

Woltereck, R.: Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden.

Intern. Revue d. g. Hydrobiologie, Bd. IV, Heft 1/2, S. 91.

Die vorliegende Arbeit, die aus den Untersuchungen Woltereck's über Artveränderung bei Daphniden herauskristallisierte, trägt wesentlich zur Klärung des Problems der Geschlechtsbestimmung bei und reiht sich den bahnbrechenden Arbeiten von Wilson und Correns an, welche die Behandlung der Frage nach den Ursachen der Geschlechtsbestimmung aus dem Gebiet nebulöser Spekulationen in experimentelles Fahrwasser gebracht haben.

Dass gerade Daphniden als Studienobjekt dienen, bot den Vorteil, dass hier — bei parthenogenetischer Fortpflanzung — die Geschlechtsbestimmung nur in dem zur Untersuchung vorliegenden Individuum erfolgen kann und zwar nur im Ovarium desselben, da die im Brutraum befindlichen Entwicklungsstadien bereits unwiderlich σ oder σ sind. Allerdings ist mit dem Daphnidenmaterial auch ein sonst fehlender Nachteil verknüpft, nämlich das Vorhandensein von drei Eiquantitäten: σ Subitaneiern, σ Subitaneiern und Dauereiern. Die Verkoppelung der beiden letzten Quantitäten, sowie auch die zytologische Sonderstellung der Dauereier lassen jedoch die Untersuchung auch dann einwandfrei erscheinen, wenn die Dauereier ganz vernachlässigt werden. Es spitzt sich demnach die ganze Arbeit auf die Frage zu: Welche Ursachen entscheiden, ob die Subitaneier im Ovarium männlich oder weiblich determiniert werden?

Die hierüber an anderen Organismen angestellten Untersuchungen lassen mit vier Möglichkeiten rechnen:

1. Ein Teil der Forscher glaubt äußere Ursachen für die Geschlechtsbestimmung verantwortlich machen zu müssen, z. B. Temperatur, Hunger, chemische Einflüsse.

2. Andere legen das Hauptgewicht auf innere Ursachen.

3. McClung und Wilson suchen konstante Beziehungen zwischen dem Geschlecht und dem Vorhandensein eines besonderen Chromosoms in den Keimzellen herzustellen¹⁾.

4. Die Anhänger R. Hertwig's sehen in Veränderungen der Kernplasmarelation die eigentliche Ursache der Geschlechtsbestimmung.

Selbst an selben Objekt (z. B. *Hydatina senta*) kamen verschiedene Beobachter zu ganz verschiedenen Resultaten. Trotz aller Widersprüche scheint daraus jedoch folgendes sicher hervorzugehen: 1. Verschiedene lokale Biotypen verhalten sich in sexueller Beziehung recht verschieden. 2. Der Geschlechtsbestimmung liegen innere, veränderliche Faktoren zugrunde. 3. Chemische Verhältnisse können zu Zeiten nichtsdestoweniger einen Einfluss ausüben. 4. Die Einflüsse können sich nicht nur auf das Geschlecht des beeinflussten Eies, sondern auch auf die folgende Generation erstrecken. —

1) Gegen welche Annahme ein Befund Winkler's an *Thalietrum Fendleri* spricht.

Die gleichen Sätze konnten aus dem an Daphnien gewonnenen Tatsachenmaterial abgeleitet werden, worüber nachstehendes Referat Aufschluss gibt:

Woltereck legte sich zunächst die Frage vor, ob äußere Einwirkungen einen maßgebenden Einfluss auf die Geschlechtsbestimmung bei Daphniden haben können. Schon in früheren Arbeiten zeigten Woltereck und sein Schüler v. Scharfenberg, dass speziell Temperatur- und Nahrungsverhältnisse einen allerdings zeitlich beschränkten Einfluss auf die Sexualität zu nehmen vermögen. Außerhalb der labilen Perioden erfolgt die Geschlechtsbestimmung aber nicht nur unabhängig vom Milieu, sondern vielfach geradezu gegen den Einfluss der äußeren Faktoren. Es ist demnach äußerst wahrscheinlich, dass auch die Wirkung während der labilen Periode keine direkte ist, sondern in einer Umsteuerung des inneren Ursachengetriebes besteht, das während der stabilen Perioden als zwangsläufig anzusehen ist. Auch die Tatsache des doppelsinnigen Temperatureinflusses spricht gegen die Annahme einer direkten Determination des Geschlechtes.

Der völlig undeutliche Einfluss chemischer Substanzen ist unbedingt indirekt und dürfte in einem Eingreifen in die Assimilationsvorgänge bestehen. Eine Reihe sehr interessanter Optimum- und Minimumkulturen (hinsichtlich der Temperatur und Ernährung) sowie Kulturen operierter und mit Mikrosporidien infizierter Daphnien zeigte, dass während der labilen Perioden des Ovariums der Einfluss äußerer Einwirkungen ein sehr tiefgreifender sein kann, indem sogar eine Präinduktion des Geschlechtes der künftigen Nachkommenschaft aus den Eiern der Versuchstiere stattfinden kann.

Weiters wendet sich Woltereck der Frage zu, ob die Geschlechtsbestimmung der Daphnien durch verschiedene zytologische Ausstattung der Eier erklärt werden kann. Es handelt sich hier einmal um die Heterochromosomenfrage. Sichtbare Chromosomendifferenzen liegen bei den studierten Daphnien keine vor. Aber auch wenn unsichtbare substantielle Differenzen vorhanden sein sollten, was andere Untersuchungen unseres Autors sehr wahrscheinlich machen, so ist damit — wie Woltereck in Übereinstimmung mit Haecker sehr richtig betont — für die aufgeworfene Frage nach den Geschlechtsursachen nichts gewonnen. Denn alle Heterochromosomen können wohl als frühe Geschlechtsmerkmale, aber niemals als Geschlechtsursachen betrachtet werden. Unter zytologischer Ausstattung kann man aber auch Quantität und Qualität der im Ei enthaltenen Nährsubstanzen verstehen, die nach Boveri für die Geschlechtsbestimmung maßgebend sein sollen. Auch diese Verhältnisse sind für das Geschlecht irrelevant; hierfür liegt Woltereck ein besonders umfangreiches Beobachtungsmaterial zugrunde.

Eine eingehende Behandlung erfährt ferner R. Hertwig's Lehre vom Einfluss der Kernplasmarelation auf die Geschlechtsverhältnisse, weil der typische Verlauf der Daphnidenfortpflanzung ganz im Sinne Hertwig's verläuft, während die Experimente gegen die Annahme

der Lehre Hertwig's sprechen, oder wenigstens ebenfalls die verschiedenen $\frac{k}{p}$ -Relationen nur als Geschlechtsmerkmale, nicht aber als Ursachen ansehen lassen.

So ist das frühzeitige Eintreten der Sexualperiode bei *Polyphenus* und *Simocephalus* eine kaum mit der Hertwig'schen Auffassung in Einklang zu bringende Erscheinung. Ebenso stehen die Fälle jahrelang andauernder Parthenogenese und völliger Azyklie in Widerspruch mit den Forderungen der $\frac{k}{p}$ -Relation. Da in jüngster Zeit von Langhans Zweifel darüber geäußert wurden, ob in unseren Seen wirklich azyklische Kolonien von *Bosmina* z. B. vorkommen, ist es wichtig zu betonen, dass den Schlussfolgerungen Woltereck's auch azyklische Kulturen zugrunde lagen. Merkwürdige Erscheinungen zeigten die p. E.-Kulturen, d. h. solche, die im Gegensatz zu dem als e. E.-Kulturen bezeichneten aus befruchteten Dauereiern gewonnenen Versuchstieren, aus isolierten ♀♀ nach vorhergegangener Ehippienbildung erhalten wurden. In solchen p. E.-Kulturen zeigte sich eine wiederholte Überwindung von Bisexualitäts- und Depressionsperioden, was zur Annahme zwingt, dass eine Herstellung des status quo ante hinsichtlich der $\frac{k}{p}$ -Relation auch ohne Amphigonie möglich wäre. Auch die schon oben erwähnte Unabhängigkeit des Geschlechts von der Eigröße spricht gegen Hertwig's Anschauungen. Eine ganz besondere Schwierigkeit erwächst denselben aus einem speziellen Fall der Präinduktion des Geschlechtes bei weiblichen Eiern. Diese Verhältnisse lassen sich am besten darstellen, wenn wir in Anlehnung an die Terminologie von Driesch von einer prospektiven Valenz der Eizellen sprechen, womit gesagt sein soll, dass in einem Ei neben dem eigenen Geschlecht bereits das Geschlecht der folgenden Generation potentiell vorhanden ist. Von den verschiedenen Fällen der prospektiven sexuellen Valenz ist für die vorliegende Beweisführung der Fall wichtig, in dem weiblich determinierte Eier zunächst ♂, später weibliche Würfe liefern²⁾. Hierüber sagt Woltereck: „Ganz unmöglich scheint mir die Aufgabe, eine $\frac{k}{p}$ -Relation auszudenken, welche noch weiblich determiniert ist, dabei aber erstens die Tendenz zur Verschlechterung (i. e. Produktion der ♂) und zweitens zur nachfolgenden Wiederherstellung der weiblichen Relation in sich tragen müsste.“

Mag auch die sekundäre Rolle der $\frac{k}{p}$ -Relation für die Geschlechtsbestimmung noch so wichtig sein, so kann ihr doch niemals der Charakter einer geschlechtsbestimmenden Ursache zukommen.

2) Vom Autor mit „♀ (-♂♂ . . ♀♀) Eier“ bezeichnet.

Die bisher gewonnenen negativen Ergebnisse veranlassen Woltereck anzunehmen, dass die Geschlechtsbestimmung durch alternative geschlechtsbestimmende Faktoren (Woltereck zieht es vor, von Substanzen zu reden) bedingt sei. Die Übereinstimmung der Sexualdifferenzen mit somatischen Merkmalen lässt es nahelegend erscheinen, dass konkurrierende Anlagen vorliegen, was ja auch mit den klassischen *Bryonia*-Experimenten von Correns in bestem Einklang steht. Die verschiedenen Eitypen sind nach Woltereck mit verschiedenen, antagonistischen Geschlechtssubstanzen ausgerüstet und zwar muss angenommen werden, dass eine Eizelle ♂ und ♀ Substanz erhält.

Solange die Keimzellen des Ovariums nicht determiniert sind, sind beide Substanzen in denselben als latent zu denken. Die Geschlechtsbestimmung besteht in der Aktivierung der einen der konkurrierenden Substanzen bezw. der „Hemmung“ der anderen, latentbleibenden Substanz. Die Verhältnisse liegen also etwa so wie bei dem Zutagetreten des dominierenden Merkmales bei den Bastarden. Während aber dort die Dominanz eines Merkmals sich als meistens konstant erweist, kann hier in einem Fall das Merkmal „männlich“, im anderen das Merkmal „weiblich“ dominieren. Wie diese Aktivierung der dominierenden Substanz sich vorstellen lässt, bezw. das Latentbleiben der rezessiven Substanz durch Hemmung, zeigt Woltereck durch eine auf der Fermentlehre aufgebauten Arbeitshypothese, bezüglich derer auf das Original verwiesen werden muss.

Die Geschlechtsbestimmung kann nicht nur — wie in den bisher behandelten Fällen zur Zeit der Fertigstellung der Eier im Ovarium stattfinden, sondern noch in einer zweiten labilen Periode, die viel früher anzusetzen ist, in einem Zeitpunkt, in dem das zu determinierende Ei noch gar nicht differenziert ist (im Keimlager des Ovariums), oder in der das Ei nur potentiell im reifenden mütterlichen Ei enthalten ist; endlich gehört auch die Beeinflussung der Dauerstadien (durch Wärme oder durch Verzögerung des Ausschlüpfens) hierher. In diesem Falle wird nicht das Geschlecht des im Dauerei sich entwickelnden Tieres (stets ♀!), sondern das seiner ersten Würfe in sehr auffälliger Weise beeinflusst.

Die Vorgänge, die sich in allen diesen drei Fällen abspielen, können nicht mit denen übereinstimmen, die sich bei Geschlechtsbestimmung in der zweiten labilen Periode abspielen, da ja von einer Aktivierung hier noch nicht die Rede sein kann. Woltereck fasst sie als „Reifungshemmungen“ der Gensubstanzen zusammen im Gegensatz zur Aktivierungshemmung, welche das fertige Ovarialei betrifft.

Die Beobachtung, dass bei derselben Eizelle einmal die Eigenschaft „männlich“ dominieren kann, unter anderen Umständen die Eigenschaft „weiblich“ führt dazu, von Valenzänderungen dieser Eigenschaften zu sprechen; diese Änderungen müssen nach den von Woltereck ausgeführten Experimenten aus inneren Ursachen in rhythmischer Weise erfolgen. Nimmt die Valenz der einen Geschlechtseigenschaft ab und die der antagonistischen Eigenschaft

entsprechend zu, so muss ein Zeitpunkt kommen, in dem sich beide die Wage halten. Während dieser inneren „Äquivalenz“ der Eigenschaften kann das Milieu einen entscheidenden Einfluss auf die Geschlechtsbestimmung ausüben. Ist aber die eine Valenz stark gehemmt, so dass die antagonistische dominiert, so ist dem Milieu der geschlechtsbestimmende Einfluss benommen.

Die Periodizität der Valenz kommt sehr deutlich zum Ausdruck, wenn man die Geschlechtsverhältnisse der aufeinanderfolgenden Generationen einer Daphnidenkultur sowie die der aufeinanderfolgenden Würfe vergleicht. In beiden Fällen zeigen sich gleichsinnige Valenzänderungen, obwohl nur ein einziger den Einzelfällen gemeinsamer Faktor aufgefunden werden kann, nämlich die Zeit. Der Valenzrhythmus erfolgt in einem von der Generationszahl unabhängigen Tempo. Verfolgt man das Schicksal der Nachkommenschaft der aufeinanderfolgenden Würfe einer Daphnie, so kommt die Unabhängigkeit von der Generationszahl deutlich zum Vorschein; wir sehen da z. B. die Dominanz männlicher Eigenschaften bei den späteren Würfen früher Generationen und gleichzeitig in den frühen Würfen später Generationen auftreten. Und obgleich das Tempo der periodischen Veränderungen durch Temperatureinflüsse in oft recht auffälliger Weise beeinflusst werden kann, geben die vorliegenden Untersuchungen mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit der Weismann'schen Zyklenlehre recht. Die Zyklen der Daphnien vergleicht Woltereck treffend mit anderen an bestimmte Zeitabläufe gebundenen Prozessen, z. B. Brunstperioden oder — genauer auf den vorliegenden Fall passend — mit der alljährlich wiederkehrenden Geschlechtsreife protogynen oder protandrischer Zwitter.

Dr. V. Brehm, Eger.

Meine Antwort auf Pater Wasmann's Erklärung.

Von W. Branca-Berlin.

Einem Buche von mir: „Der Stand unserer Kenntnisse vom fossilen Menschen“¹⁾ hatte ich zum Schlusse eine Richtigstellung beigefügt, in der ich mich verwahrte gegen missverständliche Wiedergabe der Ergebnisse, zu denen ich in einem 10 Jahre früher gehaltenen öffentlichen Vortrage über den fossilen Menschen gelangt war²⁾.

Darauf hat Pater E. Wasmann S. J. in einer Schrift: „Prof. Branca über den fossilen Menschen. Eine Richtigstellung“³⁾, jene meine Richtigstellung einer Besprechung unterzogen und die Aufforderung an mich gerichtet, über gewisse Punkte mein Urteil zu ändern und „der Wahrheit die Ehre zu geben“.

1) Leipzig 1910, bei Veit u. Co.

2) W. Branca, Der fossile Mensch. Abh. V. intern. Zool.-Kongress, Berlin 1902.

3) Stimmen aus „Maria-Laach“, Jahrg. 1911, Heft 2 u. 3, Freiburg i. B., Herder'scher Verlag.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [31](#)

Autor(en)/Author(s): Brehm Vincenz

Artikel/Article: [Woltereck, R.: Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden. 707-712](#)