) mit einer digametischen diözischen Pflanze mit eingeschlechtlichen Blüten (aa gg ss zz mm $\frac{XX}{XY}$) ist bereits mit drei Grundfaktoren zu rechnen, die in vier verschiedenen Hauptkombinationen auftreten. Endlich ist zu berücksichtigen, daß alle Stufen

in sich homogametisch sind, mit Ausnahme der jüngsten Stufe, deren Charakteristikum die Digametie der einen Geschlechtsform ist. Da Digametie nur in Verbindung mit mehr oder weniger vollständiger Geschlechtertrennung bekannt ist, so ist sie mit dem primären Zwittertum unvereinbar. Wenn also bei digametischen Tieren oder Pflanzen Zwittertum auftritt, so ist zu vermuten, daß es sich um sekundäre Zwittererscheinungen handelt, welche dann in der Regel auch pathologischen Charakter zeigen.

Möglichkeit der Entstehung von Zwittern bei digametischen Organismen.

Wenn nun die alternativen Geschlechtsformen in Beziehung zu den sogenannten Geschlechtschromosomen oder Heterosomen stehen, also das eine Geschlecht homo- das andere heterogametisch ist mit Bezug auf die Geschlechtsform, dann erfordert das sekundäre Zwittertum die Vereinigung der beiden „geschlechtlich“-verschiedenartigen Typen von Artzellen in einem einzigen Individuum. Zwei Wege sind denkbar und beide tatsächlich nachgewiesen, die zu diesem Ziele der individuellen Vereinigung der „väterlichen“ und „mütterlichen“ Artzellen führen. Entweder geht durch einen besonderen, meist abnormen Teilungsmodus (unter Chromosomen-Elimination oder Nondisjunction) der eine Kernzustand in den anderen unvermittelt über, oder es findet eine Störung der heterosomalen Normalfunktion statt, in deren Folge ebenfalls der determinierte Zustand der Artzelle in den nicht-determinierten zwitterigen oder gar in den alternativen übergeführt wird.

Der erste Fall wird bei Organismen eintreten, deren diploide Kerne sich alternativ in der Zahl der Chromosomen, also wie $(2N + X)$ zu $(2N + 2X)$ unterscheiden. Wenn im homogametischen Geschlecht durch Nondisjunction das eine der beiden elterlichen X ganz im einen Tochterkern verbleibt, erhält der Schwesterkern nur ein väterliches oder mütterliches X und wird dadurch samt seiner ganzen Nachkommenschaft zwangsläufig zugleich alternativ-geschlechtlich. Findet eine solche schiefe Kernteilung bei der ersten und einzigen Reifeteilung diploparthenogenetischer Eier (niedere Krebse, Blattläuse u. a.) statt, so entstehen ♂-determinierte aus ♀-Eiern; erfolgt sie bei Bildung der beiden ersten Blastomeren des sich furchenden Eies, so entstehen halbseitige Zwitter; erfolgt sie später oder wiederholt, so entstehen Mosaikzwitter. Morgan und Bridges¹¹⁾ haben diesem Problem umfassende Studien gewidmet und zahlreiche Fälle solcher Art im besonderen an der Taufliège *Drosophila* analysiert. Handelt es sich um Bastarde, so findet durch diese Elimination eines ganzen vom Vater oder von der Mutter stammenden X eine Umstimmung hinsichtlich aller in diesem X-Chromosom lokalisierten Erbanlagen statt. Berühmte Beispiele letzterer Art sind auch die Eugster'schen Bienen.

Soll bei Organismen vom Kerntypus $(2N + XY) : (2N + 2X)$ das gleiche Resultat der Geschlechtsumschaltung erreicht werden, dann ist dies nur auf dem Wege einer physiologischen oder strukturellen Änderung des einen Heterosoms (X) im homo-

gametischen Geschlecht möglich. Elimination oder Nondisjunction würde aus dem Zellkern $2N + 2X$ lediglich einen solchen mit $2N + 1X$ herstellen. Derselbe wäre aber keineswegs typisch digametisch für Arten mit XY , wenn er vielleicht in Ausnahmefällen auch lebensfähig sein kann. Es steht aber der Annahme nichts im Wege, daß die Verwandlung eines X in ein Y unter besonderen Begleitumständen, sei es als Abnormität, sei es im Gefolge zyklischer Anpassungserscheinungen, ebenso leicht eintreten kann, wie die Elimination eines ganzen X aus einem $2X$ -Kern. Solcherweise erkläre ich mir auch die Entstehung des Goldschmidt'schen Zwitters 1923¹³) von *Lymantria dispar* (und zwar im Gegensatz zu der von seinem Entdecker gegebenen Interpretation). Vielleicht gehört in diese Kategorie auch Toyama's Zwitter von *Bombyx mori*⁴).

Die sekundären Zwitter dieser ersten Gruppe beruhen also auf einer Trennung des ursprünglich einheitlich determinierten Zellmaterials in die alternativen Gruppen der beiden Geschlechtskerne. Die Bezeichnung Mosaikzwitter ist daher sehr treffend und umfaßt auch als Spezialfall die lateralen Zwitter.

Zur zweiten Gruppe sekundärer Zwitter gehören nun jene, bei denen weder ein einzelnes X eliminiert, noch unmittelbar in ein Y verwandelt wird, sondern bei denen die Normalfunktion $(2n) \frac{XX}{XY}$, bzw.

$(2n) \frac{XX}{X}$, d. h. also das alternative Verhältnis der Auto- zu den

Heterosomen, gestört ist. Hier sind ebenfalls zwei Möglichkeiten vorhanden. Entweder (a) wird durch Nondisjunction, also eine abnorme schiefe Kernteilung, ein väterliches oder ein mütterliches Autosom ausgeschaltet, sodaß die Chromosomengarnitur der Folgekerne $(2n - 1) \frac{XX}{XY}$ wird. Oder (b) es findet im digametischen

Geschlecht eine physiologische Veränderung oder Störung des einen Heterosoms durch das andere statt. Letzteres können wir symbolisch durch einen Bruch ausdrücken, dessen Nenner die Ursache der Änderung oder Störung angibt $(\frac{x}{y} = \text{ein durch } Y \text{ beeinflusstes } x \text{ im}$

Kern xY , oder $\frac{y}{x} = \text{ein durch } X \text{ beeinflusstes } y \text{ im Kern } yX$). In

beiden Fällen scheint die physiologische Gesamtstörung des Kernes eine hohe Letalität der Individuen zu bewirken. Bei Nondisjunction von Autosomen scheint das Ausmaß der „geschlechtlichen“ Umstellung bzw. der Intersexualität dem funktionalen Wert des oder der eliminierten Chromosomen proportional zu sein, mit dessen Steigen gleichzeitig die Vitalität abnimmt.

Für den ersten Fall dieser zweiten Gruppe (a) hat Bridges⁹) von der Taufliede genaue zytologische Belege beigebracht, welche zum ersten Male von zytologischer Seite aus die starre Lehrmeinung

von der genetischen Bedeutung der Heterosomen als Träger von Faktoren für Männlichkeit und Weiblichkeit erschütterte.

Ob diesen Erklärungen auch die berühmten Brake'schen Intersexe (J) des Schwammspinners, deren züchterische Analyse Goldschmidt¹⁰⁾ durchgeführt hat, zugänglich sind, ist heute mangels geeigneter zytologischer Untersuchungen noch nicht zu entscheiden. Die Häufigkeit der Intersexualität bei bestimmten Kombinationen scheint mir in diesem Falle eher für den zweiten hierher gehörigen Erklärungsversuch (b) zu sprechen. Auch die Tatsache, daß bei den einen Kreuzungen nur ♀ J als Kinder, bei anderen nur ♂ J als Enkel entstehen, steht einer Deutung durch autosomale Störungen entgegen. Denn es ist nicht anzunehmen, daß letztere bald nur das genetische ♀, bald das ♂ beeinflussen. Daß auch durch die Annahme von Nondisjunction der Heterosomen die Tatsachen nicht befriedigend erklärt werden, wurde weiter oben bereits im Hinblick auf die Funktion $\frac{x}{y}$ ausgesprochen. Es bleibt demnach nur die Annahme b der physiologischen Veränderung oder Störung der allelomorphen Heterosomen im digametischen Geschlecht übrig, derzufolge die Abänderung der ursprünglichen „geschlechtlichen“ Einstellung des Individuums in dem Maße erfolgt, wie x oder y eine teilweise oder vollständige Angleichung an den anderen Partner oder eine gleichsinnig wirkende Störung erfahren.

Ein weiteres Beispiel für diesen letzteren Erklärungsversuch (b) bieten anscheinend auch die Lichtnelken-Zwitter, deren Analyse sich Shull¹⁴⁾ und die Geschwister Hertwig¹⁵⁾ unterzogen haben. Auch der Froschwinter 1922 von Witschi¹⁶⁾ dürfte dieser Erklärung zugänglich sein. Gleiches gilt für die mehrfach beobachteten Zwitter oder Intersexe bei Hühnern, Ziegen und anderen Haustieren. Weiteres Material werden wohl auch die Rebenkreuzungen liefern, unter denen sehr verschiedene Geschlechtsabstufungen bekannt sind.

Die Schwammspinner-Zwitter.

Die vorstehende Erklärung der Schwammspinner-Intersexe weicht in mehrfacher Hinsicht von derjenigen Goldschmidts¹⁰⁾ ab. Dieser nimmt bekanntlich an, daß die Intersexe auf jeder Umwandlungsstufe die ursprüngliche Chromosomenstruktur beibehalten und gelangt daher zu dem Schluß, daß die „Umwandlungsmännchen“ die weibliche Chromosomenformel $2N + XY$, die „Umwandlungsweibchen“ die männliche Chromosomenformel $2N + 2X$ beibehalten. Die Annahme einer Wirkungsumkehr der Heterosomen ergibt sich aus der weiter oben gegebenen Deutung ihres Funktionsverhältnisses zu den Autosomen. Würden die Heterosomen selbst Träger der Geschlechtlichkeit sein, dann wäre die Vorstellung berechtigt, daß sie die Wirkungssumme der Autosomen um ihre eigene Summe verändern. Wir würden dann zu Gleichungen kommen können, wie sie Goldschmidt bei Analyse seiner Intersexe entwickelt hat. Die tatsächlichen Ergebnisse der Zuchtversuche Goldschmidts und anderer Forscher

machen dann aber folgerichtig die Annahme notwendig, daß bei der Vererbung außer der Summe oder Valenz der Heterosomen ein besonderer Wert für „Weiblichkeit“ (F) eingesetzt werden muß, welcher allen Individuen derselben Rasse in gleicher Höhe zukommt, und nach der Vermutung Goldschmidts durch das Plasma des Eies rein mütterlich übertragen werden müßte, da ja das männliche Geschlecht beim Schwammspinner (XX) anders nicht in den Besitz derjenigen Eigenschaften gelangen könnte, welche sonst im Y-Chromosom lokalisiert oder durch dieselben bewirkt gedacht werden. So gelangt Goldschmidt denn auch zu sehr komplizierten Formeln zur Erklärung der Intersexualität des ♂ Geschlechtes.

Sehr viel einfacher gestalten sich diese Verhältnisse, wenn man sich, wie eingangs ausgeführt, die Wirkung der Heterosomen als funktionaler Einheit vorstellt, die als bestimmte, bei verschiedenartigen Kombinationen natürlich wechselnde Größe in Erscheinung tritt und, selbst ohne geschlechtlichen Inhalt, lediglich die Richtung der somatischen Reaktion im Hinblick auf die Alternative Mann und Weib bestimmt. Daß dabei sehr wohl die Möglichkeit bestehen bleibt, daß die Heterosomen selbst Träger somatischer Eigenschaften sind oder werden, wurde ebenfalls bereits erwähnt.

Wenden wir diese letztere Betrachtungsweise auf das Problem der Intersexualität an, dann ergibt sich die Forderung, daß bei ♀ Intersexualität des Schwammspinners das Verhältnis $X : Y$ in der Richtung $X : X$ verschoben, also der Wert $\frac{Y}{X}$ dem Wert $\frac{X}{X}$ angenähert werden muß. Ob man sich dies lediglich quantitativ oder gleichzeitig strukturell vorstellt, kommt im Effekt auf dasselbe hinaus. Umgekehrt muß bei ♂ Intersexualität das Verhältnis $X : X$ in der Richtung $Y : X$ verschoben werden, also der Wert $\frac{X}{X}$ demjenigen von $\frac{Y}{X}$ genähert werden. Die Funktion $X : X$ oder $X : Y$ steht aber nicht etwa in Beziehung zu einem Faktor für Weiblichkeit im Sinne der Gleichungen Goldschmidts, sondern zum primären zygotären Zwittertum der „Artzelle“. Jede Störung der einer Art oder Rasse zukommenden Hauptgleichung muß daher den determinierten Zustand ($X : X$ oder $X : Y$) in einen zunächst gemischten, bei zunehmender Angleichung des veränderten Wertes an den des konstanten (dominanten) allelomorphen Partners (bezw. bei zunehmender Störung im veränderten Heterosom) in den alternativen Zustand überführen. Sonach sind:

$$1) x : x = x : X = X : x = X : X = \text{♂},$$

$$2) y : x = \qquad \qquad \qquad Y : X = \text{♀},$$

$$3) y : X = \text{♀ Intersex (♀ J)}.$$

Im letzteren Falle wird aus y bei schwacher Umkehr oder Störung $\frac{Y}{X}$ mit fallendem Wert von y. Das ♀ J geht somit im Verlaufe der

Ontogenese aus dem Wert yX in $\frac{y}{x}X$ über, wenn das X einer „dominanten“ Rasse angehört. Im Bruch $\frac{y}{x}$ gibt der Nenner die Störungs- oder Änderungsursache an. Bei vollkommener Geschlechts-umkehr, wie sie Goldschmidt annimmt, müßte der Wert sogar $\bar{x}X$ oder $\bar{X}X$ werden können. Es ist aber wichtig, daß mit fallendem Wert von y Fruchtbarkeit und Lebensfähigkeit abnehmen, sodaß die Individuen $\bar{x}X$ und $\bar{X}X$ wahrscheinlich letal sind. Hierauf komme ich in folgendem eingehend zurück.

4) Irgend eine Beeinflussung des ♂ Geschlechts im Sinne der Umkehr zum ♀ ist bei dieser Sachlage, wenn die Mutter einer reinen Rasse angehört, ganz ausgeschlossen und tritt tatsächlich, wie Goldschmidt überzeugend dargetan hat, auch nicht ein. Die einzigen Ausnahmen, auf die ich aufmerksam wurde, sind Goldschmidts Zuchten:

V	a	44	Fuk × Hok	=	♀	37	: ♂	J	18	: ♂	1
M	8,	13	Fuk (Tok?) × Hok			177			82		
V	A	20	Kyoto × Schneid			25			1		33
V	A	37	Kum × Hok			23			2		32
M	45,	16	Tok × Hok			33			1		9
M	46,	16	Tok × Hok			20			1		21
M	68,	18	Tok × Hok			105			2		73
Dh	1912		Jap Y × Rheinl.			51			1		39

Da sonst die ♂ J immer nur auftreten, wenn die Mutter ein Bastard Yx ist, so liegt die Vermutung nahe, daß solches auch für die vorliegenden Fälle zutrifft, also ein Versehen des Versuchsanstellers vorliegt, was bei der ungeheuren Zahl der Zuchten der Wertschätzung der wissenschaftlichen Gründlichkeit der Arbeit keinen Abbruch tun kann.

Der Y -Wert kann auf die ♂ Zelle xx nur Einfluß gewinnen, wenn ein ♀ Yx aus der Kreuzung ♀ $(YX) \times$ ♂ (xx) oder in komplizierterer Weise entsteht. Goldschmidt hält es für möglich, daß der Weiblichkeitsfaktor (F) im Verlaufe der Eientwicklung im Yx -Weibchen das schwache x derart beeinflußt, daß nach Befruchtung der x -Eier durch ein schwaches ♂ x weibliche Intersexualität beim ♂ (♂ J) in Erscheinung tritt. Die Beeinflussung des x im Yx -♀ nehme auch ich an. Ich stelle mir aber vor, daß ganz entsprechend der Umwandlung des y im yX -♀ in $\frac{y}{x}$ oder \bar{x} oder \bar{X} , die sich bekanntlich während der Ontogenese phänotypisch manifestiert, im Ovarium des Yx -♀ das x je nach der Stärke des Y -Einflusses ganz oder teilweise in $\frac{x}{y}$, \bar{y} oder \bar{Y} übergeht. Es ist sonach selbstverständlich, daß ein ♀ Yx mit Eiern $Y\frac{x}{y}$ außer ♀ auch ♂ J hervor-

bringt. Sind neben \bar{Y}^x auch noch Y_x -Eier vorhanden, so können natürlich auch noch normale σ auftreten, während andererseits angenommen werden darf, daß die haploiden Eier \bar{y} oder \bar{Y} nicht lebensfähig sind oder diese veränderten X-Chromosome in die Richtungskörper gelangen.

Trifft die hier gegebene Erklärung der σ J und φ J zu, dann ist nicht nur die Getrenntgeschlechtlichkeit, sondern auch die Intersexualität dem sogenannten „Geschlechtschromosomen-Mechanismus“, d. h. der Funktion der Heterosomen untergeordnet. Die Anwendung der Goldschmidt'schen Formeln erscheint entbehrlich. Zugleich ist aber auch wahrscheinlich gemacht, daß die Gesamterscheinung der Intersexualität eine physiologische Angelegenheit ist, bei welcher die ontogenetische hormonale Beeinflussung des Phänotypus identisch ist mit der genetisch-funktionalen Wechselwirkung zwischen Hetero- und Autosomen.

Würden nun Umkehrmännchen und Umkehrweibchen lebensfähig und zugleich fruchtbar sein, dann müßte ihre Chromosomenformel durch Erbanalyse nachzuweisen sein. Sind sie genetisch, d. h. in der Funktion der Heterosomen verändert und haben sie die Formel des alternativen Geschlechts erhalten, dann würden wir in denjenigen Zuchten, in denen nur eine Geschlechtsform auftritt, mutmaßlich also alle Individuen des anderen Geschlechts in das vorhandene umgewandelt worden wären, vergeblich nach Hinweisen auf eine verschiedenartige Anlage der echten und der Umkehr-Männchen oder Weibchen suchen. Aber auch in dem Falle der letalen Beschaffenheit der \bar{x} oder \bar{y} -Individuen müßten in diesen Zuchten alle fruchtbaren σ und φ einheitlichen genetischen Zustand aufweisen.

Nach Goldschmidts Anschauung soll das Umwandlungsweibchen (φ U) die Formel $2N + 2X$, das Umwandlungsmännchen (σ U) die Formel $2N + XY$ behalten haben. Er folgert deshalb weiter mit Recht, daß bei Kreuzungen mit Material eingeschlechtlicher Nachkommenschaft je zwei Möglichkeiten zu berücksichtigen seien, nämlich die Kombination mit den echten und mit den Umwandlungsformen der beiden Geschlechter. Wir erhalten dann, zunächst noch ohne Rücksicht auf verschiedene Valenzwerte, folgende 4 Gegengleichungen:

1. echtes φ mit σ einer Zucht von a) $\frac{1}{2} \sigma$ und b) $\frac{1}{2} \sigma$ U =
 - a) $\frac{\varphi (yx) \times \sigma (xx) =}{2 yx = \varphi, 2 xx = \sigma, \text{ d. h. } 1 \varphi : 1 \sigma,$
 - b) $\frac{\varphi (yx) \times \varphi U (= \sigma \text{ nach Goldschmidt } yx) =}{2 yx = \varphi, 1 yy = \text{letal}, 1 xx = \sigma, \text{ d. h. } 2 \varphi : 1 \sigma:$
2. echtes σ mit φ einer Zucht von a) $\frac{1}{2} \varphi$ und b) $\frac{1}{2} \varphi$ U =
 - a) $\frac{\varphi (yx) \times \sigma (xx) =}{2 yx = \varphi, 2 xx = \sigma, \text{ d. h. } 1 \varphi : 1 \sigma,$

$$b) \frac{\sigma U (= \text{♀ nach Goldschmidt } xx) \times \sigma (xx)}{\text{nur } xx-\sigma.}$$

Man erkennt aus dieser Gegenüberstellung, daß die Einzelzuchten die fraglichen alternativen Verhältniszahlen der Geschlechter ergeben müßten, wenn wirklich die echten und die Umwandlungsmännchen bezw. -weibchen je verschiedene Chromosomenformel besitzen würden. Goldschmidt legt deshalb auch größten Wert auf die genetische Analyse dieser Zuchten.

Zunächst muß es auffallen, daß Fruchtbarkeit und Lebensenergie der J-Formen nach Goldschmidt im umgekehrten Verhältnis zur Stärke der Intersexualität stehen, daß also die stärker intersexuellen Formen unfruchtbar sind und die höchste Sterblichkeitsziffer zeigen. Wir erhalten also eine gleichmäßig fallende Kurve, in der wir keinerlei Anzeichen dafür vorfinden, daß am Ende der „Geschlechtsstörung“ etwa das alternative Geschlecht mit normalen Lebensfunktionen und normaler Fruchtbarkeit entstehen könnte. Denn die vorliegenden Zuchten würden, im Sinne Goldschmidts geordnet, ein plötzliches steiles Aufsteigen der J-Kurve fordern, wofür die Begründung, wie gesagt, fehlt. Wenn dagegen die

Verwandlung der $\frac{x}{y}$ - und $\frac{y}{x}$ -Werte in \bar{y} bzw. \bar{x} tödlich wirkt, so schalten mit Erreichung dieser Zustände die J- und U-Formen aus, damit aber gleichzeitig auch das betreffende alternative Geschlecht; die Nachkommenschaft wird rein ♀ oder rein ♂, eine Auffassung, der die vorliegenden Tatsachen entgegen Goldschmidt entsprechen.

Es ist weiter zu prüfen, ob in der Nachkommenschaft von Zuchten, deren ♂ oder ♀ aus nur-♂- oder nur-♀-Zuchten stammen, also der Goldschmidt'schen Theorie entsprechend außer echten auch Umkehr-♂ bzw. -♀ enthalten sollten, etwa Anzeichen zu finden sind, welche auf das Vorhandensein genetisch verschiedener ♂ oder ♀ schließen lassen.

1. Das erste Beispiel Goldschmidts betrifft Rückkreuzung von Umwandlungs-♂ (♂ U) mit dem ♀ einer schwachen Rasse, also ♀ (yx) × a) ♂ (xX) oder b) ♀ J = ♂ U (nach Goldschmidt yX). Die möglichen Kombinationen sind:

$$a) \frac{\text{♀ (yx)} \times \text{♂ (xX)} =}{1 \text{ yx} = \text{♀}, 1 \text{ yX} = \text{♀ J} (= \text{♂ U}), 1 \text{ xx} = \text{♂}, 1 \text{ xX} = \text{♂}, \text{ d. h. } 3 \text{ ♂} : 1 \text{ ♀},$$

$$b) \frac{\text{♀ (yx)} \times \text{♂ U (nach Goldschmidt yX)} =}{1 \text{ yy} = \text{letal}, 1 \text{ yX} = \text{♀ J} (= \text{♂ U}), 1 \text{ xy} = \text{♀}, 1 \text{ xX} = \text{♂}, \text{ d. h. } 2 \text{ ♂} : 1 \text{ ♀}.$$

Zieht man in Betracht, daß die Intersexe nach Goldschmidt eine um 50% schwankende höhere Sterblichkeit zeigen als die normalen Geschwister, im vorliegenden Falle aber sogar lebensunfähig sein sollten, so verändern sich die vorstehenden Verhältniszahlen zu a) in 2 (—2,5) ♂ : 1 ♀, zu b) in 1 (—1,5) ♂ : 1 ♀.

Die erste der von Goldschmidt zusammengestellten Zuchtreihe (Untersuchungen über Intersexualität — U. ü. J. — I Seite 48) umfaßt 465 ♂ : 199 ♀, d. s. 2,34 ♂ : 1 ♀, also genähert der Mittelwert für die Kombination a).

Die zweite Zuchtreihe bespricht Goldschmidt UüJ III Seite 110. Hier stehen 2377 ♂ : 1269 ♀, d. s. 1,87 ♂ : 1 ♀, also auch hier weit mehr ♂ als ♀ und deutlich mehr als das Mittel von $b = 1 (-1,5) : 1$, jedoch nicht ganz der Minimalwert für Fall a.

Wichtiger noch als das absolute Zahlenverhältnis der Geschlechter erscheint mir, in Übereinstimmung mit Goldschmidt, die Frage, ob sich die Einzelzuchten zu einer eingipfligen oder zu einer zweigipfligen Häufigkeitskurve ordnen. Goldschmidt vertritt den Standpunkt, daß seine Zuchten um die von ihm erwarteten Mittelwerte 3 : 1 und 2 : 1 schwanken, er gibt hierzu auch in Figur 1 UüJ III ein Kurvenbild, das hier zum Vergleich reproduziert ist (Figur 1, gestrichelt).

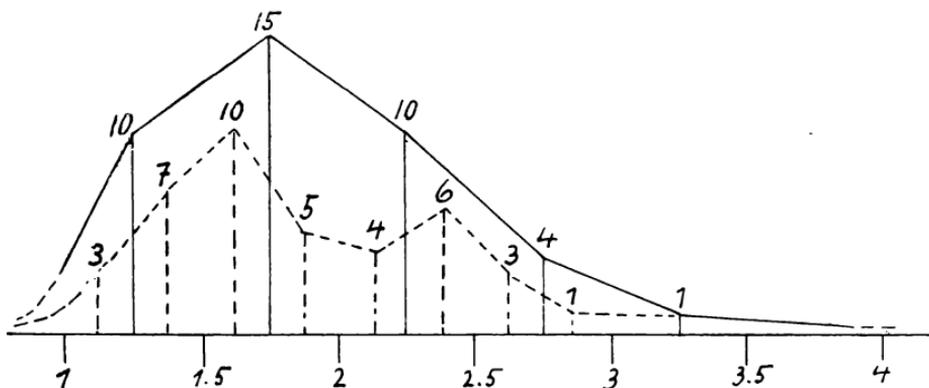


Fig. 1.

Figur 1. Häufigkeitskurve der Einzelzuchten zum Beispiel 1 (1), geordnet nach dem Mehrwert für ♂ im Vergleich zu ♀. Linie ----- mit Intervallen von 1/4 Graden, Linie ——— mit Intervallen von 1/2 Graden. Die -----Kurve entspricht derjenigen Goldschmidts nach Vornahme einer kleinen Korrektur in Abschnitt 2–3. Der Sattel der Kurve ----- zwischen 1,5 und 2,5 ist eine Folge der geringen Zahl der Zuchten, welche die Anwendung größerer Abszissen-Abschnitte verlangen. Kurvengipfel um 1,75 ♂ : 1 ♀.

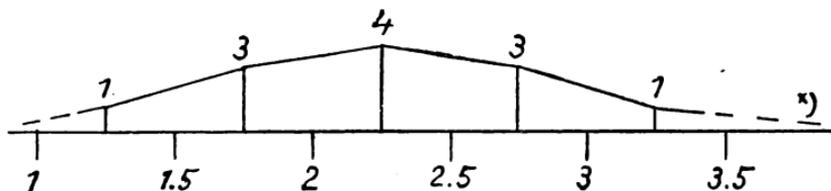


Fig. 2.

Figur 2. Häufigkeitskurve der Einzelzuchten zum Beispiel 1 (2), geordnet nach dem Mehrwert für ♂ im Vergleich zu ♀. ¹⁰⁾ Goldschmidt teilt noch zwei Zuchten mit den Verhältniszahlen 7,6 ♂ : 1 ♀ und 8 ♂ : 1 ♀ mit, welche in der Kurve nicht berücksichtigt sind. Kurvengipfel um 2,25 ♂ : 1 ♀.

Ordnen wir nun abweichend von Goldschmidt die Häufigkeitswerte nicht nach Viertel-, sondern nach Halbwerten von 1, so erhalten wir die Kurve Figur 1 (ausgezogen), welche unzweifelhaft eingipflig ist und deren Gipfel etwas vor dem Zahlenwert 2 liegt. Der zweite Kurvengipfel der Figur 1 (gestrichelt) ist vollständig verschwunden. Die Kurve der ersten Versuchsreihe Goldschmidts (U ü J I Seite 48) ist ebenfalls eingipflig, ihr Höhepunkt liegt zwischen 2 und 2,5. Auch hier besteht keine Andeutung einer Mischung zwischen den Verhältnissen 3 : 1 und 2 : 1 (Fig. 2).

Für die Kombination b) besteht also keinerlei Möglichkeit der Ableitung aus den vorliegenden Zuchten.

2. Das zweite Beispiel Goldschmidts betrifft Rückkreuzung von Umwandlungs-♂ (♂ U) mit den ♀ einer starken Rasse, also ♀ (YX) × a) ♂ (xX) oder b) ♀ J = ♂ U (nach Goldschmidt yX). Die möglichen Kombinationen sind:

- a) $\frac{\text{♀ (YX)} \times \text{♂ (xX)} =}{1 \text{ Yx} = \text{♀}, 1 \text{ YX} = \text{♀}, 1 \text{ XX} = \text{♂}, 1 \text{ Xx} = \text{♂}, \text{d.h. } 1 \text{ ♂} : 1 \text{ ♀}}$
- b) $\frac{\text{♀ (YX)} \times \text{♂ U (nach Goldschmidt yX)} =}{\text{Yy} = \text{letal}, 1 \text{ YX} = \text{♀}, 1 \text{ XX} = \text{♂}, 1 \text{ Xy} = \text{♂ U (letzteres versehentlich von Goldschmidt nicht mit in Rechnung gesetzt); folglich unter Berücksichtigung der erhöhten Sterblichkeit der } \text{♂ U} = 1-1,5 \text{ ♂} : 1 \text{ ♀}}$

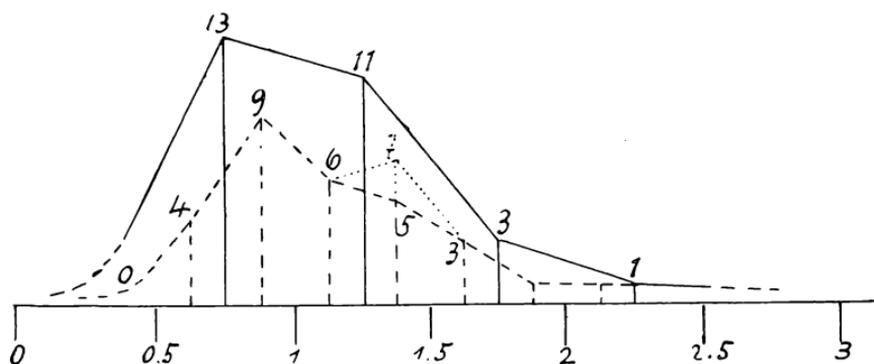


Fig. 3.

Figur 3. Häufigkeitskurve der Einzelzuchten zum Beispiel 2. Goldschmidts Kurve ----- ist auch hier berichtigt auf Grund der Goldschmidtschen Zahlen (die 2. Kurvenspitze — Linie — zwischen 1,25 und 1,5 beruht auf einem Irrtum). Kurvengipfel von 1 ♀ : 1 ♂.

Die Zuchten (U ü J III Seite 116) ergaben 1423 ♀ : 1379 ♂, also genähert das Verhältnis 1 : 1, kein Überschuß von ♂, kein Hinweis auf Fall b). Die zugehörige Kurve (Fig. 3), ist eingipflig mit dem Schwergewicht um 1 : 1.

3. Das dritte Beispiel Goldschmidts zeigt folgende Erbkombination: F 2 aus (stark × schwach) als ♀ mit (schwach × stark) als ♂, d. h. ♀ (Yx) × ♂ (xX). Als Y und X dienen starke Japaner, als x schwache Japaner (Hokkaido) oder Europäer (Berlin).

Zu erwarten sind:

a) ♀ Yx (mit Gameten Y und x oder Y und $\frac{x}{y}$) \times ♂ normal (xX) =

$2 Yx = \text{♀}, 2 YX = \text{♀}, 1 xX = \text{♂}, 1 xx = \text{♂}, 1 \frac{x}{y} = \text{♂ J},$

$1 \frac{x}{y}X = \text{♂ J}$, d. h. $4 \text{♀} : 2 \text{♂} : 2 \text{♂ J}$; mit steigender Sterbeziffer für ♂ J verschiebt sich das Verhältnis zu Ungunsten der ♂ bis auf etwa $2 \text{♀} : 1 \text{♂} : \frac{1}{2} \text{♂ J}$.

b) ♀ Yx (mit Gameten Y und x oder Y und $\frac{x}{y}$) \times ♂ U (nach Goldschmidt yX) =

$2 Yy = \text{letal}, 2 YX = \text{♀}, 1 xy = \text{♀}, 1 \frac{x}{y}y = \text{♀}, (\text{wohlletal}),$

$1 xX = \text{♂}, 1 \frac{x}{y}X = \text{♂ J}$, d. h. $3-4 \text{♀} : 1 \text{♂} : 1 \text{♂ J}$ (bzw. $3-4 \text{♀} : 1 \text{♂} : \frac{1}{2} \text{♂ J}$).

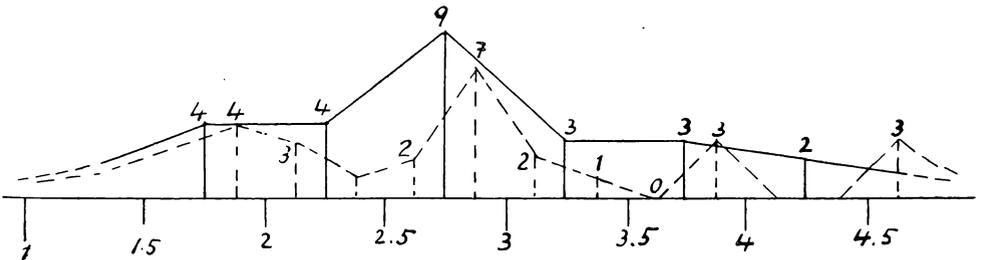


Fig. 4.

Figur 4: Häufigkeitskurve der Einzelzuchten zum Beispiel 3/1. Die ----- Kurve entspricht derjenigen Goldschmidts, zeigt im Einzelnen jedoch Unterschiede. Das starke Schwanken dieser Kurve ist auch hier eine Folge zu kleiner Zahlen; der scheinbare Zerfall der Kurve in mehrere isolierte Gipfel ist bei Verwendung großer Abszissen-Intervalle (Kurve —) vollständig ausgeglichen. Kurvengipfel um $2,75 \text{♀} : 1 \text{♂}$.

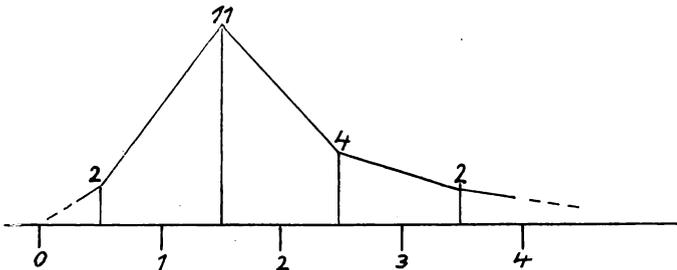


Fig. 5.

Figur 5: Häufigkeitskurve der Einzelzuchten zum Beispiel 3/2. Die Kurve zeigt die Zahlen Goldschmidts unverändert. Kurvengipfel um $1,5 \text{♀} : 1 \text{♂}$.

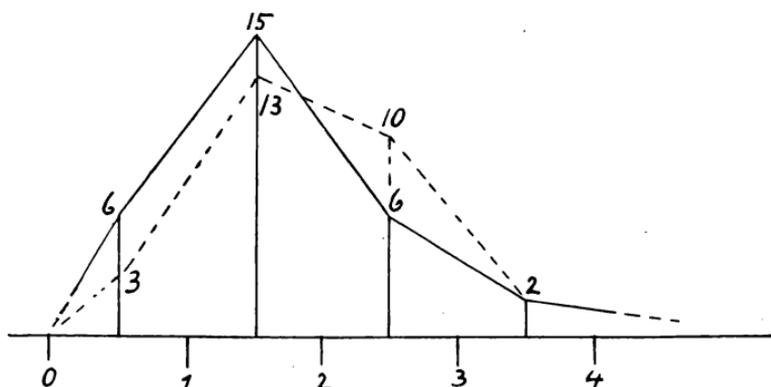


Fig. 6.

Figur 6. Häufigkeitskurve der Einzelzuchten zum Beispiel 3,3. Die Kurve gibt mit -----Linie, die empirischen Zahlen Goldschmidts nach Zuteilung der ♂ J zu den ♂, mit Linie ——— die nach Berücksichtigung der Sterbeziffer für ♂ J berichtigten Zahlen. Kurvengipfel in beiden Fällen um 1,5 ♀ : 1 ♂.

Goldschmidt bespricht seine Zuchten zum vorliegenden dritten Beispiel als 3. und 4. Versuch in UüJ III Seite 116/122 und verteilt sie auf 3 Gruppen:

1. (Ogi × Hok) × (Hok × Gif) = 1153 ♀ : 424 ♂
2. (Ogi oder Gif × Berl) × (Hok × Ogi oder Ao) 429 ♀ : 237 ♂
3. (Ogi oder Gif × Berl) × (Hok × Ogi oder Ao) 834 ♀ : 436 ♂ : 99 ♂ J

Zusammen: 2416 ♀ : 1097 ♂ : 99 ♂ J.

Nach der Erwartung Goldschmidts (UüJ) sollten in jeder Zuchtgruppe sowohl die Verhältniszahlen 2 ♀ : 1 ♂ wie 3 ♀ : 1 ♂ erscheinen. Nach unserer Berechnung müssen aber unter dem Einfluß der F 1-Mutter Yx umsomehr ♂ und ♂ J auftreten, je stärker das x dieser Mutter im Sinne von Y gestört oder umgewandelt worden ist. Wir erhalten folglich nur bei den Kombinationen nach a) das Normalverhältnis 2 ♀ : 2 ♂ oder 2 ♀ : 1 ♂ : 1 ♂ J, das infolge erhöhter Sterblichkeit der ♂ J jedenfalls wesentlich zugunsten der ♀ verschoben sein dürfte (siehe oben). Bei den Kombinationen, in denen ein ♂ U (nach Goldschmidt yX) als Vater auftritt, sind die ♂ den ♀ noch mehr unterlegen; auch ist zu beachten, daß entgegen Goldschmidt bei Kombination mit ♂ U ebensogut ♂ J auftreten können wie bei den Kombinationen mit normalen ♂.

Die vorliegenden Zuchtergebnisse zeigen nun etwa den nach a) zu erwartenden Überschuß an ♀; das Gesamtverhältnis 2,21 ♀ : 1 ♂ : 0,09 ♂ J entspricht der Erwartung nach a) 2 : 1 : 1/2 weitgehend, wenn eine hohe Sterblichkeit der ♂ J in Rechnung gesetzt werden darf. Auch die Häufigkeitskurven der Einzelzuchten dieser Versuchreihe gibt dasselbe Bild: für Zuchtreihe 1 liegt der Gipfelpunkt der Kurve bei 2,75 ♀ : 1 ♂, für die Einzelzuchten 2 und 3 einheitlich um 1,5 ♀ : 1 ♂ (Fig. 4—6). Es ergibt sich daraus zwar, daß die Zucht 1 einerseits, die Zuchten 2 und 3 andererseits mit genetisch verschiedenem

Ausgangsmaterial*) durchgeführt sind, daß andererseits die beiden Kurven der Zuchten 2 und 3 entgegen der Auffassung von Goldschmidt vollständig identisch sind, sobald man die ♂ J der Zucht 3 als genetische ♂ diesen zuzählt und ihre Sterblichkeitsziffer mit etwa 50⁰/₀ in Rechnung setzt. Daß Goldschmidt die ♂ J den genetischen Weibchen zurechnet, erscheint mir nicht berechtigt.

4. Diese 3 vorbesprochenen Beispielsgruppen werden nun noch ergänzt durch Rückkreuzungen und F 2 aus Zuchten, deren Mutter ein Bastard starker oder mittelstarker Japaner mit Hokkaido (Fu oder Tok × Hok) ist und welche außer ♀ in der Regel keine oder nur einen kleinen Bruchteil ♂, keine ♂ J ergeben haben. Wenn, meiner Annahme entsprechend, die Mutter Yx hauptsächlich oder ausschließlich Eier der Formel $\bar{Y}\bar{x}$ oder $\bar{Y}\bar{Y}$ liefert, so erklärt sich das Überwiegen der ♀ nach dem weiter oben Gesagten (letale \bar{y} und \bar{Y} -Gameien) zwanglos. Wäre aber die chromosomale Struktur ihrer Eier Yx geblieben, dann müßten bei Kreuzung mit ♂ xx oder xX regelmäßig und in normaler Anzahl neben ♀ auch ♂ erscheinen. Die hier gebrauchte Schreibweise macht diese Fälle ohne weiteres verständlich.

Zusammenfassend wiederhole ich, daß alle bisherigen Versuche, fruchtbare ♂ U oder ♀ U auf Grund der Annahme Erhaltenbleiben der genetischen Ausgangsformel nachzuweisen, fehlgeschlagen sind, daß das umfangreiche Material der Zuchten Goldschmidts und anderer Forscher vielmehr nur unter der Voraussetzung alternativer Erbformeln für Männchen und Weibchen zu analysieren ist. Dagegen erscheint die Umwandlung des einen Phaenotypus in den anderen auf dem Wege über das Zwittertum als der sichtbare Ausdruck für physiologische Funktionsänderungen zwischen den Heterosomen des digametischen Geschlechts vom Typus $\frac{xy}{xx}$. Daß tatsächlich der schwache Partner

durch den starken in Richtung auf letzteren verändert wird, ergibt sich eindeutig aus dem Auftreten von Mischformen in F2 aus Kreuzungen schwacher ♂ xx mit starken ♀ XY. Denn dies wäre nicht verständlich, wenn das F1-♀ xY nur Eier xY produzieren würde, während es sofort eintreten muß, sobald unter dem Einfluß des starken Y das schwache x im Sinne von $\frac{x}{y}$ verändert wird, da hierdurch auch die ♂ determinierten Eier einen weiblichen Einschlag erhalten. Daß letzteres durch das Eiplasma

*) Der Überschuß an ♀ wird bei der Annahme verständlich, daß in der Zuchtreihe 1 weniger als 50⁰/₀, in den beiden Zuchtreihen 2 und 3 umgekehrt mehr als 50⁰/₀ normale x-Eier (im Gegensatz zu $\frac{x}{y}$ -Eiern) zur Befruchtung gelangt sind.

bewirkt werde, wie es Goldschmidt vermutet, erscheint wenig begründet, da im entgegengesetzten Fall das ♀ J. mehr unter dem chromosomalen Einfluß des X im Xy-Ei entstehen kann.

Die Übertragung solcher Anschauungen auf den Typus $\frac{x}{xx}$ stößt auf Schwierigkeiten, da die Zustände x und xx durch Nondisjunction und Elimination zwar ineinander übergeführt werden können, dieser Wechsel aber keine Stufenreihe verschiedener Zwischenwerte gestattet, wie sie die Funktion $\frac{xy}{xx}$ auszeichnen. Plötzlichen Übergang von xx in xy oder umgekehrt halten wir allerdings in Analogie zum Wechsel von xx in x, wie bereits weiter vorn erörtert, ebenfalls für möglich, statt Nondisjunction oder Elimination müßte dann aber eine plötzliche Strukturänderung der fraglichen Chromosomen angenommen werden. Demgemäß werden wir wohl beim $\frac{x}{xx}$ -Typ neben den getrenntgeschlechtlichen Individuen nur Mosaik- oder Lateralzwitter, beim $\frac{xy}{xx}$ -Typ außerdem die physiologischen Störungszwitter (Intersexe) erwarten. Während aber erstere beliebig auftreten können, ohne Rücksicht auf voraufgehende Bastardierung, sind letztere Folgeerscheinungen bestimmter Kreuzungen zwischen Rassen mit typisch verschiedenen Funktionswerten von $\frac{xy}{xx}$.

Der Unterschied dieser Funktionswerte ist beim Schwammspinner ein Maßstab für die relative Verwandtschaft der gekreuzten Rassen. Es erscheint sehr wohl möglich, daß auch bei anderen digametischen Organismen das Auftreten von Störungszwittern mit ähnlichen Unterschieden in den genannten Funktionswerten zusammenhängt.

Die große Sterblichkeit der Störungszwitter hängt beim Schwammspinner als einem digametischen und folglich normal-getrenntgeschlechtlichen Organismus mit der Digametie zusammen, weil durch Veränderung der Funktion $\frac{xy}{xx}$ die Reaktionsnorm der Art oder Rasse verschoben ist und solches in Minderung der Fruchtbarkeit und Lebensenergie zum Ausdruck kommt. Die Verhältnisse können wohl nur dort anders liegen, wo die Digametie phylogenetisch noch sehr jung ist und folglich die Reaktionsnorm der Art $\frac{xy}{xx}$ noch sehr nahe

bei $\frac{xx}{xx}$ liegt. Letzteres bedeutet den zwitterigen Zustand oder bei Getrenntgeschlechtlichkeit die epigame Differenzierung der alternativen Elternform. Günstige Möglichkeiten solcher Art bestehen vielleicht bei Versuchen mit getrenntgeschlechtlichen Tieren aus normalzwitterigen Verwandtschaftsgruppen, also beispielsweise bei

Kreuzungen zwischen getrennt-geschlechtlichen und zwittrigen Würmern und Weichtieren. Solche Versuche sind aber m. W. bisher nicht angestellt worden.

Die Froschzwitter.

Ob die in neuerer Zeit viel besprochenen, von R. Hertwig¹⁷⁾ inaugurierten Froschkreuzungen hierher zu zählen sind, ist wohl noch ungewiß, nachdem Witschi¹⁶⁾ es durch seine Kreuzung mit einem echten Mischzwitter-1922 wahrscheinlich gemacht hat, daß das ♂ der Davoser Rasse digametisch ist.

Bei Niederschrift der „Tokontologie“ glaubte ich die wunderbaren Erfolge von Harms¹⁸⁾ bei Umwandlung von Krötenmännchen in Weibchen noch im Sinne einer homogametischen Beschaffenheit seiner Versuchstiere deuten zu müssen. Dieser Schluß ist indessen nicht zwingend. Wenn die neueren zytologischen Befunde bei Frosch und Kröte Schwankungen in der Chromosomenzahl aufweisen, so liegt auch darin kein Gegenbeweis gegen die Digametrie dieser Tiere, welche bekanntlich beim XY-Typ strukturell garnicht in Erscheinung zu treten braucht. Da überdies, wie wir eingangs darlegten, die vermeintliche Geschlechtsumwandlung zunächst nur eine solche der Gestalt ist und unsere vorliegenden Ausführungen die Möglichkeit eines Dominanzwechsels auch bei der Funktion $\frac{XX}{XY}$ wahrscheinlich gemacht haben, sind die Gegensätze zwischen der physiologischen und chromosomalen Umstimmung des „Geschlechts“ hinweggeräumt.

Es dürfte daher zu untersuchen sein, ob aus dem Nachweis Witschis von der ♂-Digametrie der Davoser Grasfrösche nicht auf eine allgemeine Digametrie der Anurenmännchen geschlossen werden muß, da ja die Anuren durchweg normal getrennt-geschlechtliche Tiere mit wohlausgeprägtem Dimorphismus zwischen ♂ und ♀ sind. Daß die Kreuzungsversuche mit normalen Elternformen bisher keine sicheren Anhaltspunkte für eine allgemeine ♂-Digametrie erbracht haben, liegt m. E. daran, daß man das Auftreten von Juvenilzwittern verwechselt hat mit dem Auftreten echter Zwitter. Die jugendliche Intersexualität beruht doch in Wahrheit lediglich auf einer verzögerten Differenzierung der alternativen Geschlechtsform. Diese Differenzierungsgeschwindigkeit ist durch Reifungsfaktoren bedingt, die wie die sonstigen Reaktionsweisen der Art und Rasse der Erbspaltung unterliegen. Wenn man spät- und frühreifende Rassen kreuzt, so erhält man Heterozygoten, deren Phänotypus von der Dominanzregel bestimmt wird. Somit hat das juvenile Zwittertum mit unserer Frage der Intersexualität nur insoweit zu tun, als wir auch hier die Erscheinung des Dominanzwechsels beobachten können.

Anders bei den Kreuzungen Witschis mit seinem Zwitter 1922. Dieses Tier wird von Witschi, m. E. mit Recht, als echter Zwitter aufgefaßt und mit den ♂ J des Schwammspinners verglichen. Vielleicht ist auch dieser Zwitter-Frosch das Kreuzungsprodukt

zwischen Froschrassen mit Unterschieden im Funktionswert $\frac{XX}{XY}$. Also angenommen, es gibt sogenannte starke und schwache Lokalrassen des Grasfrosches und die Davoser-Rasse sei eine starke — in der Ausdrucksweise Witschis „differenziert“ —; die Freiburger Rasse, welcher der Froschzwitter entstammt, eine schwache oder „undifferenzierte“ Rasse; der Zwitter ein Bastardzwitter zwischen ♀-stark \times ♂-schwach, dann könnte er bei ♂ Digametie die Formel $X\frac{Y}{X}$ haben. Dem Ergebnis der Zuchten würde auch die alternative Formel $X\frac{X}{Y}$ entsprechen, wir müßten den Zwitter dann aber in Analogie zu früher gesagtem als F2 auffassen. Die starke Davoser Rasse ist frühreifend, das starke X also wohl zugleich Frühreife bewirkend, während das schwache x vom Vater des Zwitters die Spätreife der schwachen Freiburger Rasse rezessiv übertragen würde. Der Zwitter war als ♂ und ♀ fruchtbar, Witschi konnte ihn mit Erfolg sowohl selbstbefruchten, wie ihn wechselseitig als ♂ und ♀ zu Kreuzungen benutzen. Es entstanden bei

a) Davos ♀ (XX) \times Zwitter als ♂ ($X\frac{Y}{X}$) = 182 ♀ : 0 ♂,

b) Zwitter als ♀ ($X\frac{Y}{X}$) \times Davos ♂ (XY) = 132 ♀ : 135 ♂,

c) Zwitter geselbstet = ($X\frac{Y}{X}$)² = 45 ♀ : 1 Zwitter.

Zur Beurteilung der Sachlage ist wichtig, daß ♀-Davos \times ♂-Davos außer einem lateralen Zwitter 128 ♀ : 127 ♂, ♀-Freiburg \times ♂-Freiburg dagegen 83 ♀ : 17 Zwittern lieferte. Wenn nun frühreifend als stark (X) über spätreifend als schwach (x) dominiert, erhält man Bastarde von der Formel Xx und Xy, die phänotypisch frühreifend sind, aber in früh- und spätreifende aufspalten müssen.

Für die obige Selbstung des Zwitters (Versuch c) ist die hohe Sterblichkeit von 91% im Gegensatz zu 7% der Normalzuchten auffällig. Das deutet auf Letal-Funktionen im haploiden Geschlechtskern hin. Der Zwitter $X\frac{Y}{X}$ kann X- und $\frac{Y}{X}$ -Gameten erzeugen. Wenn letztere letal sind, muß er als Selbstzwitter und als Vater lauter ♀, als Mutter Nachkommen beiderlei Geschlechts haben. Die oben unter a) bis c) mitgeteilten Zuchtergebnisse scheinen dem zu entsprechen, doch ist vorauszusetzen, daß die Differenzierung der Geschlechter bereits beendet war und eine nachträgliche Umwandlung von ♀ in ♂ ausgeschlossen erscheinen darf. Die Annahme homo-zygotischer Beschaffenheit der Frösche, auch des Zwitters (XX oder xx), könnte die alternativen Resultate der Zuchten a) und b) nicht erklären, Heterozygotie (Xy) des Zwitters, Homozygotie (XX) normaler Tiere würde bei b) versagen. Es wird sehr belangreich sein zu erfahren, wie sich die künstlich feminierten Kröten von Harms¹⁸⁾ verhalten werden.

Die Lichtnelkenzwitter.

Einer Deutung als Bastarde zwischen Rassen mit verschiedener Funktionsgröße $\frac{XX}{XY}$ sind nun ferner die Gelegenheitszwitter der Lichtnelke *Melandryum rubrum* zugänglich.

Das gelegentliche Auftreten von Zwitterpflanzen unter normal getrennt-geschlechtlichen Lichtnelken der genannten Art haben bekanntlich Shull¹⁴⁾ und die Geschwister Hertwig¹⁵⁾ zur Erbanalyse der Zwitter benutzt. Sie gelangten zu der Auffassung, daß die Zwitter das Produkt von Mutationen sein könnten, wenn der mutierte Faktor eine Valenzänderung der Faktoren für Männlichkeit oder Weiblichkeit betreffe. Diese Deutung liegt bereits in Richtung des hier zu gebenden Erklärungsversuchs, ohne daß jedoch m. W. die Nutzenanwendung der bei den Schwammspinnerkreuzungen erzielten Erfahrungen auf den Lichtnelkenfall gemacht worden ist.

Wenn wir daran festhalten, daß *Melandryum rubrum* und auch *album* normal getrennt-geschlechtlich und vielleicht auch ♂-digametisch sind, dann würden diese beiden *Melandryum*-Arten der letzten Stufe der pflanzlichen Geschlechtsformen (s. oben) angehören. Wenn die Gelegenheitszwitter von *Melandryum rubrum* keine Mutanten, sondern das Kreuzungsprodukt zwischen starken und schwachen Normalrassen dieser Art sein würden, dann könnten sie der Formel $X\frac{Y}{x}$ oder $X\frac{x}{y}$ entsprechen, m. a. W. Kombinationsformen darstellen.

Nach der Schreibweise der Hertwigs sollen ihre Bastarde die Formel $F^1 f^1 MM$ haben, sich also von der normal getrennt-geschlechtlichen Rasse durch zwei Faktoren unterscheiden, wenn dieser die Formel $F f MM$ zukommt. Es ist ersichtlich, daß die Schreibweise $F^1 f^1 MM$ dasselbe besagt wie die Annahme, daß es zwei Normalrassen *Melandryum rubrum* gibt, deren eine $\frac{F^1 F^1 MM}{F^1 f^1 MM}$, deren andere $\frac{F F MM}{F f MM}$ ist, mit anderen Worten zwei Rassen, für welche die beiden gekürzten Formeln $\frac{xx}{xy}$ und $\frac{XX}{XY}$ gelten könnten.

Bei Ausführung der Kreuzung dieser beiden Rassen ist zunächst zu beachten, daß hier im Gegensatz zum Schwammspinner und in Übereinstimmung mit dem Frosch nicht das ♀, sondern das ♂ als digametisch anzusehen ist. Die Folge davon ist, daß alle Kombinationsmöglichkeiten sich hier im Vergleich zum Schwammspinner gegenseitig vertauschen. Wir erhalten also bei der Kreuzung

$$\frac{\text{♂ (Pollen) schwach (xy)} \times \text{♀ (Samenanlage) stark (XX)} = 2 xX = \text{♀ und } 2 yX = \text{♂ J, (d. h. } \frac{y}{x} X);$$

bei der reziproken Kreuzung

$$\frac{\text{♂ (Pollen) stark (XY)} \times \text{♀ (Samenanlage) schwach (xx)} = 2 Xx = \text{♀ und } 2 Yx = \text{♂.}$$

Das ♂ yX von *Melandryum* ist (ebenso wie das yX -♀ von *Lymantria*) in der Lage, den Valenzwechsel der Funktion yX in Richtung auf $\frac{y}{x}X$ im Verlaufe der Ontogenese zu vollziehen, es realisiert der Zwitter also bereits in der F^1 -Generation. Das Yx -♂ von *Melandryum* vermag dagegen (entsprechend dem Yx -♀ von *Lymantria*) den Einfluß des Y auf das x nur bei Differenzierung der Pollenkerne geltend zu machen, indem letztere aus dem Yx -Zustand in denjenigen von $\frac{Y}{y}X$ oder $Y\bar{y}$ oder $Y\bar{Y}$ übertreten. Die Formen $Y\bar{y}$ und $Y\bar{Y}$ setzen wir unter Berücksichtigung des weiter oben Gesagten = letal. Das ♂ $Yx = \text{♂ } J$ wird daher normalen Pollen Yx und intersexuellen Pollen $\frac{Y}{y}X$ liefern. In F^2 sind dann die Kombinationen $X\frac{x}{y}$ und $x\frac{x}{y}$, d. h. ♀ J möglich.

Wenn wir annehmen, daß eine Verschiebung der Funktion $\frac{XY}{XX}$ bei *Melandryum rubrum* zunächst zur Folge hat, daß der diözische Geschlechtszustand in den monözischen übergeht, dann wird nicht sogleich der Zustand normaler Zwitterigkeit mit normalen Zwitterblüten, sondern ein Zwischenzustand mit teils ♂, teils ♀, teils ♂₊ Blüten entstehen. Je stärker der Funktionswert verschoben ist, umso stärker wird daher, ganz entsprechend dem *Lymantria*-Beispiel, eine Umkehr in das alternative Geschlecht erfolgen. Das bedeutet, daß das ♂ J aus dem unfruchtbaren nur pollenliefernden, in den fruchtbaren auch samentragenden, umgekehrt dagegen das ♀ J aus dem fruchtbaren samentragenden in den mehr ♂, mehr und mehr ausschließlich pollenliefernden Zustand übergehen wird. Die Fruchtbarkeit der Zwitter $\frac{y}{x}X$ und $X\frac{x}{y}$ stünde daher in umgekehrten Verhältnis zur ursprünglichen genetischen Anlage.

Der *Melandryum rubrum*-Zwitter ist also aus einer Kreuzung

$$\frac{\text{♀ stark } (XX) \times \text{♂ schwach } (xy) =}{2 Xx = \text{♀ und } 2 Xy = \text{♂ } J}$$

zu erwarten durch Veränderung der Funktion yX mit Wirkung $\frac{y}{x}X$, die sich im Auftreten ♀ oder ♂₊ Blüten neben den genetischen ♂ zeigen müßten. Die Kombination dieses ♂₊ $\frac{y}{x}X$ sind bei den Grundversuchen Shulls und der Hertwigs folgende:

1. Selbstung des ♂₊:

$$\frac{(X\frac{y}{x}) \times (X\frac{y}{x}) =}{2 Xx = \text{♀, } 2 X\frac{y}{x} = \text{♂ } J, 1 \frac{yy}{xx} = \text{letal, d. h. } 1 \text{ ♀ : } 2 \text{ ♂ } J.}$$

Die Zahl der auftretenden ♀ oder ♂ Blüten am ♂ J kann je nach der Stärke der $\frac{x}{y}$ -Störung verschieden sein, bei schwachen Störung entstehen reine ♂. Die Versuchszahlen der Hertwigs 187 ♀ : (10 ♂ + 158 ♂ J), Shulls 187 ♀ : 168 ♂ entsprechen der Erwartung, wenn man eine hohe Sterblichkeit (mehr als 50%) für die Kombination $X\frac{y}{x}$ einsetzt. Letzteres ist nach allen mit solchen ♂-Zuchten gewonnenen Erfahrungen zulässig.

2. ♂ als ♀ × normales ♂ (Mel. alb.); zu beachten ist, daß *Melandryum album* in einer starken ($\frac{XX}{XY}$) und einer schwachen ($\frac{xx}{xy}$) Rasse existieren könnte, was indessen auf das Zahlenverhältnis der Geschlechtsformen ohne Einfluß ist. Es sind möglich:

$$\text{♀ } (X\frac{y}{x}) \times \text{♂ } (XY) =$$

$$\frac{\quad}{1 XX = \text{♀}, 1 XY = \text{♂}, 1 X\frac{y}{x} = \text{♂ J}, 1 Y\frac{y}{x} = \text{letal.}}$$

Der Erwartung 1 ♀ : 1 ♂ : 1 ♂ J entsprechen die Zahlen Hertwigs 14 : 14 : 14. Die Zahlen Shulls 29 : 12 : 2 liegen ungünstiger, vielleicht darf man annehmen, daß in seinen Zuchten die Sterblichkeit der ♂ J besonders groß war.

3. Normales ♀ (xx oder XX oder Xx) × Pollen ($X\frac{y}{x}$) mit folgenden Kombinationen:

$$\text{a) } \text{♀ } (xx) \times \text{♂ } (X\frac{y}{x})$$

$$\frac{\quad}{2 Xx = \text{♀}, 2 x\frac{y}{x} = \text{♂ J},}$$

$$\text{b) } \text{♀ } (XX) \times \text{♂ } (X\frac{y}{x})$$

$$\frac{\quad}{2 XX = \text{♀}, 2 X\frac{y}{x} = \text{♂ J},}$$

$$\text{c) } \text{♀ } (Xx) \times \text{♂ } (X\frac{y}{x})$$

$$\frac{\quad}{1 XX = \text{♀}, 1 Xx = \text{♀}, 1 X\frac{y}{x} = \text{♂ J}, 1 \frac{y}{x} = \text{♂ J.}}$$

Die Erwartung ist stets 2 ♀ : 2 ♂ J. Aber die ♂ J zeigen die Abweichung $X\frac{y}{x}$ und $x\frac{y}{x}$. Die Kombination $X\frac{y}{x}$ würde dem Ausgangs-♂ gleichen; dessen ursprüngliches y ist gegenüber X geschwächt, sodaß das ♂ weibliche Blüten erhält. Bei der Kombination $x\frac{y}{x}$ könnte dagegen sehr wohl die Stärke des y im $\frac{y}{x}$ -Chromosom noch

ausreichen, um ein normales ♂ in Erscheinung treten zu lassen, sodaß die Erwartung bei a) = 1 ♀ : 1 ♂ bedeuten würde. Die vorliegenden Zuchten sind:

Hertwigs	263 ♀ : 246 ♂ :	3 ♂ J
Shull 1 („somatischer“, ♀ ₊)	184 ♀ : 183 ♂ :	0 ♂ ₊
Shull 2 („genetischer“ ♂ ₊)	2612 ♀ :	8 ♂ : 1749 ♂ J.

Von diesen Zahlen entsprechen die beiden ersten Reihen (Hertwigs und Shull 1) der Erwartung zu a), die dritte Reihe (Shull 2) der Erwartung zu b), wenn die Sterblichkeit der ♂ J ausnahmsweise besonders niedrig zu bemessen ist.

4. ♀ aus einer ♀₊-Zucht (XX) × normales ♂ (xy, XY, Xy oder xY). Es sind möglich

- a) ♀ (XX) × ♂ (xy)
 $\frac{2 Xx = ♀, 2 Xy = ♂ J}{}$
- b) ♀ (XX) × ♂ (XY)
 $\frac{2 XX = ♀, 2 XY = ♂}{}$
- c) ♀ (XX) × ♂ (Xy)
 $\frac{2 XX = ♀, 2 Xy = ♂ J}{}$
- d) ♀ (XX) × ♂ (xY)
 $\frac{2 Xx = ♀, 2 XY = ♂}{}$

Die Zahlen der Hertwigs sind insgesamt 450 ♀ : 330 ♂ : 93 ♂ J, diejenigen Shulls 471 ♀ : 305 ♂ : 4 ♂ J; das Gesamtverhältnis der Geschlechterformen würde bei gleicher Häufigkeit aller normalen ♂ sein: 8 ♀ : 4 ♂ : 4 ♂ J; erzogen sind insgesamt 921 ♀ : 635 ♂ : 97 ♂ J. Setzen wir wieder eine hohe Sterblichkeit der ♂ J in Rechnung, so liegt eine starke Annäherung der Zuchtergebnisse an die Erwartung vor.

5. ♀ aus Zwitterzucht (XX) × Pollen vom ♀₊ ($X\frac{Y}{x}$):

$$\frac{2 XX = ♀ : 2 X\frac{Y}{x} = ♂ J.}{}$$

Die vorliegenden Zahlen sind bei Hertwigs 103 ♀ : 78 ♂ J, bei Shull 429 ♀ : 155 ♂ J, zusammen 532 ♀ : 233 ♂ J, also unter Berücksichtigung der Sterblichkeit für ♂ J ebenfalls der Erwartung genähert.

Die Hertwigs führten nun noch weitere Versuche aus, welche dem Nachweis genetisch verschiedener ♀₊, ♂ und ♀ dienen sollten. Unsere vorstehende Zusammenstellung zeigt bereits, daß aus der ursprünglichen Kreuzung eines starken ♀ mit einem schwachen ♂ die Kombinationen

- für ♀ XX, Xx, xx,
- für ♂ XY, Xy, xy,
- für ♂ J $X\frac{Y}{x}$, $x\frac{Y}{x}$

möglich sind. Die Hertwigs erwarteten aus ihren Zuchten 3 genotypisch verschiedene ♀, 2 genotypisch verschiedene ♂ J und 2 genotypisch verschiedene ♂. Ihre 3 ♀-Formen dürften den vorliegenden 3 Kombinationen für ♀, ihre beiden ♂-Formen ebenfalls zwei Drittel der ♂-Kombinationen gleichzusetzen sein. Trifft solches auch für die Zwitterformen $X \frac{Y}{x}$ und $x \frac{Y}{x}$ zu? Bei Besprechung des Grundversuches 3) erschien es uns plausibel, die $\text{♂ J } x \frac{Y}{x} = xy = \text{♂}$ zu setzen. Da nach den Hertwigs die Unterschiede ihrer beiden ♂-Formen sich in Unterschieden der Fruchtbarkeit äußern, wäre es wohl möglich, daß die ♂ der Zucht 3a) tatsächlich die erwarteten $\text{♂ J } x \frac{Y}{y}$ seien. Es sei indessen noch auf eine andere Möglichkeit hingewiesen, die sich bei dem Versuch 8) der Hertwigs ergeben könnte, nämlich die Erzeugung von ♀ J, deren Fruchtbarkeit gegenüber den ♂ J durch Unterdrückung der ♀ Blüten ebenfalls sehr herabgedrückt sein müßte. Kombinieren wir ♀ aus ♂-Zucht (XX) \times ♂ (Pollen) eines ♂ oder ♂ J (xY), so müssen wir in Rechnung setzen, daß das schwache x in der xY-Pflanze in Richtung $\frac{x}{y}$ verändert wird, also Pollenzellen $\frac{x}{y}$ zur Kreuzung gelangen. Die Gleichung lautet dann:

$$\begin{aligned} \frac{\text{♀ (XX)} \times \text{♂ (xY)} =}{2 Xx = \text{♀}, 2 X \frac{x}{y} = \text{♀ J}, 4 XY = \text{♂}. \end{aligned}$$

Die Erwartung wäre dann 1 ♀ : 1 ♀ J : 2 ♂. Die Zahlen Hertwigs sind 103 ♀ : 64 ♂ : 29 ♂ sprechen also nicht zugunsten dieser Interpretation, da die Zwitter als genetische ♀ zu diesen hinzugezählt werden müßten, für die ♂ aber keine erhöhte Sterblichkeit in Rechnung gesetzt werden kann.

Wir fassen die Ergebnisse der Kreuzungszuchten mit Melandryum-Zwittern also dahin zusammen, daß sie für eine Deutung der ♂ als Bastarden zwischen starken und schwachen Melandryum-Rassen im Sinne der Schwammspinner- und Frosch-Zwitter sehr günstig sind und daß die Gegensätze zwischen den Ergebnissen der Kreuzungsversuche von Shull und den Hertwigs daher keineswegs in einer mutativ-faktoriellen Verschiedenheit der beiderseits verwendeten Zwitter begründet zu sein brauchen. Vererbungstheoretisch erscheint es außerordentlich wichtig, die hier entwickelte Hypothese durch neue, umfangreiche und zielbewußte Kreuzungsversuche zu prüfen. Versuche solcher Art sind bereits eingeleitet.

Andere Kreuzungszwitter.

Die Gattung Melandryum bietet auch nach anderer Hinsicht wichtige Verhältnisse; denn sie enthält außer den beiden getrennt-

geschlechtlichen Arten rubrum und album, die ihnen allerdings fernerstehende zwittrige Art noctiflorum. Kreuzungsversuche zwischen noctiflorum und den beiden getrennt-geschlechtlichen Arten sind unsererseits ebenfalls eingeleitet.

Sie bieten deshalb erhöhtes Interesse, weil die Zwitterigkeit von noctiflorum jedenfalls nicht eine sekundäre, sondern eine primäre ist. Letztere hatten wir weiter oben durch die Symbole aa gg ss ZZ MM XX ausgedrückt, entsprechend müßten die Arten rubrum und album als aa gg ss zz mm XX oder $\frac{XX}{XY}$ bewertet werden. Die mendelnden Faktoren-Unterschiede würden sich also beziehen auf Z : z, M : m und XX : XY. Es leuchtet ein, daß Z bei Kreuzung mit m in gleicher Richtung wirken kann wie M oder wie die Umkehr der Funktion $\frac{XX}{XY}$ in die Funktion $\frac{XX}{XX}$, wir werden also stets die Anlage für Zwitterigkeit in Rechnung stellen dürfen.

Aber Z ist nicht dasselbe wie M. Wir müssen daher mit Correns¹⁹⁾ und Baur²⁰⁾ gegen Hertwig an der Unterscheidung dieser beiden Erbfaktoren festhalten. Ihre Wirkung wird derjenigen multipler Allelomorphe zu vergleichen sein und das Endergebnis einer Grundkreuzung zwischen ZZ MM XX mit zz mm $\frac{XX}{XY}$ wird eine große Mannigfaltigkeit der Geschlechtsformen aufweisen, wenn gleichmäßige Fruchtbarkeit und Lebensfähigkeit aller Kombinationen vorausgesetzt werden könnte. Letzteres ist im Hinblick auf wahrscheinliche Störungen in den faktoriellen Funktionen der Allelomorphen der Bastarde nicht sehr wahrscheinlich.

Sterilität zeichnet bekanntlich auch die Correns'schen Bryonia-Bastarde bereits in F¹ aus. Daß das Bryonia-Beispiel von Correns sich im übrigen vorteilhaft durch unsere Symbole ausdrücken läßt, sei hier beiläufig mitgeteilt. Bryonia alba ist nach unserer Interpretation eine Pflanze aa gg ss zz MM XX, Bryonia dioica eine solche der Formel aa gg ss zz mm $\frac{XX}{XY}$. Wir brauchen bei der Kreuzung also nur die Faktoren M und $\frac{X}{Y}$ zu berücksichtigen.

Dann ergibt sich:

- a) Alba ♀ (MMXX) × dioica ♂ (mmXY)
 $\frac{1 MmXX = ♀ (J), 1 MmXY = ♂ (J)}$
- b) dioica ♀ (mmXX) × alba ♂ (MMXX)
 $\frac{\text{nur } MmXX = ♀ (J).$

Da M Einhäusigkeit, m Zweihäusigkeit bedeutet, müssen also die ♀ MmXX aus beiden Kreuzungen einen schwachen Einschlag von M aufweisen, was tatsächlich der Fall ist. Ob auch die ♂ dieses M in Erscheinung treten lassen, steht wohl noch dahin. Die weitere Analyse ist durch die Unfruchtbarkeit der Bastarde leider unmöglich gemacht.

Ein Objekt, das günstiger liegt als Bryonia, ist die Gattung *Vitis*, von deren Arten und Rassen man aus Anlaß der Reblaus- und Mehltaubekämpfung Kreuzungen mit verschiedener Geschlechterformel erzeugt hat, deren Analyse aber noch nicht soweit vorgeschritten ist, daß die Gesichtspunkte dieser Arbeit mit Erfolg zur Anwendung gebracht werden könnten. Erschwerend wirkt hier die lange Entwicklungsdauer der Pflanzen, die sie in unseren Breiten nicht vor dem 3. und 4. Jahre zur Blüte kommen läßt. Störend beeinflußt die Ergebnisse auch die Wirkung pilzlicher Krankheiten, deren selektive Kraft um so größer ist, je später Blüh- und Frucht-reife eintreten. Wir wissen aus den Lymantria-Zuchten Goldschmidts, daß hierbei das erwartete Zahlenverhältnis der Geschlechter so außerordentlich verändert werden kann, daß jede Kombinationsrechnung ausgeschlossen ist.

Da es nun Rebenarten gibt, welche normal zwittrige Blüten tragen; andere, deren Blüten auf dem einen Stock männlich, auf dem anderen zwittrig oder scheinzwittrig mit unfruchtbaren Pollen sind; noch andere, die normal getrennt-geschlechtlich und zweihäusig sind, liegt die Vermutung nahe, daß sie eine fortlaufende Reihe von $aa\ gg\ ss\ ZZ\ MM\ XX$ bis $aa\ gg\ ss\ zz\ mm\ \frac{XX}{XY}$ bilden. Viele Kreuzungen lieferten bereits reichliche Nachkommenschaft, sodaß mit wenig gestörter Fruchtbarkeit der Bastarde gerechnet werden darf. Die Erbanalyse der Rebenkreuzungen, die nach erfolgversprechenden Anfängen und Unterbrechung durch den Krieg, dem das wertvolle Ulmenweiler Zuchtmaterial Rasmusons²¹⁾ zum Opfer fiel, mit neuen Zuchten an der Naumburger Zweigstelle der Biologischen Reichsanstalt vorgenommen wird, läßt daher belangreiche Einblicke auch in die Frage der Vererbung der Geschlechterformen erhoffen.

Das Schlußergebnis der vorliegenden Untersuchung ist:

1. Daß ein Beweis für die Möglichkeit einer Geschlechterumkehr beim Schwammspinner im Sinne Goldschmidts, d. h. die Entstehung von fruchtbaren ♂ U und ♀ U mit der genetischen Formel der Ausgangsform bisher nicht erbracht erscheint.
2. Daß dagegen eine gegenseitige Beeinflussung der Heterosomen im digametischen Geschlecht anzunehmen ist, deren Wirkung in einer Störung der normalen Funktion der Heterosomen zum Ausdruck kommt, die mit zunehmender Intersexualität die Fruchtbarkeit und Lebensenergie herabsetzt.
3. Daß auch die Versuche mit Zwittern vom Frosch und von Lichtnelken nach 1) und 2) deutbar sind.

Literaturverzeichnis.

1. Börner, C. Die natürliche Schöpfungsgeschichte als Tokontologie. Ein Entwurf. Bei Weicher, Leipzig, 1923.
2. Meisenheimer, J. Geschlecht und Geschlechter, Band 1. Bei Fischer, Jena, 1922.
3. Wettstein, F. v. Morphologie und Physiologie des Formenwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. I. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbl. 33. Bd., 1924.
4. Morgan, R. H. Die stoffliche Grundlage der Vererbung. Deutsch von H. Nachtsheim. Bei Borntraeger, Berlin, 1921.
5. Goldschmidt, R. Einführung in die Vererbungswissenschaft. Bei Engelmann, Leipzig. 4. Auflage, 1923.
— Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Bei Borntraeger, Berlin, 1920.
6. Bauer, K. H. Über die Erbbiologie der Hämophilie und deren Bedeutung für unsere Vorstellung von der Natur der Gene. Versammlungsber. d. Deutschen Gesellsch. f. Vererbungswissenschaft d. 2. Jahresversammlung. Wien, 1922.
7. Börner, C. Über Jungfernzeugung und Geschlechtsbestimmung bei der Biene. 2. Beilage, Jahresbericht, Nat. Verein Naumburg/Saale, 1924.
8. Hertwig, G. Das Sexualitätsproblem. Biol. Centralbl., Bd. 41, 1921.
9. Bridges, C. B. The Origin of Variations in Sexual and Sex-limited Characters. American Naturalist., Vol. LVI, No. 642, 1922.
10. Goldschmidt, R. Untersuchungen über Intersexualität. Zeitschr. f. Induk. Abstammungs- und Vererbungslehre. I: Bd. 23, 1920; II: Bd. 29, 1922; III: Bd. 31, 1923.
11. Morgan, Th. H. und Bridges, C. B. The Origin of Gynandromorphs. Carnegie Instit. Washington. Publ. 278. 1919.
12. Boveri, Th. Über die Eugsterschen Zwitterbienen. Arch. Entwicklmech., Siehe auch Goldschmidt (Arbeit Anmerkg. 5b), S. 153 ff.
13. Goldschmidt, R. und Pariser, K. Triploide Intersexe bei Schmetterlingen. Biolog. Centralbl., Bd. 43, Heft 4, 1923, S. 446 ff.
14. Goldschmidt, R. Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis des Gynandromorphismus. Biolog. Centralbl., Bd. 43, Heft 5, 1923, S. 518 ff.
15. Shull, G. H. Sex-limited inheritance in *Lycnis dioica*. Zeitschr. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. 12, 1914. Dort weitere Literatur des Autors.
16. Witschi. Versammlungsber. d. D. Ges. f. Vererbungsw. Wien, 1922.
17. Hertwig, P. und G. Die Vererbung des Hermaphroditismus bei *Melandryum*. Ein Beitrag zur Frage der Bestimmung und Vererbung des Geschlechts. Z. f. ind. Abst. Vererbungslehre, Bd. 23, 1922.
18. Harms, P. Geschlechtsbestimmung und Umstimmung. Die Naturwissenschaften, Jahrg. 1923, Heft 45.
— Untersuchungen über das Biddersche Organ der ♂ und ♀ Kröte. II. Mittlg., Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 69, 1923.
19. Correns, C. Bestimmung und Vererbung des Geschlechts. Bei Borntraeger, Leipzig, 1907.
20. Baur, E. Einführung in die Vererbungslehre. 5. Auflage. Bei Borntraeger, Berlin, 1923.
21. Rasmuson, H. Kreuzungsuntersuchungen bei Reben. Z. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre, Bd. 17, 1916.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen](#)

Jahr/Year: 1919-1920

Band/Volume: [25](#)

Autor(en)/Author(s): Börner Carl

Artikel/Article: [Zur Theorie der Geschlechtsvererbung. Eine Arbeitshypothese. 482-514](#)