

dass die Makro- und Mikrogameten von verschiedenen Tieren geliefert werden und dass die von den vorhin erwähnten Autoren gemachte Deutung der Bilder sich als unzutreffend erweisen könnte.

Wien, Oktober 1909.

Literaturverzeichnis.

- Borgert, A. (1909). Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien. Arch. f. Protistenk. Bd. 14, S. 134—261, Taf. 11—17.
- Brandt, R. (1905). Beiträge zur Kenntnis der Colliden. Arch. f. Protistenk. Bd. 6, p. 245—272, Taf. 11—14.
- Hartmann, M. (1909). Polyenergide Kerne. Biol. Centralbl. Bd. 29, S. 481—487, 491—506.
- u. Hammer, E. (1909). Untersuchungen über die Fortpflanzung der Radiolarien. Sitzungsber. d. Gesellsch. Naturf. Freunde zu Berlin. Jahrg. 1909, S. 228—248, Taf. 3.
- Hertwig, R. (1876). Zur Histologie der Radiolarien. 91 S., 5 Taf.
- (1879). Der Organismus der Radiolarien. 149 S., 10 Taf., Jena.

Über getrennte Vererbung der Geschlechter.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von J. C. H. de Meijere (Hilversum).

Von Herrn Edw. Jacobson auf Java angestellte Züchtungsversuche mit dem im weiblichen Geschlechte polymorphen *Papilio Memnon* L.¹⁾, deren Resultate er mir gestattete, hinsichtlich der Vererbungsgesetze zu untersuchen, veranlassten mich, mich mit der Vererbung sekundärer Geschlechtsmerkmale und das gegenseitige Verhalten der Geschlechter bei der Vererbung überhaupt zu beschäftigen. Einige Ergebnisse meiner bezüglichen Untersuchungen möchte ich in dieser vorläufigen Mitteilung niederlegen.

Was zunächst *Papilio Memnon* selbst anlangt, so ergab sich, dass bei diesem Schmetterling, von welchem das immer gleiche Männchen auf Java drei verschiedene weibliche Formen (die *Achates*-, *Agenor*- und *Laomedon*-Form) besitzt, das Hervortreten dieser drei Formen von der Mendel'schen Regel beherrscht wird, unter der Voraussetzung, dass sich auch in das Männchen die weibliche Farbe vererbt, und wohl ganz wie beim Weibchen durch ein besonderes Determinantenpaar. Das Männchen besitzt neben dem Determinantenpaar für seine eigene Farbe (MM) noch ein Paar für die weibliche, welches Paar in diesem Falle aus allen möglichen Kombinationen der drei weiblichen Formen, welche drei Stufen einer selben allelo-

1) Ein ausführlicher Bericht über diese Zuchten von der Hand Jacobson's ist in Bd. LII, 1909, S. 125 der Tijdschrift voor Entomologie erschienen. Meine bezüglichen Untersuchungen wird Heft 3 der Zeitschr. f. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre Bd. III, 1910, enthalten.

morphen Reihe bilden, zusammengesetzt sein kann. Die nähere Untersuchung der von Jacobson äußerst genau gezüchteten Familien, eine bis in die 5. Generation, ergab, dass die *Achates*-Form dominiert über die beiden anderen, und die *Agenor*-Form über die *Laomedon*-Form. Es gibt also z. B. Männchen mit den Determinanten MM (männliche Farbe), Ach. Ag. (weibliche Farbe), und umgekehrt Weibchen mit den Determinanten MM (männliche Farbe), Ach. Ag. (weibliche Farbe); letztere werden wegen der Dominanz von *Achates* das Kleid dieser Form tragen. Werden zwei solche Tiere gekreuzt, dann ergibt sich für die männliche Farbe die Formel $MM \times MM = MM$ (alle Männchen bleiben also von der Farbe des Vaters); für die weibliche Farbe $Ach. Ag. \times Ach. Ag. = \frac{1}{4} Ach. Ach. + \frac{1}{2} Ach. Ag. + \frac{1}{4} Ag. Ag.$ Indem das Zahlenverhältnis zwischen den beiden Geschlechtern ein konstantes ist (bei dieser Art nach Jacobson's Zuchten ca. 46 Männchen auf 54 Weibchen), wird immer das gleiche Prozent von jeder Kombination zu Weibchen; von der MM, Ach. Ag.-Form z. B. wird also 46% zu Männchen, 54% zu Weibchen, so dass auch die verschiedenen Weibchen nach dem Mendel'schen Zahlenverhältnis vorhanden sein müssen; in diesem Fall werden also unter den Weibchen $\frac{3}{4}$ wie *Achates*, $\frac{1}{4}$ wie *Agenor* aussehen. Bei den Männchen findet sich dasselbe Zahlenverhältnis, aber in ganz unsichtbarer Weise, und nur bei weiteren Zuchten sich offenbarend. Bei der Kombination MM, LL \times MM, LL (L = *Laomedon*) werden alle gezüchteten Weibchen nach der Formel $LL \times LL = LL$ zu der *Laomedon*-Form gehören, u. s. w..

Das hier erhaltene Ergebnis führt also zum Schlusse, dass die sekundären Geschlechtsmerkmale des einen Geschlechts in dem anderen unsichtbar vorhanden sind, aber dennoch, wie jede sichtbare Eigenschaft, durch je zwei Determinanten vertreten sind, welche sich bei der Vererbung in ganz derselben Weise benehmen wie die Determinanten der sichtbar getragenen Eigenschaften.

Die schon von Darwin vielfach hervorgehobene, aber immer in ihrem Wesen noch wenig gekannte Vererbung der Merkmale durch das andere Geschlecht erfährt hiermit eine bedeutend genauere Präzisierung. Jedes Männchen enthält nicht nur im allgemeinen die besonderen Merkmale des Weibchens seiner Art, sondern eines ganz bestimmten Weibchens und die gewöhnlichen Vererbungsgesetze sind auch für diese latenten Geschlechtsmerkmale von Geltung.

Es lag jetzt nahe, zu untersuchen, wie sich die Sache verhält, wenn wir es mit einer Eigenschaft zu tun haben, welche in beiden Geschlechtern vorhanden sein kann, also nicht sekundär geschlechtlicher Natur ist. So z. B. der Melanismus bei einem Schmetterling, wie derjenige der Var. *ferenigra* von *Agria tau*. Hier kann das melanistische Kleid sowohl bei dem Männchen wie bei dem

Weibchen zutage treten und es fragt sich jetzt, ob auch in einem solchen Fall das weibliche und das männliche Kleid durch besondere Determinantenpaare in beiden Geschlechtern vertreten sind. Gibt es für die Färbung beider Geschlechter zusammen nur ein einziges Paar, dann muss bei einem bestimmten Individuum diese Färbung für beide Geschlechter die gleiche sein; gibt es dahingegen zwei verschiedene Paare, dann braucht dies nicht der Fall zu sein und kann z. B. ein helles Männchen, was die weibliche Farbe anlangt, zu der melanotischen Form gehören, und überdies kann es bei der Dominanz der Form *ferenigra* bezüglich dieser weiblichen Form homo- oder heterozygot sein, also nach der für *Papilio Memnon* angenommenen Bezeichnungsweise der Formel TT, FF oder TT, FT entsprechen, wenn T die gewöhnliche helle *tau*-Form, F die Form *ferenigra* bedeutet. Bei der Annahme eines einzigen Determinantenpaares würde nur das Paar TT vorhanden sein. Wie sich in Wirklichkeit die Sache verhält, wird sich bei der Kreuzung ergeben. Bei letztgenannter Annahme kann die Kreuzung zweier dunkler Exemplare der Formel $FF \times FF = FF$,

$$\text{oder } FF \times FT = \frac{1}{2} FF + \frac{1}{2} FT$$

$$\text{oder } FT \times FT = \frac{1}{4} FF + \frac{1}{2} FT + \frac{1}{4} TT \text{ entsprechen,}$$

und es ist von vornherein kein Grund vorhanden, weshalb die erwähnten Kombinationen nicht gleichartig auf beide Geschlechter verteilt sein sollten. Ich wähle gerade dieses Beispiel, weil diese Kreuzung seinerzeit von Standfuß mit dem Resultat ausgeführt wurde, das er aus 89 abgelegten Eiern von *ferenigra*-Männchen \times *ferenigra*-Weibchen

10 Männchen, 21 Weibchen *tau*

34 „ 21 „ *ferenigra* erhielt, also

31 *tau* : 55 *ferenigra*, was keinem der obigen Möglichkeiten entspricht. Auch die eigentümliche Verteilung auf die beiden Geschlechter muss hier auffallen. Bei der Annahme zweier getrennter Determinantenpaare wäre es möglich, dass diese Kreuzung dem folgenden Schema entspricht: $FT, FT \times FT, TT$, was für die männliche Farbe ergeben würde $FT \times FT = \frac{1}{2} FT + \frac{1}{4} FF = \frac{1}{4} TT$, für die weibliche Farbe $FT \times TT = \frac{1}{2} FT + \frac{1}{2} TT$.

Daraus ergeben sich folgende Kombinationen:

$$\frac{1}{4} FT, FT,$$

$$\frac{1}{4} FT, TT,$$

$$\frac{1}{8} FF, FT,$$

$$\frac{1}{8} FF, TT,$$

$$\frac{1}{8} TT, FT,$$

$$\frac{1}{8} TT, TT.$$

Weil die Zahl der Männchen und Weibchen dieser Art fast gleich groß ist, so wird von jeder Kombination die Hälfte zu Männchen, die Hälfte zu Weibchen werden, das Zahlenverhältnis wird

dadurch also nicht geändert; weil F dominiert, ist somit von den Männchen $\frac{3}{4}$ als *ferenigra*, $\frac{1}{4}$ als *tau* typic. gefärbt, von den Weibchen $\frac{1}{2}$ als *ferenigra*, $\frac{1}{2}$ als *tau* typic., was somit den von Standfuß erhaltenen Zahlen fast genau entspricht. Ich muss gleich hinzufügen, dass sich bei den auf derselben Seite von Standfuß mitgeteilten Kreuzungen von der hellen mit der dunklen Form eine Komplikation auftut. Nach seinen Mitteilungen ergab die Kreuzung von *tau*-Männchen \times ab. *ferenigra*-Weibchen:

13 Männchen, 25 Weibchen *tau*,
 26 " 11 " ab. *ferenigra*,

also 38 *tau* : 37 ab. *ferenigra*, was der Mendel'schen Regel entspricht: nur bleibt unentschieden, warum auf die beiden Geschlechter die Farben in so ungleicher Weise verteilt sind.

Nach der gewöhnlichen Mendel'schen Regel ist obiges Resultat nur bei der Formel $TT \times FT = \frac{1}{2} FT + \frac{1}{2} TT$ verständlich; warum jedoch von den Männchen $\frac{1}{3}$ *tau* und $\frac{2}{3}$ ab. *ferenigra* sind, bleibt unaufgeklärt.

Bei der Annahme zweier getrennter besonderer Determinantenpaare kann in obiger Kreuzung folgender Fall vorliegen:

$TT, TT \times FT, FT,$

dies gibt für die männliche Farbe $\frac{1}{2} FT + \frac{1}{2} TT,$

für die weibliche Farbe $\frac{1}{2} FT + \frac{1}{2} TT,$

also folgende Kombinationen:

$FT, FT; FT, TT; TT, FT; TT, TT,$ welche wieder gleichartig auf beide Geschlechter verteilt zu denken sind. Es würden also von den Männchen $\frac{1}{2} FT$ und $\frac{1}{2} TT,$ was die männliche Farbe anlangt, sein, was mit dem erhaltenen Züchtungsergebnis nicht stimmt. Wir haben aber jetzt in einem Teil der Individuen die beiden Determinantenpaare FT und TT gleichzeitig, und weil beide in beiden Geschlechtern auftreten können, so liegt die Möglichkeit eines Austausches auf der Hand. Es wäre denkbar, dass bei einem Teil der zu Männchen sich entwickelnden Stücken der Kombination TT, FT die eigentlich weibliche Farbe $FT,$ statt im latenten Zustande zu verbleiben, aktiv wird und TT latent; dann würden diese also zu FT, TT übergeben, wodurch die Zahl der dunklen Männchen vergrößert werden würde. Andererseits wäre anzunehmen, dass bei einem Teil der Weibchen TT, FT die Umwechslung in FT, TT stattfindet, was eine relativ zu große Zahl von hellen Weibchen zufolge haben würde.

Die relativ große Zahl der hellen Weibchen erklärt Standfuß dadurch, dass die Weibchen mehr zum Rückschlag geneigt sein sollen. Über die Möglichkeit eines solchen Vorgangs und über die Weise, in welcher sich dieser Prozess vollzieht, macht er keine weitere Angabe, während meine Auffassung dieses auf einen Umtauschprozess zweier Determinantenpaare zurückführen lässt. Einen

bestimmten Vorzug des Melanismus dem männlichen Geschlecht gegenüber muss auch ich hier annehmen, jedoch scheint mir obige Erklärung einfacher, als wenn man etwa auf selektive Verbindung der Determinanten für die dunkle Farbe mit männlich präformierten Gameten bei der Reduktionsteilung zurückgreifen wollte, wie es zur Erklärung solcher Verhältnisse von anderer Seite geschehen ist. Gerade durch die Fähigkeit des Umtausches wird es veranlasst, dass ein solches Merkmal, welches zunächst vielleicht nur bei dem einen Geschlecht aufgetreten ist, später in beiden Geschlechtern auftritt und also die Bedeutung eines sekundären Geschlechtscharakters verliert. Die Übertragung der Merkmale des einen Geschlechts auf das andere wird hierdurch besser verständlich; man könnte sie sich entweder durch Umtausch der korrespondierenden Determinantenkomplexe oder durch Verteilung des einen Komplexes auf beide Geschlechter und Latentwerden des korrespondierenden Komplexes des einen Geschlechts denken.

Dass sich solche Fälle, in welchen die verschiedenen Formen in bestimmter, ungleicher Weise auf die Geschlechter verteilt sind, nicht zahlreicher in der Literatur vorfinden, wird wohl dadurch veranlasst, dass in bei weitem den meisten Fällen auf das Geschlecht bei den Zuchten nicht geachtet ist. Wohl sind öfters Abweichungen von den Mendel'schen Zahlenverhältnissen begegnet worden, welche man nicht erklären konnte; es wäre möglich, dass ein nicht geringer Teil dieser Abweichungen durch eben diese Ursache veranlasst wird. Selbst das Auftreten ganz unerwarteter Formen ist nach der Theorie der getrennten Vererbung der Geschlechter möglich; so könnten aus der Kombination $TT, FF \times FF, TT$, also zweier heller *tau*-Exemplare, dunkle Männchen und Weibchen hervorgehen.

Andererseits möchte ich darauf hinweisen, dass wohl in vielen Fällen bei geschlechtlicher Gleichartigkeit die Determinantenkomplexe für beide Geschlechter sich von vornherein immer gleichzeitig umändern, und auch die oben erwähnte verschiedene Kombination in einem und demselben Individuum überhaupt nie zu finden ist. Dann ist, auch wenn getrennte Determinantenpaare vorliegen, eine Abweichung von der gewöhnlichen Mendel'schen Regel nicht zu erwarten. Das Beispiel von *Aglia tau* scheint mir indessen darauf hinzuweisen, dass wir auf die Möglichkeit verschiedener Geschlechtsanlagen vorbereitet sein müssen und bei abnormen Zahlenverhältnissen auch diese Möglichkeit zur Erklärung ins Auge fassen müssen, dass also in den jetzt so häufigen Zuchtungsversuchen die Angabe des Geschlechts der erzielten Formen nicht zu vernachlässigen ist. — Indem wir jetzt noch eine Stufe weiter gehen, so begegnen wir der Frage, ob denn nicht nur diejenigen Merkmale, welche in beiden Geschlechtern verschieden sind, sondern auch die beiden Ge-

schlechtern gemeinsamen in jedem Individuum durch gesonderte Anlagen vertreten sind. Auch hierfür scheinen mir mehrere Tatsachen zu sprechen. Ich will hier nur einige bezügliche Punkte berühren. Oft findet sich eine Variation, z. B. Kurzflügeligkeit, nur bei einem der Geschlechter. Die Ursachen, welche diese Kurzflügeligkeit hervorgerufen haben, haben also nicht auf eine allgemeine Artanlage für die Flügel, sondern auf eine bestimmte Anlage der weiblichen Flügel hinwirken müssen, woraus jedenfalls hervorgeht, dass es gesonderte männliche und weibliche Anlagen gibt. Man könnte sich denken, dass das Weibchen nur den weiblichen Komplex, das Männchen den männlichen enthält. Sobald jedoch ein derartiger sexueller Dimorphismus einmal vorhanden ist, dann lässt sich nach Analogie der Verhältnisse bei *Papilio Memnon* erwarten, dass beide Geschlechter beiderlei Komplexe mit sich führen: daraus folgt die Wahrscheinlichkeit, dass dies auch vor dem Auftreten des Dimorphismus schon der Fall gewesen ist, obschon es sich damals schwierig nachweisen ließ. Enthalten beide Geschlechter beide Komplexe, dann wäre eine Umänderung des männlichen Komplexes im Weibchen möglich, konnte also irgendeine Einwirkung auf das Weibchen aberrante männliche Nachkommen hervorrufen. Genügend konstatierte Beispiele eines solchen Ereignisses gibt es wohl nicht viele; ich möchte jedoch darauf hinweisen, dass z. B. in der Zucht von durch Frostexperimente erhaltenen aberrativen *Vanessa urticae* unter den Nachkommen des am meisten aberrativen Weibchens gerade nur einige Männchen in derselben Weise aberrativ entwickelt waren. Es lässt sich nach meiner Auffassung annehmen, dass hier außer den somatischen Zellen des Weibchens durch die Einwirkung des Frostes gerade die Determinanten der männlichen Flügelgröße eine Abänderung erfahren haben.

Somit scheint mir auch diese Erscheinung dafür zu sprechen, dass in jedem Individuum eines getrennt geschlechtlichen Tieres ein vollständiger Determinantenkomplex eines bestimmten Individuums des anderen Geschlechts vorhanden ist. In weitaus den meisten Fällen bleibt dieser ganz latent, in vereinzelt Fällen, so z. B. im Falle von Hahnenfedrigkeit bei Hühnern tritt ein geringerer oder größerer Teil in die Öffentlichkeit. Im allgemeinen treten die verschiedenen Elemente jedes Geschlechtskomplexes in festem Zusammenhang, doch ist eine Trennung, ein partielles Aktivwerden, möglich. Auch jeder Keim enthält schon die beiden Komplexe, und desgleichen jede Eizelle und jedes Spermatozoid. Bei der Frage der Geschlechtsbestimmung ist stets das zu bedenken, dass beide Komplexe immer von vornherein vorhanden sind und es sich bei der Bestimmung immer nur um ein Überwiegen des einen Geschlechts handeln kann. Ein Umtausch durch besondere Reize des einmal bestimmten Geschlechts in das andere ist, falls der Reiz

zeitig genug einwirkt, a priori als möglich zu betrachten, wie auch von Correns betont worden ist. Das Auftreten von Männchen nach zahlreichen parthenogenetischen Generationen bei Blattläusen, Blattwespen u. s. w. erscheint demnach nicht wunderbar, während sie durch mehrere heurige Geschlechtsbestimmungshypothesen keine Erklärung finden. Auf diese Verhältnisse einzugehen, muss ich mir auf später verschieben. Nur möchte ich noch dem sehr verschiedenartig gedeuteten Gynandromorphismus einige Worte widmen. Ich möchte dieselben im allgemeinen auffassen als Fälle, wo die Konkurrenz zwischen den beiden geschlechtlichen Komplexen zu keinem einheitlichen Resultat geführt hat. Beide Anlagen sind hier teilweise im aktiven Zustande. Sogar die von Meisenheimer besonders hervorgehobenen halbierten Zwitter, in welchen die männliche Hälfte einer anderen Varietät angehört als die weibliche, sind nach dem oben bezüglich *Aglia tau* aufgeführten nicht schwer zu deuten. Eine *Aglia tau* von dem Schema TT, FT wurde, wenn zu einem halbierten Zwitter auswachsend, an der männlichen Seite der hellen, an der weiblichen der dunklen Varietät angehören. Man braucht also gar nicht mit Meisenheimer anzunehmen, dass ein solcher Zwitter von *Argynnis Paphia* z. B., welcher einerseits der typische Form, andererseits der Var. *Valesina* angehört, entstanden zu denken wäre aus der unvollkommenen Vereinigung einer Var. *typica*-Geschlechtszelle mit männlicher Geschlechtsbestimmung und einer Var. *Valesina*-Geschlechtszelle mit weiblicher Bestimmung, und ebensowenig ist mit Morgan Polyspermie als Ursache zu betrachten. Dass überhaupt der Gynandromorphismus nicht von geschlechtsbestimmenden Befruchtungsprozessen abhängig zu sein braucht, das lehren schon die von Pérez ausführlich beschriebenen, von parasitischen Stylopidenlarven bei wilden Bienen erzeugten Gynandromorphen.

Hier liegen Fälle vor, wo die junge Bienenlarve erst nachträglich von dem wahrscheinlich dann schon im Prinzip bestimmten Geschlecht abgelenkt werden, ohne dass irgendwelche abnormale Befruchtung die Ursache sein kann. Wahrscheinlich findet die Bestimmung des Geschlechts schon sehr früh statt; dass die bei Insekten häufig beobachteten halbierten Zwitter bzw. Gynandromorphen darauf zurückzuführen sind, dass hier die definitive Entscheidung zur Zeit der ersten Furchungsteilung stattgefunden hat, ist m. E. nicht unwahrscheinlich. Von diesem einfachen Verhalten bis zu den gemischten Gynandromorphen, von welchen die stylopisierten *Anthrena*-Exemplare ein extremes Beispiel bilden, gibt es allerhand Übergänge. Je später Eigenschaften beider Geschlechter gleichzeitig auftreten, um so sauberer scheint mir die Vermischung. Dass wir in dem Fall der *Anthrenen* die Ursache durchschauen können, ändert das Wesen der Erscheinung nicht. Auch die Hahnenfedrigkeit ge-

hört zu diesen extremen Fällen des Gynandromorphismus und auch hier kommt es vor, dass die sich zeigenden männlichen Charaktere nicht zu der Rasse der Henne passen, was mit dem oben über *Argynnis Paphia* mitgeteilten im Prinzip ganz übereinstimmt.

Einige Beobachtungen über *Trypanosoma rotatorium*.

(Vorläufige Mitteilung.)

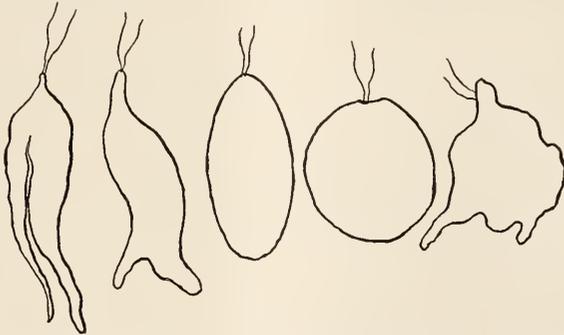
Von Dr. Lebedeff.

(Aus dem Bakteriologischen Institut zu Moskau.)

(Hierzu 1 Textfigur.)

Mit dem Studium von Trypanosomen beschäftigt, habe ich folgende Resultate erzielt, die ich hier kurz veröffentlichen will.

Meine Beobachtungen bestätigen die Angaben früherer Autoren, dass bei den Fröschen die Trypanosomen in zwei verschiedenen Modifikationen vorkommen. Eine Form hat einen ausgestreckten Leib, sehr stark entwickelte undulierende Membran und ist gewöhnlich mit einer sehr starken Geißel versehen. Der Blephoroplast liegt am vorderen Ende. Die andere Form hat eine rundliche Ge-



stalt und plumpes Aussehen. Die undulierende Membran ist verhältnismäßig schwach, die Geißel fehlt und der Blephoroplast liegt neben dem Kern. Nach der Lage des Blephoroplasten ist diese zweite Form mehr „embryonal“. Gewöhnlich findet man die Frösche im Zustand chronischer Erkrankung. Die Trypanosomen kommen in einigen Gegenden sehr oft vor (bis zu 95% bei untersuchten Fröschen), jedoch niemals in großer Zahl (1–5 im Präparat).

Ganz sichere Teilungsformen habe ich niemals beobachten können. Die Impfungen des trypanosomhaltigen Blutes der Frösche und anderer Amphibien bleiben stets negativ.

In dem Kondenswasser von Agaragar mit gleichen Volumen des Froschblutes gemischt, machen die Trypanosomen einen ganz merkwürdigen Entwicklungsgang durch, allmählich nämlich wandeln sie sich in die Chritidienformen um, was auch im besten Einklang mit den Angaben anderer Autoren steht.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Meijere Johannes Cornelius Hendrik de

Artikel/Article: [Über getrennte Vererbung der Geschlechter. 216-223](#)