

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einzusenden zu wollen.

Bd. XXXII.

20. Januar 1912.

№ 1.

Inhalt: Hertwig, Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. — Mische, Über Symbiose von Bakterien mit Pflanzen. — Tiralá, Vorläufige Mitteilung über „Regeneration und Transplantation bei *Criodrilus*“. — Hadži, Über die Podozysten der Scyphopolypen. — Wasmann, Zur Verständigung mit Herrn Prof. Branca.

Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen.

Von Prof. Richard Hertwig (München).

Mit 7 Figuren.

Nachdem jahrzehntelang die Beantwortung der Frage nach den Faktoren, welche das Geschlecht bestimmen sowohl im Tier- wie auch im Pflanzenreich trotz eifriger Bemühungen auf unüberwindliche Schwierigkeiten gestoßen war, sind in den beiden letzten Jahrzehnten, besonders in dem letzten so gewaltige Fortschritte erzielt worden, dass es sich empfiehlt, eine kurze Zusammenstellung der wichtigsten Resultate an dieser Stelle zu geben. Wenn dieselbe sich auch hauptsächlich mit den Arbeiten beschäftigen wird, welche das Tierreich behandeln, so mögen doch auch anhangsweise die Resultate der Botaniker kurze Berücksichtigung finden.

Die Fortschritte, welche erzielt wurden, verdanken wir zum Teil der mikroskopischen Beobachtung, zum Teil dem Experiment. Wir wollen mit den ersteren beginnen.

I. Die Lehre von den geschlechtsbestimmenden Chromosomen.

Von großer Bedeutung war der Nachweis von zweierlei Spermatozoen, von denen die einen das männliche, die anderen das weibliche Geschlecht erzeugen. Die Unterschiede lassen sich wenigstens

mit den uns zur Zeit zu Gebote stehenden Hilfsmitteln bei den reifen Spermatozoen nicht erkennen, treten aber während der Reifeteilungen zutage. Gewisse, die Unterschiede vorbereitende Erscheinungen können sogar, wenn auch nicht in allen Fällen, bis in die Zeit der Spermatogonien zurückverfolgt werden. Um die Unterschiede klar zu machen, muss ich ganz kurz die wichtigsten Punkte der Reifeteilungen und einige weitere für uns bedeutungsvolle Ergebnisse der experimentellen Entwicklungsgeschichte vorausschicken.

Bekanntlich zeichnen sich die Reifeteilungen der Geschlechtszellen und so auch der Spermatiden oder Samenzellen dadurch aus, dass man nur halb so viel Chromosomen zählt, als man sie sonst bei den Zellteilungen der betreffenden Tierart — sowohl bei den Teilungen der somatischen Zellen, als auch der Ovogonien und Spermatogonien — beobachtet. Diese „Reduktion“ der Chromosomenzahl bei den reifenden Geschlechtszellen ist Ursache, dass bei der Befruchtung die beiden Geschlechtskerne, der Ei- und Samenkern, nur die Hälfte der normalen Chromosomenzahl besitzen und dass durch ihre Vereinigung die Normalzahl wieder hergestellt wird. Man kann dieses fundamental wichtige Verhältnis der Chromosomenzahlen auch anders ausdrücken, wie es von den Botanikern aus später zu erörternden Gründen geschieht, und die Chromosomenzahl der Geschlechtskerne als die Norm betrachten und von einer durch die Befruchtung bewirkten Verdoppelung der normalen Zahl sprechen. Der reduzierte Geschlechtskern wird dann als haploid, der durch Vereinigung der Geschlechtskerne entstandene Furchungskern und seine Abkömmlinge, die Kerne der Körperzellen als diploid bezeichnet. Diploide Kerne besitzen auch die Geschlechtszellen bis zu dem Zeitpunkt, auf welchem die Reifung beginnt, d. h. die Spermatogonien und Oogonien in der Zeit ihrer Vermehrung, während deren sie sich wenigstens in dieser Hinsicht ganz wie Körperzellen verhalten.

Wir wissen nun, dass ein Ei sich mit einem haploiden Kern ganz normal entwickeln kann. Dieser Fall tritt sowohl bei der künstlichen Parthenogenese, als auch bei der sogen. Merogonie ein. Von künstlicher Parthenogenese sprechen wir, wenn ein Ei, z. B. das Ei eines Seeigels, sich ohne Befruchtung, angeregt durch äußere Einflüsse der verschiedensten Natur, unter denen chemische Wirkungen an erster Stelle zu nennen sind, zu teilen beginnt und einen, soweit wir zur Zeit urteilen können, normalen Organismus liefert. In diesem Fall entwickelt sich das Ei nur mit dem Eikern. Das Gegenstück hierzu liefert die Merogonie, die Entwicklung eines seines Eikerns beraubten Eies, dem durch Befruchtung ein Samenkern zugeführt wurde. Hier entwickelt sich das Ei ebenfalls in normaler Weise, diesmal aber nur mit dem Samenkern. Da nun Teilung und Wachstum einer jeden Zelle und so auch des Eies

und seiner Abkömmlinge, der Furchungskugeln, auf dem Zusammenwirken von Kern und Protoplasma beruht, da ferner dieses Zusammenwirken in vollkommen ausreichender Weise von einem haploiden Kern geleistet wird, ist der diploide Kern in physiologischem Sinn ein Doppelkern, d. h. was der Kern der Zelle leisten soll, wird doppelt geleistet einmal durch den Samenkern, das andere mal durch den Eikern. Man hat diesen Gedankengang in der Weise ausgedrückt, dass der Furchungskern nicht nur zweimal soviel Chromosomen enthält als jeder einzelne Geschlechtskern, sondern ein doppeltes Sortiment von Chromosomen, ein väterliches und ein mütterliches d. h. ein Sortiment, welches die väterlichen, ein zweites Sortiment, welches die mütterlichen Eigenschaften überträgt. Die Rückkehr des diploiden Kerns zum haploiden, die Reduktion der Chromosomenzahl, deutet man durch die auf vielerlei Beobachtungen gestützte Annahme, dass das mütterliche und das väterliche Sortiment, welche bis dahin getrennt nebeneinander hergingen, nunmehr zur Vereinigung gelangen und zwar in der Weise, dass jedesmal korrespondierende väterliche und mütterliche Chromosomen sich miteinander verbinden (Konjugation der Chromosomen). Durch diese Vereinigung werden aus den einfachen oder univalenten Chromosomen Doppelchromosomen oder bivalente Chromosomen gebildet werden.

Unter den Beweisen, welche für die Lehre von der „Konjugation der Chromosomen“ ins Feld geführt werden, steht in erster Linie der Beweis, welcher sich auf den in vielen Fällen gelungenen Nachweis der Verschiedengestaltigkeit der Chromosomen stützt, aus welcher man auf ihre physiologische Verschiedenartigkeit, ihre verschiedene Bedeutung für die Bildung der Organe, geschlossen hat. Es kommt vor, dass die Chromosomen innerhalb eines haploiden Kernes sich durch Größe und Gestalt nicht unwesentlich voneinander unterscheiden. Dann kehren, wenn wir zunächst von den sogleich zu besprechenden „Heterochromosomen“ und „Idiochromosomen“ absehen, den Trägern der sexuellen Differenz der Kerne, die gleichen Größenunterschiede im Eikern und im Samenkern wieder. Im diploiden Kern, welcher aus Vereinigung von Ei und Samenkern entstanden ist und durch Teilung auf alle Körperzellen und alle Spermatogonien und Ovogonien übertragen wird, findet man jede spezifische Chromosomengestalt und -größe in mindestens zwei Exemplaren wieder (Fig. 1). Wenn man nun weiter feststellt, dass in den Ovocyten und Spermatocyten immer wieder der haploide Zustand hergestellt wird und zwar in der Weise, dass jedes Chromosomenpaar des diploiden Kerns durch ein einfaches Chromosom des haploiden Kerns vertreten wird, so lässt sich nicht verkennen, dass alle diese Tatsachen der Lehre von der Konjugation der Chromosomen, genauer gesagt der Konjugation der Konjuga-

dierenden väterlichen und mütterlichen Chromosomen ein hohes Maß von Wahrscheinlichkeit verleihen.

An die geschilderten Verhältnisse müssen wir nun anknüpfen, wenn wir den sexuellen Dimorphismus der Spermatozoen erläutern wollen. Derselbe wurde zunächst für Wanzen, später auch für manche Orthopteren und Coleopteren, Dipteren und Odonaten, im ganzen für nahe an hundert Arten festgestellt und später auch bei manchen Spinnen, Tausendfüßern, Würmern und Wirbeltieren wiedergefunden. Die ersten hier einschlägigen Beobachtungen stammen von Henking; sie wurden nach längerer Zeit von Mc Clung wieder aufgegriffen, welcher zuerst die Vermutung aussprach, dass es sich um einen sexuellen Dimorphismus der Spermatozoen handele. Eine Klarstellung erfuhren jedoch die

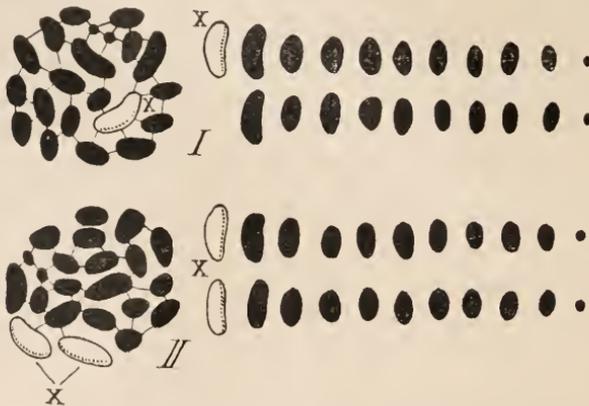


Fig. 1. *Anasa tristis* (nach Wilson). Äquatorialplatte I einer Spermatogonienteilung, II einer Oögonienteilung, daneben die zugehörigen Chromosomen paarweis gruppiert.

Verhältnisse erst durch Wilson und seine Schüler Payne u. a., denen sich ferner Miss Stevens, Montgomery u. a. anschlossen.

Nach den Untersuchungen der amerikanischen Forscher lässt sich bei den Reifeteilungen der Spermatocyten und Spermatogonien der genannten Insekten vielfach besonders schön erkennen, dass die einzelnen Chromosomen durch Gestalt und Größe voneinander unterschieden sind, und dass in den diploiden Kernen der Spermatogonien die differenten Chromosomen eine paarweise Gruppierung gestatten. Von diesen das gewöhnliche Verhalten zeigenden Chromosomen — sie werden „Autochromosomen“ genannt — unterscheiden sich einige wenige, welche „Heterochromosomen“ oder auch „Idiochromosomen“ genannt werden. Wir wollen im folgenden den Namen „Heterochromosomen“ gebrauchen. Dieselben sind in Fig. 1 wie in allen folgenden Figuren hell ausgespart; sie zeigen bei der Teilung der Spermatogonien das auffallende Verhalten, dass

sie sich auf dem Stadium der Äquatorialplatte nicht wie die Autochromosomen paarweis gruppieren lassen. Dies kann in verschiedener Weise bedingt sein. Ich gehe von dem am leichtesten zu verstehenden Fall aus, welcher zugleich auch am frühesten beobachtet worden ist: in der einen Hälfte der Äquatorialplatte — und zwar, wie sich durch genauere Untersuchung herausgestellt hat, in der Hälfte, welche von der Mutter stammt (dem „mütterlichen Sortiment“) — ist ein Chromosom vorhanden, welches in der anderen Hälfte, dem „väterlichen Sortiment“, fehlt. Die Gesamtzahl der Chromosomen ist dann eine unpaare; sie beträgt z. B. bei *Anax* 27, bei *Brachystola* und anderen Acridiern, sowie bei *Pyrhocoris* 23, bei *Anasu*, *Euthoitha*, *Narnia* 21, bei *Protenor* und *Alydus* 13. Das unpaare Chromosom wurde von den amerikanischen Forschern lange Zeit über „odd chromosom“, „unpaired chromosom“, „monosom“, von deutschen Zoologen das „akzessorische Chromosom“ genannt. Neuerdings hat Wilson die Bezeichnung x-Chromosom in Vorschlag gebracht, welche ich im folgenden beibehalten werde.

Es ist klar, dass wenn bei der Reifeteilung eine Reduktion der Chromosomenzahl durch Konjugation korrespondierender (homologer) Chromosomen zu bivalenten Elementen herbeigeführt wird, das x-Chromosom leer ausgehen muss, da ja ein Partner, mit welchem es verschmelzen könnte, fehlt. Dieses außergewöhnliche Verhalten muss auch auf den Verlauf der Reifeteilungen einen Einfluss ausüben. Zwischen der Mehrzahl der Biologen herrscht Übereinstimmung, dass die beiden letzten Teilungen, welche der Fertigstellung der Geschlechtsprodukte sowohl der Eier wie der Spermatozoen vorausgehen und die Reifeteilungen genannt werden, einen verschiedenen Charakter haben. Bei einer Teilung, der Reduktionsteilung, gehen die beiden Stücke des bivalenten Chromosoms, welches aus der Konjugation eines homologen väterlichen und mütterlichen Chromosoms entstanden ist, wieder auseinander; bei der anderen Teilung, der Äquationsteilung, wird das vorhandene Chromosom tatsächlich halbiert. Das besondere Verhalten des x-Chromosoms kann selbstverständlich nur bei der Reduktionsteilung zum Austrag kommen. Da es univalent ist, kann es sich nicht in zwei Paarlinge trennen. Die Folge ist, dass während die Komponenten der Autochromosomen bei der Metakinese auseinander weichen und somit auf die beiden Seitenplatten und im weiteren Verlauf auf die beiden Teilprodukte gleichmäßig verteilt werden, das x-Chromosom ungeteilt nach einem Pol wandert (Fig. 2), so dass nur das eine Teilprodukt das x-Chromosom enthält, das andere leer ausgeht. Da nun bei der Äquationsteilung das x-Chromosom sich wie alle anderen Chromosomen in zwei gleiche Stücke teilt, müssen zum Schluss der Reifeteilungen 4 Spermatozoen und später 4 Samenfäden vorhanden sein, von denen 2 das x-Chromosom besitzen, 2 andere dagegen nicht.

Dies lässt sich auch durch direkte Beobachtung feststellen, solange sich die männlichen Samenelemente auf dem Stadium der Spermatiden befinden. Bei *Pyrrhoecoris* besitzt demgemäß die eine Hälfte der Spermatiden 12, die andere 11 Chromosomen, desgleichen bei den Acridiern, bei *Anasa* etc. betragen die entsprechenden Zahlen 11 und 10, bei *Protenor* 7 und 6. Wenn die Kerne später zum Kopf des Spermatozoon verklumpen, ist der Unterschied, wie schon oben hervorgehoben wurde, wenigstens in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle nicht mehr nachweisbar. Er würde aber wieder deutlich werden, wenn es gelänge, geeignete Befruchtungsstadien zu beobachten, die Stadien, welche der Verschmelzung der Geschlechtskerne vorausgehen und auf denen dann häufig die Chromosomen, ehe sie sich zu einer einheitlichen Äquatorialplatte einstellen, erkannt und gezählt werden können.



Fig. 2. *Anasa tristis* (nach Wilson). Spermatozoenentwicklung, Anaphase der zweiten Reifeteilung, daneben die beiden Seitenplatten, die eine mit, die andere ohne *x*-Chromosom.

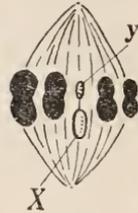


Fig. 3. *Euschistus variolarius* (nach Wilson). Spermatozoenentwicklung, zweite Reifeteilung, daneben die beiden Seitenplatten der Anaphase, die eine mit einem *x*, die andere mit einem *y*-Chromosom

In der Literatur liegen nun nicht wenige Beobachtungen vor, welche im Anschluss an die referierten Insektenbefunde angestellt wurden und die Existenz von *x*-Chromosomen in der Spermato-genese und die dadurch bedingte Verschiedenartigkeit der Spermatozoen in anderen Tierabteilungen nachgewiesen haben. Indem ich die den Insekten nahestehenden Myriapoden (Blackmann und Medes) übergehe, nenne ich hier in erster Linie die Untersuchungen Schleip's und Boveri's an *Rhabdonema nigrorenosum* und die Untersuchungen von Gulick an *Heterakis vesicularis*, *H. dispar* und *H. inflexa*, sowie an *Strongylus tenuis* und *Str. paradoxus*. Bei der Spermato-genese der hermaphroditen parasitischen Generation (Schleip), und der getrenntgeschlechtlichen freilebenden Generation (Boveri) von *Rhabdonema*, sowie den genannten *Strongylus*-Arten bilden sich Spermatiden mit 6 und 5 Chromosomen, von denen die ersteren somit durch die Anwesenheit des *x*-Chromosoms ausgezeichnet sind. Die *Heterakis*-Arten haben in entsprechender Weise 5 oder 4 Chromosomen.

Außer den Nematoden kommen für uns noch die Wirbeltiere in Betracht. Die ersten Beobachtungen hierüber verdanken wir Guyer, welcher beim Haushuhn und dem Perlhuhn die Spermatogenese untersuchte. In beiden Fällen enthalten die Spermatogonien 16 Autochromosome und 1 x-Chromosom. Die Zahl 16 erfährt bei der ersten Spermatocytenteilung eine Reduktion auf 8, in der zweiten eine weitere Reduktion auf 4. Das x-Chromosom zeichnet sich durch bedeutende Größe und durch eine dreilappige Gestalt aus; in den Prophasen ist es öfters in eine zweilappige Partie und ein kleineres Stück zerlegt; bei der ersten Reifeteilung geht es ungeteilt an einen Pol, so dass nur die Hälfte aller Spermatocyten II. Ordnung das x-Chromosom besitzt. Wenn diese Spermatocyten sich teilen, teilt sich auch das x-Chromosom, so dass schließlich zweierlei Spermatiden resultieren, die einen enthalten nur 4 Chromosome (Autochromosome), die anderen 5 (außer den 4 Autochromosomen noch das x-Chromosom). Die bedeutende Größe des x-Chromosoms ist Ursache, dass man die das x-Chromosom enthaltenden Spermatozoen an ihrer auffallenden Größe auch im Reifezustand erkennen kann. Die gleichen Zahlen wie Guyer bei Vögeln, hat Jordan beim *Opossum* gefunden.

Eine deutliche Trennung des x-Chromosoms in ein größeres und kleineres Stück, wie sie bei den Vögeln angedeutet ist, findet sich auch bei manchen Insekten. Bei *Syromastes* (Groß) und *Phylloxera* (Morgan) sind diese beiden Komponenten des x-Chromosoms bei den Teilungen des diploiden Kerns der Spermatogonien getrennt, verkleben aber im haploiden Kern der Spermatocyten. Die gleiche Eigentümlichkeit wird für die Spinne *Agelena naevia* beschrieben (Wallace); sie gewinnt dadurch an Interesse, dass sie nach Guyer's Angaben auch für die Spermatogenese des Menschen gilt. Beim Menschen sind in den Spermatogonien 20 Autochromosomen und 2 x-Chromosomen vorhanden. Die erste Reifeteilung ist eine Reduktionsteilung, bei welcher zweierlei Spermatocyten II. Ordnung resultieren, solche mit 10 Autochromosomen und solche mit 10 Autochromosomen und 2 x-Chromosomen. Da bei der II. Reifeteilung abermals ähnlich wie bei den Vögeln und dem *Opossum* die Zahl der Autochromosomen auf die Hälfte reduziert wird, entstehen Spermatiden mit 5 und 7 Chromosomen (5 Autochromosomen und 2 x-Chromosomen).

Unterschiede in der Spermatogenese analog denen, welche durch das Fehlen oder Vorhandensein des x-Chromosoms veranlasst werden, können nun noch in anderer Weise zustande kommen. Das x-Chromosom kann einen Partner besitzen, welcher sich aber von ihm durch geringere Größe unterscheidet. Wilson nennt dasselbe das y-Chromosom (Fig. 3). Wenn behufs Bildung des haploiden Kerns eine Konjugation der Chromosomen eintritt, verbinden sich das

x- und y-Chromosom untereinander, um bei der Reduktionsteilung wieder auseinanderzuweichen, so dass die eine Hälfte der Spermatischen durch das x-Chromosom, die andere durch das y-Chromosom charakterisiert ist. Auch diese Form der sexuellen Differenzierung der Spermatozoen besitzt eine weite Verbreitung; sie findet sich nicht nur bei einem Teil der Wanzen, sondern auch vielen Käfern (Stevens), manchen Dipteren (Stevens); auch wurde sie ganz neuerdings beim Meerschweinchen aufgefunden.

Eine dritte Möglichkeit ist dadurch gegeben, dass (ebenfalls bei Wanzen) das x-Chromosom nicht einfach ist, sondern durch 2—5 kleinere Chromosomen repräsentiert wird. Diesen steht dann ein y-Chromosom gegenüber (Fig. 4), welches bei *Acholla multispinosa* so groß ist, dass es an Masse den 5 x-Chromosomen gleichkommt, vielleicht

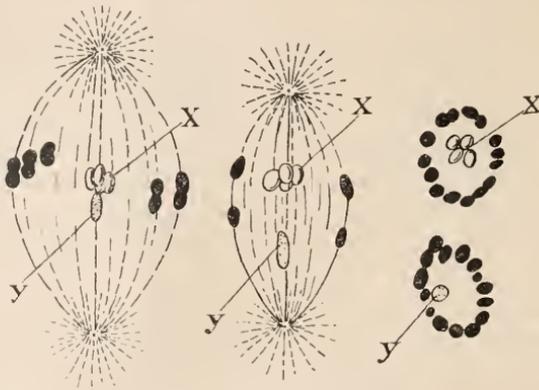


Fig. 4. *Galastocoris oculatus*, Spermatozoenentwicklung (nach Payne), zweite Reifeteilung, Metaphase und Anaphase, die Autochromosomen nur zum Teil dargestellt; daneben die beiden Seitenplatten der Anaphase

ihnen sogar überlegen ist. Eine Konjugation des y-Chromosoms mit den in Mehrzahl vorhandenen x-Chromosomen findet dann nicht statt; wohl treten in der Äquatorialplatte die x- und y-Chromosomen zu einer Gruppe zusammen, verteilen sich aber auf die beiden Pole, ohne untereinander zu verschmelzen.

In der bisherigen Besprechung habe ich ganz unerörtert gelassen, auf welchem Stadium der Samenreife die Differenzierung in zweierlei Spermatozoen erfolgt, in Spermatozoen, welche das x-Element enthalten und solche, welche das betreffende Chromosom gänzlich vermissen lassen oder zum Ersatz dafür das y-Chromosom besitzen. Die Differenzierung erfolgt in der Regel durch die Reduktionsteilung. Ob nun aber die erste oder die zweite Reifeteilung diesen Charakter besitzt, scheint von untergeordnetem Interesse zu sein. Nach den in der Literatur vorliegenden Angaben ist es z. B. bei Orthopteren, Coleopteren, Dipteren, den Nema-

toden, Vögeln und Säugetieren die erste, bei vielen Wanzen dagegen die zweite Reifeteilung. Autochromosomen und Heterochromosomen scheinen sich sogar hierin verschieden verhalten zu können. So gibt z. B. Schleip an, dass bei *Rhabdonema nigrovenosum* die Autochromosomen bei der ersten Teilung die Zahlenreduktion erfahren, während das x-Chromosom sich bei derselben in gleiche Stücke teilt und die Differenzierung erst bei der zweiten Teilung eintritt.

Abgesehen von ihrem Verhalten bei der Reifeteilung besitzen die Heterochromosomen noch weitere Eigentümlichkeiten, durch welche sie sich von den Autochromosomen unterscheiden. Dieselben kommen zum Teil schon vor den Reifeteilungen zum Ausdruck. In der den Reifeteilungen vorausgehenden Wachstumsperiode der Spermatocyten machen die Autochromosomen die speziell in der Neuzeit so eifrig studierten Formwandlungen durch, welche als dictyotänes, leptotänes, pachytänes, diplotänes Stadium bezeichnet worden sind. In dieser Zeit sind die Chromosomen schwach, vielfach auch gar nicht färbbar. Die Heterochromosomen dagegen fallen in dieser Zeit durch ihre starke Färbbarkeit auf als scharf umschriebene nukleolusartige Körper, sogen. Chromatin-Nukleoli. Meist sind sie in dieser Weise schon am Anfang der Wachstumsperiode zu erkennen, während die übrigen Chromosomen noch im Kernretikulum aufgelöst sind. Es kommt aber auch vor, dass sie erst kurz vor der Reifeteilung die nukleolusartige Beschaffenheit annehmen (Fliege *Drosophila*, Nematode *Rhabdonema*). Andererseits sprechen aber auch manche Beobachtungen dafür, dass bei einigen Orthopteren die Heterochromosomen schon auf dem Stadium der Spermatogonien einige Ähnlichkeit mit Nukleoli gewinnen können (*Decticus verrucivorus* nach Buchner, *Tryxalis* nach Brunelli). In den Fällen, in welchen mehrere Heterochromosomen vorkommen, außer dem y-Chromosom 2—4 x-Chromosome, können dieselben zu einem einzigen Nukleolus verschmelzen oder völlig getrennt bleiben, oder sie sind getrennt, sind aber in eine gemeinsame Platinmasse eingebettet (*Fitchia*, *Rocconetu*, *Sinea*, *Prionidus* nach Payne). Die hierin sich offenbarende nähere Beziehung zu dem Platin der echten Nukleoli kann sich auch noch in anderer Weise offenbaren. Außer dem Chromatin-Nukleolus ist meist auf dem Wachstumsstadium der Spermatide ein echter Platin-Nukleolus, das „Plasmosom“ der amerikanischen Forscher vorhanden. Dieses hat eine Tendenz mit dem Heterochromosomen-Nukleolus zu verschmelzen, so dass ein Körper entsteht, wie er von den Keimflecken vieler Eier bekannt ist, der von zwei durch ihr Färbungsvermögen scharf unterschiedenen Abschnitten gebildet wird.

Eine weitere allerdings nicht sehr häufig beobachtete Eigentümlichkeit des Heterochromosoms ist endlich in der Tendenz gegeben, ein Kernbläschen für sich zu bilden, wenn zwischen zwei

aufeinander folgenden Teilungen der Kern in den Ruhezustand übergeht. So hat Brunelli bei *Gryllus desertus* durch alle Stadien hindurch verfolgt, dass das x-Chromosom nach der ersten Teilung, welche hier eine Reduktionsteilung ist, an einem Spindelpol angelangt, unabhängig von den übrigen Chromosomen sich in ein Bläschen verwandelt.

Die große Bedeutung, welche die Entdeckung der Heterochromosomen für das Sexualitätsproblem besitzt, wurde durch das vergleichende Studium der Teilung der Ovogonien und Spermatogonien weiterhin sicher gestellt. Dasselbe führte zu dem Resultat, dass Befruchtung mit Spermatozoen, welche das x-Chromosom besitzen, Männchen liefert, Befruchtung mit Spermato-



Fig. 5. Spermatogenese von *Gryllus desertus* (nach Brunelli), Endphasen der ersten Reifungsteilung, x Heterochromosom.

zoen, welche das x-Chromosom nicht enthalten, häufig dafür das y-Chromosom. Weibchen. Wir wollen der Einfachheit halber die ersteren, die x-Spermatozoen, die letzteren, die y-Spermatozoen nennen. Die Beobachtungen, welche zu dieser wichtigen Erkenntnis geführt haben, sind folgende. Ovogonien und Spermatogonien besitzen den diploiden Kern, wie er aus der Befruchtung resultiert und in der Regel auch allen somatischen Zellen zukommt. Aus dem Chromosomenbestand der in Teilung begriffenen Spermatogonien und Ovogonien muss man somit entnehmen können, ob ein Zusammenhang zwischen der geschlechtlichen Differenzierung und dem Vorkommen von zweierlei Spermatozoen, solcher mit dem x-Element und solcher ohne dasselbe, vorhanden ist. Es stellte sich heraus, dass die Ovogonien das x-Element oder wo dieselben in größerer Zahl auftreten, die x-Elemente immer in Zweifzahl enthielten, die Spermatogonien dagegen immer nur in Einzahl. Für das fehlende x-Element war entweder kein Äquivalent vorhanden,

oder dasselbe war durch ein γ -Element gegeben. Die Konsequenz war, dass sehr häufig die Zahl der Chromosomen in den Spermato-
gonien sich als eine unpaare, bei den Ovogonien dagegen stets als
eine paarige herausstellte. Diese Verhältnisse lassen sich nur durch
die Annahme erklären, dass beiderlei Spermatozoen, die x -Sperma-
tozoen und die γ -Spermatozoen befruchtungsfähig sind und dass
die ersteren dabei Weibchen, die letzteren Männchen erzeugen.
Weiter muss geschlossen werden, dass die Eizellen sämtlich das
 x -Element vor der Befruchtung enthalten haben, dass sie somit in
dieser Hinsicht sämtlich gleichartig waren. Die Gleichartigkeit
der Eizellen, welche übrigens durch unmittelbare Beobachtung von
Morrill für Wanzen bewiesen wurde, ergibt sich auch aus einer
anderen Erwägung. Die beiden Sortimenten der Chromosomen der
Ovogonien sowohl das väterliche wie das mütterliche stimmen unter-
einander nicht nur rücksichtlich der Autochromosomen, sondern auch
der Heterochromosomen vollkommen untereinander überein. Bei
der Reduktionsteilung, der Umwandlung des diploiden Kerns in
den haploiden, können somit, sofern nicht besondere Einflüsse um-
gestaltend eingreifen, wie wir sie später noch kennen lernen werden,
immer nur gleichartige Elemente entstehen.

Vollkommene Sicherheit kann über die erörterte Frage selbst-
verständlich nur durch Beobachtung des Befruchtungsprozesses er-
zielt werden. Diese hat bei allen Insekten-Eiern mit großen
Schwierigkeiten zu kämpfen, ist dagegen bei den Nematoden leicht
anzustellen. Bei letzteren hat sich denn auch herausgestellt, dass
die Eikerne sämtlicher Eier das x -Chromosom enthielten, dass da-
gegen die Samenkern bei einem Teil der befruchteten Eier das
 x -Element vermissen ließen. In entsprechender Weise verhielten
sich auch die Furchungsstadien. *Rhabdionea nigroerosum*, welches
5 Autochromosomen besitzt, zeigte zweierlei befruchtete Eier, solche,
deren Eikern und Samenkern je $5 + 1$ x -Chromosomen enthielten
und solche, bei denen im Samenkern nur 5 Chromosomen vor-
handen waren ($5 + 0 x$).

Auf Grund der hier zusammengestellten Resultate zahlreicher
Untersuchungen können wir nunmehr den Satz formulieren, dass
bei Tieren aus den verschiedensten Abteilungen des Tier-
reiches alle reifen Eier untereinander gleichartig sind,
indem sie das x -Element besitzen, dass die geschlecht-
liche Differenzierung bei der Befruchtung durch das
Spermatozoon herbeigeführt wird. Die beiden Geschlechter
unterscheiden sich somit in bezug auf den Chromatinbestand ihrer
Kerne; das weibliche Geschlecht ist – um einen durch den Mende-
lismus eingeführten Ausdruck zu gebrauchen – **homozygot**, es ist,
soweit die Geschlechtschromosomen in Frage kommen, in bezug
auf den väterlichen und mütterlichen Anteil des Kerns gleichartig;

das männliche Geschlecht ist dagegen **heterozygot**. In der Mendel'schen Vererbungslehre werden nun diese beiden Ausdrücke in einem ganz bestimmten Sinn angewandt. Es ist zweifelhaft, ob dieser Sinn vollkommen für das Geschlechtsproblem zutrifft, ob die Geschlechter sich wie zwei „mendelnde“ Eigenschaften verhalten, was von vielen Seiten behauptet wird. Bevor nicht diese Frage vollkommen klar gelegt ist, möchte es sich empfehlen, die Ausdrücke „homozygot“ und „heterozygot“ zu vermeiden und durch die von Wilson vorgeschlagenen Bezeichnung **homogametisch** und **heterogametisch** zu ersetzen.

Wir sind nun vor die Frage gestellt, ob wir berechtigt sind, die aus zahlreichen Beobachtungen abgeleitete Lehre von der geschlechtsbestimmenden Wirkung der Spermatozoen zu verallgemeinern. Wie es bei der Neuheit des Problems nicht anders erwartet werden kann, sind die zur Beantwortung der Frage nötigen Erfahrungen noch zu unvollständig, um ein abschließendes Urteil zu gestatten. Immerhin liegen schon genügend Beobachtungen vor, welche erkennen lassen, dass die Verhältnisse nicht bei allen Tieren so einfacher Natur sind, wie in den geschilderten Beispielen.

Wir kennen die Spermatogenesen vieler Tiere, ohne dass es möglich gewesen wäre, bei ihnen etwas, was an Heterochromosomen erinnert, aufzufinden. Das Merkwürdige dabei ist, dass nahe verwandte Arten sich verschieden verhalten können. Miss Stevens fand bei Musciden deutliche ungleiche Heterochromosomen, vermisste dagegen jede Spur davon bei *Culex*, während die Gattung *Anopheles* eine vermittelnde Stellung einnahm. Bei dieser ergab sich die Besonderheit, dass die Heterochromosomen frühzeitig mit einem Paar Autochromosomen verschmolzen und daher schwer nachweisbar wurden. Bevor diese Verschmelzung sich vollzog, war es deutlich zu erkennen, dass die Heterochromosomen der Ovogonien untereinander gleich waren, beides also x-Chromosome. Die Heterochromosomen der Spermatogonien waren dagegen ungleich, also ein x- und ein y-Chromosom. Da nun die Volumina der Heterochromosomen im Vergleich zu den Volumina der Autochromosomen, mit denen sie verschmelzen, sehr gering sind, so ist nach der Verschmelzung der durch die Heterochromosomen bedingte Größenunterschied kaum zu erkennen. Nach den Beobachtungen Boveri's und Edwards' an *Ascaris megalocephala*, Sinety's und Mc Clung's an Orthopteren scheint eine derartige Verschmelzung von Heterochromosomen mit Autochromosomen öfters vorzukommen und sich vielfach nur noch dadurch bemerkbar zu machen, dass die Heterochromosomen sich früher verdichten (vgl. Wilson 1911). Aber auch ohne die Verschmelzung kann die Unterscheidung des x- und y-Chromosoms nahezu zur Unmöglichkeit werden. So sind nach Wilson die Unterschiede zwischen dem x-Chromosom und dem

y-Chromosom bei *Nezara viridula* leicht erkennbar, bei *N. hilaris* aber so minimal, dass sie ohne Kenntnis von *N. viridula* übersehen werden müssten. Man muss somit mit der Möglichkeit rechnen, dass die Unterschiede zwischen x- und y-Chromosomen quantitativ so gering sind, dass sie sich unserer Beobachtung entziehen. Es wäre sogar denkbar, dass quantitative Unterschiede ganz fehlen und die Unterschiede nur qualitativer Natur sind.

Wir haben bisher nur die eine Eventualität erwogen, dass der Grad der sexuellen Differenzierung der Spermatozoen eine Abminderung erfährt, bis sie schließlich für unsere Beobachtung nicht mehr nachweisbar ist. Wir müssen nunmehr noch die zweite Möglichkeit ins Auge fassen, dass sie extrem gesteigert ist, dass sie so groß wird, dass sie auch im ausgebildeten Spermatozoon deutlich erkannt werden kann. Wenn wir von den Angaben Guyers über Vögel absehen, sind die reifen x- und y-Spermatozoen nicht zu unterscheiden. Der Dimorphismus der Spermatozoen ist ein latenter. Nun kennen wir aber schon seit längerer Zeit einen sehr auffallenden Unterschied in Größe und Bau der Spermatozoen. Dieser Dimorphismus wurde zuerst von C. Th. v. Siebold bei *Paludina vivipara* entdeckt, bei welcher große wurmförmige Spermatozoen neben kleinen Spermatozoen von gewöhnlicher Beschaffenheit auftreten; ähnliche Verhältnisse wurden dann bei vielen anderen marinen Prosobranchiern nachgewiesen. Durch Meves wurde ferner gezeigt, dass der Dimorphismus bei *Paludina* darauf beruht, dass die normal aussehenden Spermatozoen auch normale Chromatinverhältnisse haben (eupyrene Spermatozoen Waldeyer's), dass bei den wurmförmigen Spermatozoen dagegen die Hauptmasse des Chromatins ausgestoßen wird (oligopyrene Sp.). Meves fand dann weiter, dass ein ähnlicher Dimorphismus der Spermatozoen auch bei manchen Schmetterlingen vorkommt, nur dass hier neben eupyrenen Spermatozoen sogen. apyrene vorkommen, bei denen das Chromatin vollkommen fehlt. Es lag nahe, auch in diesen Fällen, an einen Zusammenhang des Dimorphismus mit Geschlechtsbestimmung zu denken. Es war ja hier die durch das Fehlen des x-Chromosoms eingeleitete Chromatinverminderung zum Extrem gesteigert. Auch sprach eine anderweitige Überlegung zugunsten der Deutung. Bekanntlich begünstigt Parthenogenese die Bildung des männlichen Geschlechts, wie es die Hymenopteren, in geringerem Maße auch die Aphiden und Cladoceren zeigen. Befruchtung mit einem apyrenen Spermatozoon, sofern sie überhaupt vorkommt, würde in ihrem Endeffekt auf Parthenogenese hinauslaufen, da eine Kernkonjugation, das Wichtige bei der Befruchtung, nicht zustande kommen kann. Von diesen Erwägungen ausgehend habe ich schon vor mehreren Jahren Herrn Popoff veranlasst, die Befruchtung bei *Paludina* zu untersuchen mit der Fragestellung, ob auch hier der

Dimorphismus der Spermatozoen mit der sexuellen Differenzierung zusammenhänge. Da die Untersuchung an der außerordentlichen technischen Schwierigkeit des Objekts scheiterte, habe ich selbst die Frage in die Hand genommen und sie an Schmetterlingen der Gattung *Pygaera* zu entscheiden versucht. Hier sind, wie schon oben erwähnt wurde, die Spermatozoen teils apyren, teils eupyren. Bei Kreuzung verschiedener Arten dieser Gattung musste sich feststellen lassen, ob die apyrenen Spermatozoen überhaupt befruchten, und wenn sie es tun, ob sie dann Männchen liefern. Vorausgesetzt die Richtigkeit unserer Anschauungen, dass die Chromosomen Träger der Vererbung sind, mussten apyrene Spermatozoen Schmetterlinge von rein mütterlichem Charakter liefern. Würden die apyrenen und eupyrenen Spermatozoen geschlechtsbestimmend wirken, so müssten die in ihrer Zeichnung und anderweitigen Beschaffenheit nur der Mutter gleichenden Schmetterlinge Männchen sein; andererseits war zu erwarten, dass die mit eupyrenen Spermatozoen befruchteten Eier Weibchen lieferten, welche zwischen den gekreuzten Arten die Mitte hielten. Ich benutzte zu meinen Bastardierungsversuchen *P. anachoreta* und *P. curtula*; ich ließ mir ferner von Herrn Kollegen Standfuß, für dessen Liebenswürdigkeit ich an dieser Stelle herzlich danke, sein Bastardierungsmaterial senden; schließlich konnte ich mir noch durch Kauf von der Firma Rohlf's Material verschaffen, welches durch die Kreuzung von *P. anachoreta* und *P. pigra* entstanden war. Aus meinen Untersuchungen teile ich nur ganz kurz das Wichtigste mit. Von mehr als Hundert zur Paarung zusammengetanen Männchen von *Anachoreta* und *Curtula*-Weibchen erhielt ich nur 8 Copulae, von den in umgekehrter Richtung ausgeführten Kreuzungsversuchen gelang kein einziger. Von den 8 Pärchen *anachoreta* ♂ *curtula* ♀ lieferten nur 5 Eier, aus denen Raupen ausschlüpfen. Die meisten dieser Räumchen gingen schon beim Ausschlüpfen zugrunde oder starben ohne zu fressen, oder im Lauf der Entwicklung ab. Nur 63 gelangten zur Verpuppung; sie stammten der Hauptsache nach von 2 Gelegen. Im ganzen schlüpfen 60 Schmetterlinge aus, von denen 6 Weibchen mit verkrüppelten Flügeln waren; der Rest bestand aus vollkommen normal entwickelten Männchen, bei denen es möglich war, die Artcharaktere festzustellen. Sie hielten, wie das schon Standfuß ermittelt hatte, zwischen *anachoreta* und *curtula* einen intermediären Charakter. Einen intermediären Charakter zeigten auch die mir zu Gebote stehenden Bastardmännchen von *anachoreta* und *pigra*, desgleichen die von Standfuß gezüchteten Weibchen aus der Kreuzung *anachoreta* und *curtula* und die von Rohlf's bezogenen Bastardweibchen *anachoreta* und *pigra*. Meine Erwartungen hatten sich somit nicht erfüllt. Sofern unsere Anschauungen von der vererbenden Kraft des Chromatins richtig sind, muss es für bewiesen

gelten, dass sowohl die Eier, welche Weibchen, als auch die, welche Männchen liefern, von eupyrenen Spermatozoen befruchtet werden. Sollte der Dimorphismus der Spermatozoen gleichwohl für die Geschlechtsbestimmung von Bedeutung sein, so würde nur die Möglichkeit in Betracht kommen, dass die apyrenen und oligopyrenen Spermatozoen irgendeine Nebenwirkung ausüben. Wir müssen mit dieser Möglichkeit um so mehr rechnen, als Kuschakewitsch an Prosobranchiern des Meeres bewiesen hat, dass die oligopyrenen Spermatozoen tatsächlich bei der Befruchtung in die Eier eindringen.

Gegen die geschlechtsbestimmende Bedeutung des in Rede stehenden Dimorphismus der Spermatozoen könnte man geltend machen, dass er in ganz anderer Weise entsteht, als der latente Dimorphismus der x- und y-Spermatozoen. Dieser entwickelt sich, wie wir gesehen haben, während der Reifeteilungen; der Dimorphismus der heteropyrenen Spermatozoen dagegen entsteht auf einem viel früheren Entwicklungsstadium, indem gewisse Regionen des Hodens nur apyrene und oligopyrene, andere nur eupyrene Spermatozoen liefern. Indessen in dieser verschiedenen Entwicklungsweise würde keine Nötigung gegeben sein, beide Arten der Differenzierung für etwas durchaus Verschiedenes zu erklären. In der Folge werden wir noch Beispiele bei Tieren und Pflanzen kennen lernen, welche lehren, dass die geschlechtliche Differenzierung zwar in vielen Fällen mit der Umwandlung der diploiden Kerne in die haploiden Kerne verknüpft ist, in anderen Fällen aber auf frühere Stadien, auf Stadien, in denen noch lange die diploide Kernform herrscht, zurückverlegt werden kann, so dass es irrtümlich wäre zu behaupten, dass die sexuelle Differenzierung ein Vorgang ist, welcher überall mit der Reifeteilung in einem notwendigen Zusammenhang gebracht ist. Und so wäre es auch nicht ausgeschlossen, dass die mit der Reifeteilung verbundene, in einer Chromatinverminderung bestehende Differenzierung der Spermatozoen in die Zeit der Spermatogonien zurückverlegt worden ist, zugleich aber ihre Bedeutung für die Geschlechtsbestimmung gänzlich verloren oder in einer uns noch unbekanntem Weise eine Modifikation derselben erfahren hat.

Was wir bisher kennen gelernt haben, führt zu einem Resultat, welches den lange Zeit herrschenden Anschauungen diametral entgegengesetzt ist. Lange Zeit glaubte man die geschlechtsbestimmende Kraft dem Ei zuschreiben zu müssen. Als wichtigste Stütze für diese Auffassung wurden die allerdings seltenen Fälle geltend gemacht, in denen man schon vor der Befruchtung es dem Ei ansehen kann, ob es ein Männchen oder ein Weibchen liefert. Die Männchen liefernden Eier von *Dinophilus* z. B. sind außerordentlich viel kleiner als die Weibchen liefernden. Hier scheint auf den ersten Blick ein Einfluss der Spermatozoen ganz ausgeschlossen. In-

dessen hat sich auch hier die Möglichkeit einer anderen Erklärung ergeben. Ein englischer Zoologe Shearer behauptet, dass die Befruchtung der Eier zu einer Zeit erfolge, in welcher der so auffällige Größenunterschied noch fehlt. Es sollen die Spermatozoen schon in die jungen Ovogonien eindringen, ohne dass jedoch der Ovogonienkern und der Samenkern miteinander verschmelzen. Wenn sich nun die Ovogonien vermehren, sollen sich die beiden Kerne eine Zeitlang parallel zueinander teilen, bis schließlich Teilungen eintreten, an denen sich zwar der weibliche Kern, nicht aber der Samenkern beteiligt. Die Folge wäre Bildung von zweierlei Ovogonien, von solchen, die den Samenkern enthalten, und solchen, bei welchen dies nicht der Fall ist. Die Eier ohne Samenkern wachsen nur wenig heran und liefern Männchen; die Eier mit Samenkern nehmen andere Eianlagen in Menge in sich auf und werden zu weiblichen Eiern. Nach dieser Darstellung, die noch der weiteren Bestätigung bedarf, wäre die verschiedene Größe der Eier nicht die Bedingung, sondern die Folge der geschlechtlichen Differenzierung.

Wie nun auch die Frage nach den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei *Dinophilus* in Zukunft auch ausfallen mag, jedenfalls müssen wir mit der Möglichkeit rechnen, dass die Art, in welcher sich die Verteilung der geschlechtsbestimmenden Faktoren im Tier- und Pflanzenreich vollzogen hat, nicht überall die gleiche ist. Es wäre denkbar, dass die ausschlaggebende Rolle bei einem Teil der Tiere — Mehrzahl der bisher untersuchten Fälle — dem männlichen Geschlecht, bei einem anderen Teil dem Weibchen zuerteilt ist. In der Tat ist auch ein Fall bekannt geworden, bei welchem ein ähnliches, unterschiedliches Verhalten von Heterochromosomen, wie es längere Zeit nur für das männliche Geschlecht bekannt war, für die Eier nachgewiesen wurde. Baltzer fand bei Seeigeln, dass man nach der Beschaffenheit der Chromosomen zweierlei befruchtete Eier unterscheiden kann. Bei einem Teil der Eier lassen sich sämtliche Chromosomen nach Größe und Gestalt paarweis gruppieren, was man mit Sicherheit in dem Sinn deuten kann, dass jedesmal der eine Paarling aus dem Eikern, der andere aus dem Samenkern stammt; bei einem anderen Teil der Eier dagegen findet sich ein unpaariges Chromosom von besonderer Beschaffenheit, also ein Heterochromosom oder x-Chromosom. Dasselbe hat bei *Strongylocentrotus lividus* die Gestalt eines kleinen Hakens, bei *Echinus microtuberculatus* die Gestalt eines kleinen Hufeisens; ihm entspricht ein stäbchenförmiges Chromosom, welches in seiner Gestalt mit dem gewöhnlichen Typus der Seeigelchromosomen übereinstimmt. Es fragt sich nun, ob das haken- resp. hufeisenförmige Chromosom aus dem Eikern oder dem Samenkern stammt. Die Entscheidung dieser Frage würde zugleich Aufklärung bringen, welche der beiden Typen von befruchteten Eiern Männchen, welche Weibchen liefern werden; sie

kann experimentell erzielt werden und zwar auf vier verschiedenen Wegen, 1. durch das Studium merogoner Eier, d. h. von Eiern, die ihres Eikerns beraubt und befruchtet sich nur mit dem Samenkern entwickeln, 2. durch das Studium polyspermer Eier, bei denen ein Teil der Samenkern nicht mit dem Eikern verschmilzt und sich für sich getrennt teilt, 3. durch das Studium von Eiern mit partieller Befruchtung, bei denen der Samenkern von der Spindelbildung ausgeschlossen ist, so dass diese nur vom Eikern ausgeht, 4. durch das Studium von Eiern mit künstlicher Parthenogenese. In den zwei ersten Fällen lernt man den Chromosomenaufbau der Samenkern, in den beiden letzten das Gleiche für die Eikerne kennen. Baltzer benutzte Material, welches mit Hilfe der drei ersten Methoden gewonnen worden war, und fand, dass keine der Samenkernspindeln das Heterochromosom besitzt, sondern immer nur an seiner Stelle ein stäbchenförmiges Chromosom. Von den Eikernspindeln dagegen besaß ein Teil das Heterochromosom, der andere nicht. Aus diesen Ergebnissen, welche durch Bastardierungsexperimente weiterhin gestützt wurden, ergab sich auf das unzweideutigste, dass die oben beschriebenen Unterschiede des befruchteten Eies in der Beschaffenheit ihres Chromosomenbestandes nicht durch die Befruchtung herbeigeführt werden, sondern schon im Ei vorhanden waren, dass es somit zweierlei Eier gibt und die Geschlechtsbestimmung vom weiblichen Geschlecht ausgeht.

Die Vermutung, dass in ähnlicher Weise, wie wir es soeben für die Seeigel kennen gelernt haben, auch bei anderen Tieren der heterogametische Charakter des Geschlechts dem Weibchen, der homogametische Charakter dagegen dem Männchen zuerteilt sein möchte, findet in den merkwürdigen Erscheinungen der „**geschlechtsbegrenzten Vererbung**“ weitere Stützen. Unter „geschlechtsbegrenzter Vererbung“ versteht man die Erscheinung, dass die Art, in welcher gewisse Merkmale vererbt werden, vom Geschlecht modifiziert wird, so dass die Erblichkeit im weiblichen Geschlecht eine andere ist als im männlichen.

Die Erscheinungen, um welche es sich hierbei handelt, sind zuerst bei Insekten beobachtet, später aber auch bei anderen Tieren gefunden worden. Das klassische Beispiel ist die durch Doncaster entdeckte Vererbung der Färbung bei *Abraxas grossulariata*, dem Harlekin oder Stachelbeerspanner. Von diesem weit verbreiteten Schmetterling existiert eine Varietät, welche in der Natur nur im weiblichen Geschlecht bekannt ist und von der verbreiteten *Grossulariata*-Form (G) sich durch weißliche Farbe unterscheidet und daher *Lacticolor* (L) heisst. Wenn man *Lacticolor*-Weibchen (L-♀) mit *Grossulariata*-Männchen (G-♂) kreuzt, erhält man in der Tochtergeneration (der F¹-Generation der Erblichkeitsforscher) gleichviel Weibchen und Männchen, aber ausschließlich von der *Grossulariata*-Beschaffenheit. Nach den Mendel'schen Regeln ist die F¹-Gene-

ration heterozygot, d. h. sie enthält die zur Prüfung gestellte väterliche und mütterliche Eigenschaft, in diesem Fall also *Grossulariata* und *Lacticolor* zugleich, obwohl erstere allein zum Ausdruck gelangt. Die Erbllichkeitsforschung drückt dies bekanntlich dadurch aus, dass sie sagt: Der G-Faktor dominiert über den L-Faktor, letzterer ist rezessiv. Durch Inzucht der F¹-Generation erhält man die sogen. F²-Generation, welche entsprechend den Mendel-Regeln aus $\frac{3}{4}$ *Grossulariata*-, $\frac{1}{4}$ *Lacticolor*-Formen besteht. Dabei stellt sich aber heraus, dass die $\frac{1}{4}$ *Lacticolor*-Schmetterlinge ausschließlich Weibchen sind, ein Zeichen, dass die Art, in welcher der *Lacticolor*-Charakter vererbt wird, von der Geschlechtsvererbung beeinflusst wird. Wenn man dagegen die *Grossulariata*-Männchen der F¹-Generation mit den das Ausgangsmaterial darstellenden *Lacticolor*-Weibchen zurückkreuzt, so erhält man, wie es nach den Mendel-Regeln nicht anders zu erwarten steht, $\frac{1}{2}$ *Grossulariata*- und $\frac{1}{2}$ *Lacticolor*-Individuen und zwar derart verteilt, dass in jeder der beiden Gruppen gleichviel Männchen und gleichviel Weibchen vorhanden sind, demnach $\frac{1}{4}$ L-♂, $\frac{1}{4}$ L-♀, $\frac{1}{4}$ G-♂, $\frac{1}{4}$ G-♀. Schließlich wurden noch die *Lacticolor*-Männchen mit *Grossulariata*-Weibchen gekreuzt, einmal Weibchen der F¹-Generation, d. h. solche Weibchen, wie sie aus der ersten Kreuzung von *Lacticolor*-Weibchen und *Grossulariata*-Männchen entstanden waren, andererseits mit *Grossulariata*-Weibchen, welche aus der Natur stammten und sicherlich eine reine Rasse darstellten. Bei der ersten der beiden Kreuzungen entstanden fast genau 50% *Grossulariata*, 50% *Lacticolor*, wie es den Mendel'schen Regeln entspricht. Wahrscheinlich gilt das Gesagte auch von der zweiten Kreuzung. Wenn nur 19 *Grossulariata* auf 52 *Lacticolor* kamen und somit das Verhältnis 50:50% nicht erreicht wurde, so hat das wohl in den Fehlerquellen seinen Grund, mit welchen die Wahrscheinlichkeitsrechnung bei kleinen Zahlen rechnen muss. In beiden Fällen kam nun der die Erbllichkeit beeinflussende Geschlechtsfaktor abermals zur Geltung, indem alle *Grossulariata*-Formen Männchen, alle *Lacticolor*-Formen Weibchen waren.

Um die merkwürdige Wechselwirkung zwischen Geschlechtsvererbung und mendelistischer Eigenschaftsvererbung zu erklären, sind viele Erklärungsversuche aufgestellt worden, welche aber mit soviel Hilfhypothesen beladen sind, dass sie wenig Wahrscheinlichkeit für sich haben, wie z. B. die Hypothese der selektiven Befruchtung, d. h. die Lehre, dass gewisse Eiformen immer nur von bestimmten Spermatozoen befruchtet werden können. Erst in der Neuzeit haben Wilson, Gulick und Goldschmidt im Anschluss an Castle eine Erklärung gegeben, welche sich auf Erscheinungen stützt, deren Existenz durch Beobachtungen erwiesen ist. Es handelt sich um drei Punkte.

1. *Grossulariata* und *Lacticolor* sind mendelnde Eigenschaften, von denen die erstere dominant, die letztere rezessiv ist.

2. Das Geschlecht ist durch Geschlechtschromosomen bestimmt, und zwar derart, dass das Weibchen heterogametisch ist, das Männchen homogametisch; es wäre das das reziproke Verhalten von dem, welches wir bei Wanzen kennen gelernt haben. Da wir dort das die Heterogametie veranlassende Chromosom x genannt haben, wollen wir die reziproken Heterochromosomen y nennen. Man kann dann den zunächst noch hypothetischen Zustand der Chromosomen graphisch in folgender Weise ausdrücken. Es seien alle Autochromosomen, auf deren Einzelbeschaffenheit es ja in unseren Betrachtungen nicht ankommt, durch einen horizontalen Strich ausgedrückt, die Geschlechtschromosomen durch den Buchstaben y ¹⁾. Dann würde der Kern der Spermatogonien und der männlichen Körperzellen die Beschaffenheit haben $-y-y$; die vom Männchen erzeugten Spermatozoen müssten somit von einerlei Natur sein, sämtlich von der Beschaffenheit $-y$. Die entsprechenden Formeln für das Weibchen würden dagegen folgendes Aussehen haben für Ovogonien und Körperzellen $-y-0$, für die Eier, welche entsprechend dem heterogametischen Charakter des Weibchens von zweierlei Art sein müssten, für die eine Art $-y$, für die andere Art -0 .

3. Ein drittes Postulat wäre darin gegeben, dass die innige Korrelation, welche zwischen Geschlechtsvererbung und Farbenvererbung vorhanden ist, eine materielle Grundlage hat, indem der Geschlechtsdeterminant y und der Eigenschaftsdeterminant g , resp. l fest miteinander verbunden sind, also gy , ly , so dass g und l immer nur vereinigt mit y vorkommen können.

Unter den drei gemachten Voraussetzungen würden für die vier durch Beobachtung und Experiment festgestellten Formen des Stachelbeerspanners folgende Formeln gelten.

Tiere		Entsprechende Gameten	
1. <i>Grossulariata</i> ♂	a) rein	$-gy - gy$	ausschließlich $-gy$
	b) Bastard	$-gy - ly$	$\frac{1}{2} - gy \quad \frac{1}{2} - ly$
2. <i>Lacticolor</i> ♂		$-ly - ly$	ausschließlich $-ly$
3. <i>Grossulariata</i> ♀		$-gy - 0$	$\frac{1}{2} - gy \quad \frac{1}{2} - 0$
4. <i>Lacticolor</i> ♀		$-ly - 0$	$\frac{1}{2} - ly \quad \frac{1}{2} - 0$

Auf Grund der oben gemachten Voraussetzungen, welche sich sämtlich auf gut begründete Erfahrungen stützen, kann man nun konstruieren, welche Formen bei den oben mitgeteilten Züchtungsexperimenten herauskommen müssen, und nachweisen, dass diese

1) Die Wahl des Buchstabens y für die das männliche Geschlecht bestimmenden Chromosomen ist keine zweckmäßige; sie würde die Auffassung involvieren, dass auch das y der heterogametischen Insektenmännchen (Wanzen, Heuschrecken) der Träger der männlichen Geschlechtsbestimmung wäre, eine Auffassung, welche sich nicht aufrecht erhalten lässt.

konstruierten Resultate mit den von Doncaster erzüchteten tatsächlich übereinstimmen.

I. Experiment. *Lacticolor* ♂ + *Grossulariata* ♂.

Geschlechtsprodukte 1. — ly 2. — gy
 — 0 — gy

F¹-Resultat — ly — gy = *Grossulariata* ♂ (heterozygot)
 — 0 — gy = *Grossulariata* ♀.

II. Experiment. Inzucht der F¹-Generation.

Geschlechtsprodukte 1. — 0 2. — gy
 — gy — ly

F²-Resultat — gy — gy = $\frac{1}{4}$ *Grossulariata* ♂
 — gy — ly = $\frac{1}{4}$ *Grossulariata* ♂.
 — 0 — gy = $\frac{1}{4}$ *Grossulariata* ♀
 — 0 — ly = $\frac{1}{4}$ *Lacticolor* ♀

III. Experiment. *Lacticolor* ♀ mit F¹-*Grossulariata* ♂.

Geschlechtszellen 1. — ly 2. — gy
 — 0 — ly

Resultat $\frac{1}{4}$ — 0 — gy = *Grossulariata* ♀
 $\frac{1}{4}$ — 0 — ly = *Lacticolor* ♀.
 $\frac{1}{4}$ — ly — gy = *Grossulariata* ♂
 $\frac{1}{4}$ — ly — ly = *Lacticolor* ♂

IV. u. V. Experiment. *Grossulariata* ♀ (F¹ oder aus der Natur) mit *Lacticolor* ♂.

Geschlechtszellen 1. — yg 2. — ly
 — 0 — ly

Resultat $\frac{1}{4}$ — yg — yl = *Grossulariata* ♂
 $\frac{1}{4}$ — yg — yl = *Grossulariata* ♂
 $\frac{1}{4}$ — yl — 0 = *Lacticolor* ♀
 $\frac{1}{4}$ — yl — 0 = *Lacticolor* ♀.

Da die konstruierten Resultate mit den durch das Experiment festgestellten Resultaten übereinstimmen, sprechen die Experimente Doncaster's in der Tat für die Ansicht, dass die Verteilung der geschlechtsbestimmenden Potenzen genau den oben gemachten Annahmen entspricht und somit die Kehrseite ist von dem, was wir bei Wanzen, Käfern u. s. w. kennen gelernt haben.

Es gibt nun Erfahrungen über die Erbllichkeit geschlechtsbegrenzter Eigenschaften, welche an anderen Tieren gemacht wurden und im Prinzip mit den für *Abrawas* geschilderten Erfahrungen übereinstimmen. Ganz ähnliche, denselben Rhythmus zeigende Erbllichkeitserscheinungen hat man erhalten, als man zimtfarbene rot-äugige Kanarienvögel mit grüngefärbten schwarzäugigen Formen, ferner verschieden gefärbte Hühnerrassen untereinander kreuzte. Komplementäre Resultate, d. h. Resultate, welche Heterogamete

des Männchens und Homogametrie des Weibchens voraussetzen, hat Morgan neuerdings erhalten, als er rotäugige weibliche Fliegen der Gattung *Drosophila* mit einem weißäugigen männlichen Mutanten derselben Art kreuzte.

Es gälte nun festzustellen, ob die aus den Züchtungsergebnissen erschlossenen Zustände der Chromosomen sich auch durch die Beobachtung nachweisen lassen. Für die Fliege *Drosophila* ist das in der Tat der Fall, insofern dieselbe wie andere Fliegen zweierlei Spermatozoen, solche mit und solche ohne das x-Chromosom erzeugt. Dagegen haben die Untersuchungen über *Abraxas* zu keinem Resultat geführt, weil das Objekt ungünstige Beobachtungsbedingungen bietet; und was gar die Vögel anlangt, so stehen die wenigen bisher gemachten mikroskopischen Untersuchungen mit den experimentell gewonnenen Resultaten im Widerspruch. Das Experiment verlangt zu seiner Erklärung Heterogametrie des Weibchens, Homogametrie des Männchens; die mikroskopische Untersuchung hat dagegen, wie schon oben erwähnt wurde, Heterogametrie des Männchens ergeben. Dieses Ergebnis ist um so beachtenswerter, als wenigstens eine Art, das Haushuhn, sowohl zu experimentellen als auch spermatogenetischen Untersuchungen verwandt worden ist. Es muss weiteren Untersuchungen überlassen bleiben, die Widersprüche, welche hier vorliegen, aufzuklären. Voraussichtlich wird dies auch gelingen. Wir haben zu dieser hoffnungsvollen Stimmung um so mehr Veranlassung, als es in den letzten Jahren geglückt ist, eine Reihe von Erscheinungen, welche auf den ersten Blick ebenfalls mit der Lehre von den Geschlechtschromosomen unvereinbar erschienen, zum Teil wenigstens in befriedigender Weise aufzuklären. Wir wollen dieselben nunmehr erörtern.

Ich bespreche zunächst die Erscheinungen des **Hermaphroditismus**. Die hier vorliegenden Schwierigkeiten sind folgende. Wenn wir zur Erklärung der Sexualität annehmen, dass das eine Geschlecht rücksichtlich der Geschlechtschromosomen heterogametisch, das andere homogametisch ist, so müssen, gleichgültig, ob die Heterogametrie dem Weibchen oder Männchen zukommt, nach Ablauf der Befruchtung zwei Kategorien Eier vorhanden sein. Bei hermaphroditen Tieren gibt es aber nur eine Art befruchteter Eier. Diese könnten entweder nur heterogametisch oder nur homogametisch sein; es müssten somit die Bedingungen zur Bildung der zweiten Kategorie verloren gegangen sein.

Ferner: Aus den gleichartigen Eizellen des Hermaphroditen entwickeln sich zweierlei Geschlechtszellen, Spermatogonien und Oogonien, heterogametisches und homogametisches Material; es müsste somit der Chromosomencharakter des Eies im Lauf der Embryonalteilung veränderlich sein; ein Teil der Zellen müsste den Ausgangscharakter beibehalten, ein anderer Teil müsste Veränderungen er-

fahren, entweder müsste sich die von Anfang an vorhandene Homogametrie zur Heterogametrie entwickeln oder umgekehrt.

Die schönen, einander ergänzenden Untersuchungen von Schleip und Boveri haben diese Verhältnisse für einen bestimmten Fall, die Nematode *Rhabdonema nigrocenosum*, in befriedigender Weise aufgeklärt. Das Tier hat zwei Generationen. Die eine Generation ist hermaphrodit und lebt parasitisch in der Lunge des Frosches, die andere Generation ist getrenntgeschlechtlich und findet sich freilebend im Schlamm. Männchen und Weibchen der letzteren unterscheiden sich, wie schon früher (S. 6 u. 11) hervorgehoben wurde, ähnlich den Geschlechtern vieler Insekten durch verschiedene Zahl der Chromosomen, welche beim Weibchen 12 beträgt, eine Zahl, welche in den somatischen Zellen auf 24 gesteigert wird, während beim Männchen die entsprechenden Zahlen 11 und 22 sind. Bei der Reife der Geschlechtsprodukte werden nur Eier von einer Art (mit 6 Chromosomen) gebildet, dagegen zweierlei Spermatiden, solche mit 6 und solche mit 5 Chromosomen. Indem letztere degenerieren und nur erstere sich weiter entwickeln, gibt es nur einerlei Spermatozoen und demgemäß sind alle befruchteten Eier, aus denen die parasitische Generation sich entwickelt, von gleicher Beschaffenheit, nämlich mit 12 Chromosomen ausgerüstet. Ihrem Chromosomenbestand nach sind die Parasiten somit Weibchen, ihrer späteren Geschlechtsentwicklung nach Hermaphroditen, welche in ihren Genitalröhren alternierend Regionen von Samenzellen und Eizellen erzeugen. Die ersten sicheren Unterschiede männlicher und weiblicher Geschlechtszellen sind auf dem Stadium der Spermatocyten und Ovocyten I. Ordnung kurz nach Ablauf des Synapsisstadiums nachzuweisen. Die Ovocyten enthalten 6 untereinander gleiche Doppelchromosomen, die Spermatocyten dagegen 5 Doppelchromosome und 2 Einzelchromosome, welche sich schon durch ihr frühzeitiges Auftreten im ruhenden Kern als Heterochromosomen charakterisieren. Bei der ersten Reifeteilung teilen sich alle 7 Chromosomen; bei der zweiten Reifeteilung dagegen nur die 5 Autochromosomen; die zwei Heterochromosomen rücken dagegen nur auseinander und zwar in einem verlangsamten Tempo, so dass die Autochromosomen schon an den Spindelenden vereinigt sind, während die Heterochromosomen noch in der Verlagerung begriffen sind. In einer der beiden durch Teilung entstehenden Spermatiden ist diese Verlangsamung so erheblich, dass das betreffende Heterochromosom den Anschluss an die Autochromosomen gar nicht erreicht, weil es zuvor schon bei der Teilung der Spermatocyte ausgestoßen wurde. So resultieren zweierlei Spermatiden und später zweierlei Spermatozoen, die einen mit 6 Chromosomen ($5 + 1$), die anderen mit 5. Eier, welche mit den ersteren befruchtet werden, liefern die Weibchen der freilebenden Generation; Befruchtung mit Sper-

matozoen, welche das Heterochromosom nicht besitzen, erzeugt die Männchen. Auffallend ist es, dass die den Spermatogonien entsprechenden Stadien sich noch nicht von den Ovogonien unterscheiden lassen. Schleip nennt daher die betreffenden Zustände Ovogonien. Eine Beobachtung Boveri's lässt jedoch die Möglichkeit zu, dass vielleicht doch schon Unterschiede bei genauerer Prüfung sich herausstellen möchten. Boveri schildert „Ovogonien“-kerne, bei denen 2 Chromosome sich von den übrigen dadurch unterscheiden, dass sie dem Plastinnukleolus (Plasmosom) anliegen und früher als die übrigen die Beschaffenheit kompakter Chromosomen annehmen. Da die den Heterochromosomen entsprechenden Chromosome in der Ovogenese sich in der Regel nicht von den übrigen unterscheiden, ist es unwahrscheinlich, dass Heterochromosomen in den echten Ovogonien sichtbar sein sollten. Vielleicht beziehen sich die betreffenden Beobachtungen auf die homologen Entwicklungsstadien der männlichen Reihe²⁾.

Beachtenswert bei den hier referierten Untersuchungen ist die Tatsache, dass gewisse Zellen schon unzweifelhaft in den männlichen Entwicklungszyklus hineingehören, bei denen die reduzierte Zahl der Chromosomen noch nicht erreicht ist. Offenbar sind bei diesen Zellen die betreffenden Chromosomen schon in eigenartiger Weise modifiziert, wenn auch die Veränderungen für uns gar nicht oder kaum erkennbar sind. Vielleicht ist hierin eine Möglichkeit gegeben, auch diejenigen Fälle zu erklären, in denen Geschlechtschromosomen für uns nicht erkennbar sind. Von weiterem Interesse ist die Tatsache, für welche wir im folgenden noch weitere Beweise kennen lernen werden, dass das Geschlecht kein unveränderlicher Faktor ist, dass vielmehr eine weibliche Zelle in eine männliche Zelle umgewandelt werden kann. Ob auch das Umgekehrte möglich ist, lässt sich zurzeit

2) In ähnlicher Weise, wie durch die Untersuchungen Boveri's und Schleip's sich der Hermaphroditismus von *Rhabdonema nigrovenosum* aufgeklärt hat, scheint auch der Hermaphroditismus der Mollusken seine Erklärung zu finden. Zarnik stellte fest, dass bei Pteropoden während der zweiten Reifeteilung 9 Chromosomen sich teilen, das 10. dagegen, das x-Chromosom, ungeteilt in eine Spermatide übergeht. Nur die das x-Chromosom enthaltenden Spermatiden entwickeln sich zu Spermatozoen, die Spermatiden ohne x-Chromosom gehen zugrunde. Demgemäß bilden sich, da alle reifen Eier untereinander gleich sind, nur befruchtete Eier von gleicher Chromosomenbeschaffenheit. Merkwürdig ist die Art, in welcher sich Ovogonien und Spermatogonien in der Zwitterdrüse differenzieren. Die Spermatogonien behalten den Chromosomenkomplex unverändert bei, während in den Ovogonien zwei Chromosomen eine Diminution (Chromatinabgabe) erfahren, was Ursache ist, dass die Ovogonien weniger Chromatin enthalten als die Spermatogonien, die reifen Ovocyten weniger Chromatin als die zur Befruchtung dienenden Spermatozoen. Es möchte sich daher empfehlen zu sagen, dass die Mollusken reziproke Verhältnisse zu *Rhabdonema* bieten, indem sie Tiere mit männlichem Chromatinbestand sind, die durch Diminution weiblich werden. Danu dürfte man nicht von einem x-Chromosom, sondern von einem y-Chromosom reden.

noch nicht entscheiden; doch müssen wir mit der Möglichkeit rechnen, dass namentlich in den Fällen, in denen das Männchen den homogametischen Charakter trägt, der männliche Zellearakter in analoger Weise, wie wir es für *Rhabdonema* bezüglich des weiblichen kennen gelernt haben, in den gegenteiligen — hier demgemäß in den weiblichen — verändert werden kann. So lassen sich vielleicht die Beobachtungen von Jeffrey Smith über den Einfluss der Kastration von Krabben durch *Sacculina* und von Potts über die Kastration von *Pagurus* durch *Peltogaster* erklären. Wenn männliche Krabben der Gattung *Inachus* von *Sacculina* befallen werden, so wird der Hoden infolge der ungünstigen Ernährungsbedingungen rückgebildet; dafür entwickeln sich in der Geschlechtsdrüse Eier und wachsen zu bedeutender Größe heran. Auch die sekundären Geschlechtscharaktere können die weibliche Beschaffenheit annehmen. Werden dagegen Weibchen von der *Sacculina* befallen, so treten keine entsprechenden Veränderungen ein. Smith kommt auf Grund dieser Erfahrungen zu einer der hier ausgesprochenen genau entgegengesetzten Auffassung, dass das Weibchen homogametisch, das Männchen heterogametisch sei. Er interpretiert seine Befunde im Sinn der Mendel'schen Vererbungslehre. Er nennt das Männchen heterozygot, weil es nebeneinander einen dominierenden männlichen und einen rezessiven weiblichen Faktor enthalte. Durch den Parasitismus werde der männliche Faktor unterdrückt und der weibliche komme zum Vorschein. Beim Weibchen sei bei seinem homozygoten Charakter etwas Analoges nicht möglich. Bei anderen Tieren käme es freilich vor, dass vom Weibchen aus eine Geschlechtsänderung ausgelöst werde. Als Beispiele werden Aphiden, Daphniden und Rotatorien angeführt, bei denen nach mehreren parthenogenetischen Generationen Männchen auftreten. In diesen Fällen müsse man annehmen, dass das Weibchen heterozygot sei, dass lange Zeit über der weibliche Faktor dominiere, allmählich aber unwirksam werde, so dass nun der bis dahin rezessive männliche Faktor Einfluss gewänne. Von den genannten drei Tierabteilungen haben nun Daphniden und Rotatorien den Gegenstand zahlreicher experimenteller Arbeiten gebildet, die Aphiden wurden außerdem noch genauer auf die Anwesenheit von Heterochromosomen untersucht. Die dabei gewonnenen Resultate sprechen gegen die von Smith versuchte Deutung.

Indem ich mich zur Erörterung dieser Resultate wende, komme ich auf ein sehr interessantes Forschungsgebiet zu sprechen, welches zu allen Zeiten in der Diskussion des Sexualitätsproblems eine große Rolle gespielt hat. Zunächst schienen die hierbei zu berücksichtigenden Verhältnisse mit der Lehre von den Heterochromosomen unvereinbar, bis sie durch eingehende Untersuchung aufgeklärt wurden und nunmehr eine glänzende Bestätigung der Theorie

lieferten. Wir werden dabei abermals mit zwei Vorgängen uns zu befassen haben, welche wir schon bei *Rhabdonema* kennen gelernt haben. 1. Umwandlung des weiblichen Chromosomenbestandes in den männlichen, 2. Rückbildung der Männchen erzeugenden Spermatozoen.

Bekanntlich pflanzen sich Aphiden, Daphniden und Rotatorien den größten Teil der Zeit über parthenogenetisch fort. Zeitweilig treten Männchen auf, und werden von den Weibchen befruchtungsbedürftige Eier gebildet, die Winter- oder Dauereier. Diese haben nach der Befruchtung eine längere Ruhezeit durchzumachen, ehe sie sich entwickeln; sie liefern stets Weibchen, welche nun wieder anfangen, sich parthenogenetisch zu vermehren. Am genauesten ist dieser Generationszyklus von Weismann bei Daphniden untersucht; hier gibt es monozyklische, dizyklische und polyzyklische Formen; d. h. der durch das Alternieren von parthenogenetischen Generationen und einer Geschlechtsgeneration bedingte Zyklus verteilt sich über ein ganzes Jahr (monozyklisch) oder er wiederholt sich zweimal im Jahr (dizyklisch) oder mehrere Male (polyzyklisch).

Wie es kommt, dass befruchtete Eier ausschließlich Weibchen produzieren, dass ferner gewisse parthenogenetische Weibchen die Fähigkeit haben, Männchen zu erzeugen, erklärt sich aus Vorgängen, welche mit denen übereinstimmen, die wir schon bei *Rhabdonema nigrovirenosum* kennen gelernt haben. Die betreffenden Vorgänge wurden bei verschiedenen Aphiden-Arten noch vor den sich auf *Rhabdonema* beziehenden Untersuchungen durch Morgan, Stevens und v. Baehr aufgeklärt. Die Männchen von Aphiden sind heterogametisch; sie besitzen demgemäß eine andere Chromosomenzahl als die Weibchen. Bei *Aphis saliceti* haben nach v. Baehr die Männchen 5, die Weibchen 6 Chromosomen. Bei der Reifung entstehen zweierlei Spermatozoen, solche mit 3 und solche mit 2 Chromosomen; erstere erhalten somit das x-Chromosom, letztere sind ohne dasselbe und gehen zugrunde. Ähnliche Verhältnisse finden sich nach den Angaben Morgan's bei *Phylloxera caryaecaulis*, während bei *Ph. fallax* die doppelte Chromosomenzahl gegeben ist. Dass bei *Ph. fallax* die befruchtenden Spermatozoen 6 Chromosomen enthalten, die rudimentären nur 4, zeigt, dass auch das x-Chromosom eine Verdoppelung erfahren hat.

Da die Männchen erzeugenden Spermatozoen zugrunde gehen, ist es begreiflich, dass aus den befruchteten Dauereiern immer nur Weibchen entstehen. Dass auch deren Nachkommenschaft, sofern mehrere parthenogenetische Generationen, wie es bei den meisten Phytophthiren der Fall ist, gebildet werden, ebenfalls Weibchen sind, erklärt sich daraus, dass bei der Eireife immer nur ein Richtungskörper gebildet wird, die Reduktionsteilung unterbleibt und daher der Chromosomenbestand des befruchteten Eies durch die parthenogenetischen Generationen hindurch unverändert fortgeführt wird. Der Aufklärung bedarf nur die Art, in welcher es wieder zur Bildung

von Männchen kommt. Eingeleitet wird dieser wichtige Vorgang durch das Auftreten der „Sexuparae“. Dieselben sind meist geflügelte Tiere, welche sich bei den einzelnen Familien, sogar in derselben Familie der Phytophthiren verschieden verhalten. Bei *Aphis saliceti*, *Schizoneura lanigera* erzeugt ein und dasselbe sexupare Weibchen sowohl männliche wie weibliche Geschlechtstiere, in anderen Fällen (*Aphis rosae*, *Phylloxera fallax* und *Ph. caryaecaulis*, *Melanoxanthus*-Arten) ist ein Teil der sexuparen Weibchen rein thelytok, d. h. sie erzeugen nur Weibchen, ein anderer Teil ist arrhenotok, sie liefern nur Männchen. Dabei unterscheiden sich die sich zu Männchen entwickelnden Eier, die „männlichen Eier“, durch ihre geringere Größe von den weiblichen Eiern. Während nun zur Zeit der parthenogenetischen Fortpflanzung die für das Weibchen charakteristische Chromosomenzahl beibehalten wird, wird mit Beginn der Geschlechtsperiode die dem Männchen eigentümliche, um 1 reduzierte Chromosomenzahl bei einem Teil der Eier hergestellt. Wie dies geschieht, darüber liegen zurzeit noch keinesicheren Beobachtungen vor. Morgan macht es wahrscheinlich, dass bei der Richtungskörperbildung der kleineren Eier der im Ei verbleibende Kern ein Chromosom weniger erhalte³⁾. Dies könnte in zweierlei Weise geschehen, 1. indem das 6. Chromosom von *Aphis saliceti* und *Phylloxera caryaecaulis*, das 11. und 12. Chromosom von *Ph. fallax* in den Richtungskörper ungeteilt übergehen, 2. indem die 6. resp. die 11. und 12. Chromosomen (die x-Chromosomen) sich zwar teilen, von den beiden Teilprodukten aber nach Analogie der Vorgänge, welche wir von der Reifeteilung der Spermatocyten der hermaphroditen Generation von *Rhabdonema nigrovenosum* kennen, das eine in den Richtungskörper übergeht, das andere ausgestoßen wird. v. Baehr vermutet, dass die sich zu Männchen entwickelnden Eier noch früher differenziert seien, indem schon die Richtungsspindel von *Aphis saliceti* nur 5 Chromosomen enthalte (anstatt 6).

Wie dem auch sei, jedenfalls begegnen wir hier zum zweitenmal der Erscheinung, dass der weibliche Chromosomenbestand durch Verlust eines Chromosoms in den männlichen Chromosomenbestand umgewandelt wird. Bei *Rhabdonema nigrovenosum* geschah diese Umbildung innerhalb des Zellenmaterials der Gonade eines weiblichen Tieres, wodurch dieses im übrigen weibliche Tier zum Zwitter wurde. Bei den Phytophthiren erfolgt die Umwandlung erheblich früher, schon im Ei der betreffenden Generation, so dass besondere männliche Tiere gebildet werden. Wir sind somit genötigt, einen die Bildung männlicher Zellen begünstigenden Faktor anzunehmen, welcher sich im Organismus entwickelt, der sexuellen Differenzierung der Kerne vorausgeht und dieselbe ver-

3) In einer neuerdings erschienenen Publikation spricht sich Morgan mit Bestimmtheit für den früher nur als wahrscheinlich bezeichneten Modus aus.

anlasst. Wir müssen annehmen, dass dieser uns zunächst unbekannte Faktor sich allmählich entwickelt und erst zur Geltung gelangt, wenn er eine bestimmte Intensität erreicht hat. Dies lehren am besten die Fälle, in denen bei den *Phytophthiren* zweierlei *Sexuparae*, *thelytoke* und *arrhenotoke* Formen, vorhanden sind. In den *arrhenotoken* Weibchen ist der die Männlichkeit bedingende Faktor nicht mächtig genug, um die Tiere selbst zu Männchen umzuprägen; immerhin ist er schon so bedeutsam, dass über das Geschlecht der Nachkommenschaft entschieden ist.

Die Auffassung, dass ein Faktor existiert, welcher der durch die Chromosomenbeschaffenheit gegebenen Geschlechtsbestimmung vorausgeht und dieselbe bedingt und dass derselbe sich allmählich entwickelt, findet wichtige Stützen in weiteren Beobachtungen und experimentellen Erfahrungen, welche an vielen durch *Heterogonie* ausgezeichneten Tieren gewonnen worden sind. Da besonders die experimentellen Erfahrungen geeignet sind, über das Wesen dieses Faktors einigen Aufschluss zu geben, gehe ich auf dieselben ein.

II. Experimentelle und biologische Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei *Phytophthiren*, *Daphniden*, *Rotatorien* und *Hymenopteren*.

Über *Phytophthiren* liegt ein ungeheures Beobachtungsmaterial vor, welches erkennen lässt, dass die Art, in welcher die Geschlechtsgeneration — die durch die *Sexuparae* eingeleitete Generation der *Sexuales* — auftritt, nach den einzelnen Familien eine sehr verschiedenartige ist. Leider ist auf dem umfangreichen Gebiet noch vieles kontrovers, so dass eine kritische Sichtung des Materials dringend nötig ist. Dies kann nur durch einen Forscher geschehen, welcher die einschlägigen Verhältnisse besser kennt als ich. Ähnliches gilt von den Experimenten, welche angestellt worden sind, um zu beweisen, dass das Auftreten der Geschlechtsgeneration durch äußere Einflüsse beschleunigt oder hinausgeschoben werden kann. Einer der besten Kenner der *Phytophthiren*, *Mordwilko*, ist durch eigene Untersuchungen sowie durch kritische Verwertung der Angaben anderer Forscher zum Resultat gekommen, dass es Einflüsse gibt, welche das Eintreten der geschlechtlichen Generation — und damit die Umwandlung der weiblichen Anlage in eine männliche — einerseits beschleunigen, andererseits hinausschieben. Unter den ersteren nennt er schlechte Ernährung und niedrige Temperatur, unter den letzteren Wärme und Nahrungsüberschuss. Die Einwirkung der Wärme schätzt er sehr hoch ein; es könne sogar durch sie der den Eintritt der Geschlechtsgeneration begünstigende Einfluss schlechter Ernährung kompensiert werden. Interessant ist ferner die Angabe, „dass bei der Befruchtung der latenten Eier zugleich mit dem Spermatozoon ein starker Stimulus in das Ei ver-

pflanzt werde, welcher bei der Entwicklung die Stelle der Erregung durch reichliche Ernährung vertrete“, dass somit der durch die Befruchtung herbeigeführte Zustand des Eies dem Eintritt der Geschlechtsperiode ungünstig sei. Auch Grassi ist durch Untersuchungen von *Phylloxera* zum Resultat gekommen, dass der Generationszyklus durch äußere Bedingungen modifiziert werden könne. „Unsere Experimente, sagt er, zeigen, dass durch Abänderung einiger spezieller Bedingungen (je nachdem man amerikanische oder europäische Reben als Futterboden benutzt, oder ein einziges Insekt oder sehr viele in einem beschränkten Raum aufzieht) Formen, welche sich zu parthenogenetischen flügellosen Tieren entwickelt haben würden, anstatt dessen geflügelte Sexupare werden sei es weibchenerzeugende oder männchenerzeugende oder umgekehrt.“ Gleichzeitig betont er aber, dass die Möglichkeit, sich nach verschiedenen Richtungen zu entwickeln, sich nur zu gewissen Zeiten offenbare, im Sommer oder in der ersten Hälfte des Herbsts. Weder im Spätherbst noch im Frühjahr sei es ihm geglückt, durch Veränderung der Lebensbedingungen geflügelte Formen oder Nymphen zu erzielen, sondern immer nur parthenogenetische flügellose Formen.

Einfacher und klarer als bei den Phytophthiren liegen die Verhältnisse bei den Daphniden. Für diese glaubte Weismann durch ausgedehnte Zuchtversuche festgestellt zu haben, dass für jede Art ein bestimmter, vollkommen fixierter und von äußeren Bedingungen unabhängiger Generationszyklus existiere, dass je nach den Arten mehr oder weniger parthenogenetische Generationen aufeinander folgen müssen, ehe eine Geschlechtsgeneration einträte. Bei den monozyklischen Formen wird die Parthenogenese nur einmal im Jahr durch die Geschlechtsperiode unterbrochen, bei den dizyklischen zweimal, bei den polyzyklischen mehrmals. Dieser verschiedenartige Generationszyklus sei durch Wirkung der natürlichen Auslese entstanden und allmählich festgelegt worden. Im Gegensatz zu dieser Lehre haben andere Forscher die Bedeutung äußerer Existenzbedingungen betont, so Kerhervé und Issakówitsch. Besonders glaubte Issakówitsch, welcher im zoologischen Institut München arbeitete, nachweisen zu können, dass bei der Daphnide *Simocephalus retulus* der Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung durch Kälte, die Fortdauer der Parthenogenese durch erhöhte Temperaturen herbeigeführt werde, dass eine zyklische Fortpflanzungsweise im Sinne Weismann's bei den Daphniden nicht existiere. Die Wirkung der Temperaturen erklärte er auf indirektem Wege; es werde die Ernährung durch Kälte herabgesetzt, durch Wärme befördert; das eigentlich Wirksame sei die verschiedene Ernährung. Ich bin mit dieser Auffassungsweise Issakówitsch's nicht ganz einverstanden gewesen, einerseits indem ich einen unmittelbaren Einfluss der Temperatur für wahrscheinlicher erklärte, andererseits

insofern ich es nicht für richtig hielt, im Vergleich zur Temperaturwirkung die inneren Faktoren, auf welche Weismann den Nachdruck gelegt hatte, ganz zu vernachlässigen. Meine eigene Auffassung, an der ich auch jetzt noch festhalte, habe ich in einem Vortrag auf der Breslauer Versammlung der deutschen zoologischen Gesellschaft formuliert. Ich betonte, dass es sich bei den von Issakówitsch angestellten Experimenten „keinenfalls um eine reine Temperatur- oder Hungerwirkung handle, sondern dass auch die Beschaffenheit des Geschlechtsapparats ein Wort mitspreche.“ Fortgesetzte Parthenogenese führe schon als solche in der Beschaffenheit der Tiere zu Veränderungen, welche die Entwicklung der Geschlechts-generation veranlassen. „Diese Umformung der Zellen könne durch einen entgegengesetzt wirkenden Faktor, wie die Wärme, vielleicht dauernd zurückgedrängt werden.“ Geselle sich dagegen zu ihr noch die gleichgesinnte Wirkung niedriger Temperatur, so werde die Bildung männlicher Eier beschleunigt. Dass nun außer männlichen (d. h. Männchen erzeugenden) Eiern auch noch die stets Weibchen erzeugenden Wintereier gebildet werden, suchte ich daraus zu erklären, dass es verschiedene Grade der Veränderung in den Ernährungsbedingungen des Eierstocks gäbe. Wenn die Veränderungen relativ geringfügig seien, so bilden sich die Männchen erzeugenden im Durchschnitt kleineren Eier. Wenn dagegen die Veränderungen noch eine weitere Steigerung erführen, so wäre die Folge, dass ganze Eigruppen im Ovar zugrunde gingen. Indem dieselben zur Ernährung einiger, erhalten gebliebener, zur Entwicklung gelangender Eier dienten, würden letztere nunmehr wieder weibliche Beschaffenheit gewinnen. Diese Auffassung schließt die Annahme in sich, dass Eier, welche eine Tendenz zu arrhenotoker Entwicklung gewonnen haben, durch äußere Einflüsse — in vorliegendem Fall bessere Ernährung innerhalb des Ovars — zu Weibchen erzeugenden Dauereiern umgeprägt werden können. Ich suchte damals die Veränderung der parthenogenetischen Subitaneier zu männlichen und im weiteren Verlauf zu Wintereiern aus Veränderungen der Kernplasmarelation zu erklären, eine Erklärung, auf deren Berechtigung ich hier zunächst nicht eingehen möchte.

Gegenüber der extremen Auffassung Issakówitsch's traten Keilhack, Strohl und Kuttner für die Weismann'sche Lehre ein, dass der Entwicklungszyklus der Daphniden von äußeren Faktoren unabhängig sei und ausschließlich durch innere Faktoren bestimmt werde. Diese Widersprüche veranlassten ausgedehnte Untersuchungen, welche einestheils von Woltereck und seinen Schülern vor allem v. Scharfenberg angestellt wurden, andererseits von Papanikolau im zoologischen Institut zu München. Dieselben haben zu erfreulich übereinstimmenden Resultaten geführt, welche im wesentlichen die von mir auf Grund der Arbeit Issakó-

witsch's vertretene Auffassung bestätigen. Es hat sich herausgestellt, dass sowohl innere Faktoren, wie Weismann lehrte, als auch äußere Faktoren bei der Geschlechtsbestimmung eine große Rolle spielen; die ersten geben gleichsam den Grundton der Entwicklung an, welche durch äußere Einflüsse variiert werden kann. Frisch aus dem Ehippium ausgeschlüpfte Daphniden haben unter gewöhnlichen Bedingungen eine so starke Tendenz zur Parthenogenesis, dass es weder durch Kälte noch durch Hunger möglich ist, die bisexualle Fortpflanzung (Woltereck) oder Gamogenesis (Papanikolau) auszulösen. Erst allmählich, bei einigen Arten später, bei anderen früher, ändert sich der Zustand der Tiere, so dass eine Beeinflussung durch äußere Faktoren möglich ist. Dieser Zustand wird von den Autoren „der labile Zustand“ genannt. Dabei stellt es sich heraus, dass Kälte und Hunger den Eintritt der Gamogenesis begünstigen, Wärme und reichliche Fütterung ihn hinausschieben. Woltereck ist es sogar geglückt, einige Daphnienarten Jahrelang zu züchten, ohne dass es zur Bildung von Wintereiern gekommen wäre⁴⁾.

Was an den Untersuchungen v. Scharfenberg's und Papanikolau's weiterhin völlig neu und von besonderem Interesse ist, ist der Nachweis, dass der Eintritt der labilen Periode, in welcher der Charakter der Eizellen beeinflusst werden kann, in doppelter Weise bedingt ist, 1. durch die Zahl der aufeinanderfolgenden Generationen, welche aus einem Ehippialei gezüchtet werden, 2. durch die Zahl der Gelege, welche von einem und demselben Weibchen geliefert werden. Die Lebensdauer eines Daphnidenweibchens erstreckt sich nämlich über mehrere Monate. In dieser Zeit produziert es viele Gelege, bei *Simocephalus* ca. 15, welche in Zwischenräumen von einigen Tagen gelegt werden, anfänglich in kürzeren, später in längeren Intervallen. Tiere, welche aus einem der ersten Gelege stammen (proterogenotoke Tiere Papanikolau's), haben eine stärkere parthenogenetische Tendenz als Tiere späterer Gelege (meso- und

4) Hierbei hat sich ein Unterschied zwischen den Untersuchungen v. Scharfenberg's und Papanikolau's ergeben. v. Scharfenberg, welcher fast ausschließlich Modifikationen in der Ernährung bei seinen Untersuchungen benutzte, fand bei *Daphnia magna*, dass nur die Bildung der Wintereier durch äußere Faktoren beeinflusst werde, nicht die Bildung der Männchen. Das Erscheinen der letzteren sei regellos; sie können schon frühzeitig in der Generationsfolge auftreten. Papanikolau dagegen, welcher vorwiegend den Einfluss der Temperatur untersuchte, kam zum Resultat, dass *Simocephalus* und *Moina* lange Zeit über nur parthenogenetische Weibchen liefern. Wenn Männchen auftreten, sei es unter normalen Kulturbedingungen, sei es unter dem Einfluss von Kälte, so geschieht es ungefähr gleichzeitig mit dem Auftreten von Wintereiern oder doch nur wenig früher. Woltereck steht mit Papanikolau auf gleichem Standpunkt; er stellt zwei Kategorien von Eiern einander gegenüber, unisexuelle oder parthenogenetische und bisexualle, welche entweder Männchen oder Ehippien liefern. Zwischen den Anlagen zu bisexuallen Weibchen und männlichen Eiern soll eine Verkoppelung existieren, so dass sie gemeinsam auf äußere und innere Ursachen reagieren.

metagenotoke Tiere). In analoger Weise unterscheiden sich Tiere früherer Generationen (proterogene Tiere Papanikolau's) von Tieren späterer Generationen (metagenen Tieren). Man kann daher von einem Altern der Daphniden und einer dadurch bedingten Veränderung in der Konstitution ihrer Eier in doppeltem Sinn reden. Im Lauf der Monate altert sowohl die einzelne Daphnide als auch die aus einem Ephippium gezüchtete Generationsfolge. Die mit diesen beiden Formen des Alterns verbundenen Veränderungen kombinieren sich und bedingen gemeinsam den Eintritt der bisexuellen Fortpflanzung, welche somit in einer späteren Generation schon bei einem früheren Gelege eintritt, in einer früheren Generation erst bei einem späteren Gelege. Daher ist es bei den ersten Gelegen der ersten Generationen weder Woltereck und Scharfenberg, noch Papanikolau geglückt, eine sexuelle Umstimmung zu erzielen. Woltereck schließt hieraus, es sei auf diesem Stadium überhaupt unmöglich, eine Umstimmung herbeizuführen, während Papanikolau der Ansicht ist, es möchte bei geeignetem Experimentieren vielleicht doch gelingen; er habe bei seinen Versuchen den Fehler begangen, die Kälte zu plötzlich einwirken zu lassen, was schädigend wirke. Vielleicht könne man durch allmähliche Einwirkung günstigere Resultate erzielen. Dass die sexuelle Disposition der Daphniden auf sehr frühen Zuständen durch Temperatur beeinflusst werden kann, hat übrigens Woltereck selbst wahrscheinlich gemacht; indem er Ephippien bei 23° C. züchtete, fand er, dass Bisexualität in der ersten Generation der Kultur eintrat. Diese Erfahrung hat noch ein weiteres Interesse, da sie erkennen lässt, dass die Temperatur eine ganz verschiedene Einwirkung ausübt, je nach dem Zeitpunkt, auf welchem sie zur Anwendung gelangt. Denn während erhöhte Temperatur in der postephippialen Zeit Parthenogenese begünstigt, wirkt sie auf das Ephippium im gegenteiligen Sinne. Fassen wir die Resultate der mitgeteilten Experimente und Zuchtversuche zusammen, so können wir folgende Sätze aufstellen.

1. Fortgesetzte parthenogenetische Fortpflanzung verändert im Lauf mehrerer Generationen die Beschaffenheit der Daphniden. Infolge davon werden die parthenogenetischen, Weibchen erzeugenden Eier durch Männchen erzeugende Eier ersetzt, im weiteren Verlauf durch Eier, welche mit anderen degenerierenden Eiern verschmelzen und so zu befruchtungsbedürftigen, Weibchen erzeugenden Wintereiern werden.

2. Niedere Temperatur und Futtermangel begünstigt diesen Umwandlungsprozess.

3. Befruchtung, Wärme, gute Fütterung wirken ihm entgegen.

Papanikolau hat nun weitere Merkmale herangezogen, welche beweisen, dass auch abgesehen von den Sexualitätsverhältnissen, Veränderungen in der Daphnidenorganisation durch innere und äußere

Einflüsse hervorgerufen werden. Mit der Zahl der verschiedenen Gelege und der aufeinander folgenden Generationen nimmt die Größe der Eier zu. Dagegen nimmt die Zahl der zu einem Gelege gehörigen Eier ab. Auch die Intervalle zwischen zwei Eiablagen werden von Gelege zu Gelege, von Generation zu Generation länger. Weiterhin verändert sich die Wachstumsenergie; dieselbe vermindert sich im Lauf der Kultur und zwar abermals sowohl von Gelege zu Gelege, wie von Generation zu Generation. So kommt es, dass die fortpflanzungsfähigen Tiere immer kleiner werden, obwohl doch die Eier, aus denen sie stammen, eine Größenzunahme erfahren hatten. Am auffälligsten ist die Abnahme der Körpergröße bei den Männchen der Daphniden. Die Größenzunahme, welche sich im Verlauf der Kultur für die Eizellen herausgestellt hat, scheint auch für die übrigen Körperzellen zu gelten. Papanikolau konnte das für die Darmepithelzellen nachweisen, welche bei den Tieren späterer Gelege und späterer Generationen eine bedeutendere Größe besitzen, während doch die Körpergröße der entsprechenden Tiere sich umgekehrt verhält. Mit der Größenzunahme der Zellen geht Hand in Hand eine Vergrößerung und Chromatinanreicherung der Kerne. In gleichem Sinn wie das zunehmende Alter scheint Herabsetzung der Temperatur zu wirken. Namentlich zeichnen sich die Wärmetierte durch Kleinzelligkeit aus. Schließlich ist noch für *Moina rectirostris* eine zunehmende Verfärbung der Eier hervorzuheben, welche zur Zeit der unisexuellen Fortpflanzung violett sind und später allmählich ein schmutziges Blau annehmen⁴⁾.

Es ist nun die Frage aufgeworfen worden, ob außer den genannten noch anderweitige äußere Einwirkungen befähigt sind, Gamogenese hervorzurufen. Langerhans hat sich bemüht, zu

5) Im Anschluss an die Verhältnisse der Daphniden erwähne ich die vielfach bei der Diskussion des Geschlechtsproblems erörterten Zustände von *Dinophilus apatris*. Dieser Wurm hat sehr kleine Eier, aus denen sich Männchen, und sehr große dotterreiche Eier, aus denen sich Weibchen entwickeln. Wenn man Kälte anwendet, verändert sich das Sexualverhältnis zugunsten der Männchen, bei Wärme zugunsten der Weibchen. Dieses Resultat hat etwas Überraschendes, wenn man berücksichtigt, dass bei Daphniden die Temperaturen, soweit es sich um die parthenogenetischen Eier handelt, im entgegengesetzten Sinne wirken. Der Widerspruch ist jedoch nur ein scheinbarer; er klärt sich auf, wenn man berücksichtigt, dass die Weibchen liefernden Eier des *Dinophilus* ihre Größe dem Umstand verdanken, dass viele Eikeime zu einem großen dotterreichen Ei verschmelzen. Die weiblichen Eier des *Dinophilus* sind somit den Wintereiern der Daphniden zu vergleichen, dagegen nicht den Weibchen erzeugenden parthenogenetischen Eiern dieser Tiere. Bei dieser Vergleichsweise ergibt sich Übereinstimmung in der Art der Temperaturwirkung zwischen *Dinophilus* und den Daphniden, indem auch bei diesen die Wintereier bei Kältewirkung im allgemeinen später entstehen als die Männchen liefernden parthenogenetischen Eier. Es fehlen eben bei *Dinophilus* die parthenogenetischen Weibchen liefernden Eier (vgl. übrigens oben die anderweitige Erklärung der Befunde, welche Shearer (S. 16) gegeben hat).

zeigen, dass chemische Veränderungen des Wassers, wie sie durch den Lebensprozess der Daphniden hervorgerufen werden, vor allem Anreicherung des Wassers durch Exkretstoffe einen sehr wirksamen Faktor bilden. Sicherheit hierüber scheint mir nicht erzielt zu sein, was auch die Ansicht Papanikolau's und Woltereck's ist; immerhin verdient die Frage weitere Beachtung, um so mehr, als sich in der Neuzeit die Angaben häufen, dass chemische Einflüsse auch sonst bei der Auslösung der Gamogenese eine wichtige Rolle spielen. Ich nenne hier die sich auf Protozoen beziehenden Angaben des italienischen Forschers Enriquez, vor allem aber die in sehr ausführlicher Darstellung vorliegenden Untersuchungen Shull's über das Rädertier *Hydatina senta*.

Hydatina senta wurde früher schon und zwar zuerst von Maupas, später von Nussbaum, Whitney, Punnett u. a. zum Gegenstand experimenteller Forschung gemacht. Die dabei gewonnenen Resultate lauten sehr widersprechend. Nach Maupas soll Gamogenese durch Wärme, nach Nussbaum durch schlechte Ernährung veranlasst werden. Punnett widerspricht beiden und stellt, ähnlich wie es Weismann für Daphniden getan hat, die Einwirkung äußerer Faktoren überhaupt in Abrede; er züchtete verschiedene Stämme von *Hydatina* durch viele Generationen und fand, dass manche Stämme den parthenogenetischen Charakter beibehielten, dass andere dadurch ausgezeichnet waren, dass sie ab und zu spärliche oder fast in jeder Generation eine größere Zahl arrhenotoke Weibchen produzierten. Wandte Punnett Wärme an, so entstanden zwar kleine Eier, welche in dieser Hinsicht wie Männchen erzeugende Eier aussahen, tatsächlich aber Weibchen lieferten; wurde die Nahrung eingeschränkt, so wurde die Zahl der zur Ablage gelangenden Eier geringer, ohne dass der der Kultur eigentümliche Charakter eine Veränderung erfahren hätte. Zu diesen Kulturen Punnett's möchte ich zweierlei bemerken. Erstens empfiehlt es sich, den Ausdruck arrhenotoke Weibchen fallen zu lassen und wie bei den Phytophthiren von Sexuparae zu sprechen. Denn alle Untersucher stimmen darin überein, dass die Männchen liefernden Eier und die — ausschließlich Weibchen erzeugenden — Wintereier von *Hydatina* in ihrer ersten Anlage die gleiche Beschaffenheit besitzen. Ob die betreffenden Eier die eine oder die andere Entwicklung einschlagen, hängt von der Begattung ab. Bleibt das sexupare Weibchen unbegattet, so erzeugt es nur Männchen; wird es dagegen kurz nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei befruchtet, so entwickelt es die größeren dickschaligen Dauereier.

Der zweite Punkt, den ich hervorheben möchte, bezieht sich auf die Art der Kulturführung. Es ist sehr zu bedauern, dass Punnett seine Kulturen nicht aus Wintereiern herangezogen hat. Daher lässt sich nicht entnehmen, ob die bei den einzelnen Stämmen

erzielten Unterschiede nicht durch Unterschiede im Generationsalter bedingt sind. Es könnte auch bei den Rotatorien wie bei den Daphniden im Lauf der Generationsfolge und der Gelege der Charakter der Kolonie sich allmählich verändern und eine gesteigerte Neigung zur Gamogenese sich entwickeln. Wir hätten dann zu erwarten, dass die ersten Generationen der Kultur mit Zähigkeit an der parthenogenetischen Fortpflanzung festhalten, so dass äußere Einwirkungen keine Veränderung des Sexualcharakters ermöglichen; erst allmählich würde sich der labile, beeinflussbare Zustand der Kultur entwickeln. Wärme als ein der Parthenogenese günstiger Faktor, würde dann keine auffällige Veränderung an der Kultur herbeiführen, wohl aber herabgesetzte Temperatur und voraussichtlich auch Hungereinwirkung. Dass Punnett mit schlechter Ernährung keine Resultate außer verminderte Fruchtbarkeit erzielte, ist wohl nur eine Folge, dass die veränderte Ernährung nicht im geeigneten Moment einsetzte.

Die neuesten Untersuchungen über Geschlechtsbeeinflussung bei *H. senta* verdanken wir dem Amerikaner Shull. Dieselben stützen sich auf ein ganz enormes Material. Weibchen, welche, soweit sich aus den Angaben entnehmen lässt, erst kürzlich aus Wintereiern ausgeschlüpft waren, wurden als eine Stammkultur 81 Generationen lang gezüchtet; als Ausgangspunkt für jede nächstfolgende Generation wurde womöglich ein erstgeborenes Weibchen benutzt, welches bei Daphniden sich, wie wir gesehen haben, durch eine hochgradige parthenogenetische Tendenz auszeichnet. Gleichwohl traten schon in der ersten rein weiblichen Generation zahlreiche sexupare Weibchen auf. Ihre Zahl nahm gelegentlich ab, dann wieder zu u. s. f. Um dies einigermaßen klar zu machen, habe ich die Resultate für die 1., 2., 3. und 4. Gruppe von je 20 Generationen zusammengestellt.

Summen der sexuparen und parthenogenetischen
Weibchen der Generationen.

1—20	482 : 434
21—40	73 : 780
41—60	262 : 534
61—80	171 : 500.

Diese Zusammenstellung lässt erkennen, dass die Zahl der sexuparen Weibchen in den erst frisch vom Winterei abstammenden Generationen größer ist als in irgendeinem späteren Zeitpunkt des Entwicklungszyklus, im vorliegenden Fall sogar größer als die Zahl der parthenogenetischen Weibchen. Das ist ein Resultat, welches gar nicht zu der herrschenden Auffassung vom Generationszyklus der Rotatorien passt und im Widerspruch steht mit den Ergebnissen, welche an anderen zyklisch sich fortpflanzenden Tieren,

vor allem den Daphniden gewonnen wurde. Das Gleiche gilt von einem anderen Züchtungsergebnis, zu welchem Shull gelangt ist, dass, wenn man von Geschwistern einer und derselben Generation das erste und das letzte zur Aufzucht verwendet, jenes mehr sexupare Individuen liefert, als dieses, während doch bei Daphniden gerade die letzten Gelege eine gesteigerte Tendenz zur Sexualität besitzen. Weitere Kulturversuche müssen erst Klarheit schaffen, ob bei dem von Shull benutzten Material eine durch außergewöhnliche Verhältnisse bedingte Ausnahme von der Regel vorliegt, oder ob die Rotatorien sich in der Tat anders verhalten wie die Cladoceren und Phytophthiren. Auch muss festgestellt werden, auf welchem Stadium des Generationszyklus es zur Entwicklung rein parthenogenetischer Reihen kommt, wie sie doch wiederholt schon von anderen Forschern beobachtet worden sind.

Shull erklärt seine Befunde, indem er dem bisher so hoch bewerteten Einfluss, welchen innere Faktoren auf den Verlauf des Generationszyklus haben, so gut wie keine Bedeutung beimisst. Maßgebend sei die chemische Beschaffenheit des Wassers, welche im Lauf einer Kultur sich immer mehr durch Anreicherung mit Exkretstoffen verändere. Die veränderte Beschaffenheit des Wassers soll nicht, wie von anderer Seite vermutet wurde, die Gamogenese, sondern die Parthenogenese begünstigen. Shull führt zur Stütze seiner Ansicht eine große Zahl von Versuchen an, bei denen er abfiltriertes Wasser alter Kulturen zu Zuchtzwecken benutzte. Die Versuche wurden so angestellt, dass von nahe verwandten parthenogenetischen Weibchen derselben Generation, womöglich Geschwistern, das eine in Quellwasser, das andere im Wasser älterer Kulturen aufgezogen wurde; es stellte sich heraus, dass bei der Aufzucht in altem Kulturwasser die Zahl der Sexuparen bis auf 0 eingeschränkt werden konnte. Auch dieses Ergebnis ist genau das Gegenteil von dem, was für andere Tiergruppen behauptet wird. In der Neuzeit hat Enriquez die Fortpflanzungsverhältnisse der Protozoen untersucht, bei denen in ähnlicher Weise, wie bei Rotatorien der Übergang von Parthenogenese zur Gamogenese, so der Übergang von vegetativer Vermehrung zur Befruchtung herbeigeführt wird. Enriquez kommt zum Resultat, dass durch Anhäufung von Exkretstoffen und durch mancherlei chemische Einflüsse die Befruchtungsvorgänge der Protozoen ausgelöst würden.

In einer zweiten Arbeit hat Shull seine Untersuchungen über chemische Einflüsse erweitert und weitere Untersuchungen über thermische Einflüsse mitgeteilt. Er fand, dass ein Dekokt von Pferdemit, ferner alkalische Substanzen wie Harnstoff, Ammoniaksalzen, Lösungen von Fleischextrakt und Kreatin die Zahl der Sexuparen herabsetzen. Eine Steigerung derselben trat dagegen ein, wenn niedere Temperaturen (bis 10° C.) angewandt wurden. Letzteres

würde mit den bei anderen Tieren gewonnenen Resultaten übereinstimmen. Von besonderem Interesse sind schließlich noch die Kreuzungsversuche. Shull kultivierte zwei von ganz verschiedenen Orten stammende Hydatinen in reinen Linien und stellte für jede das Verhältnis der parthenogenetischen zu den sexuparen Formen fest. Wenn er dann eine Kreuzung zwischen Individuen der beiden reinen Linien ausführte, trat jedesmal eine Veränderung des Sexualverhältnisses ein und zwar in der Art, dass die Zahl der Sexuparen eine ganz erhebliche und andauernde Steigerung erfuhr. In einem Fall war das Prozentverhältnis der Sexuparen in einer reinen Linie (a) 1,6⁰/₀, in der zweiten (b) 6,6⁰/₀, in der parallel unter sonst gleichen Bedingungen geführten Kreuzungskultur (c) 22,1⁰/₀. Für drei andere Parallelkulturen waren die Verhältniszahlen:

$$\begin{array}{l} a^1 19,8, \quad b^1 23,0, \quad c^1 23,9\% \\ a^2 17,5, \quad b^2 18,9, \quad c^2 27,6\% \\ a^3 18,8, \quad b^3 15,9, \quad c^3 37,6\% \end{array}$$

Wir hätten nun die bei Daphniden und Rotatorien gewonnenen Resultate einer Beurteilung vom Standpunkt der Chromosomenlehre zu unterwerfen. Wenn auch vieles besonders bei den Rotatorien kontrovers und unverständlich ist, so ist doch die Übereinstimmung mit dem Generationszyklus der Aphiden eine so weitgehende, dass man alle Ursache hat, sich zu fragen, ob nicht ähnliche Veränderungen der Chromosomen, wie sie von Aphiden bekannt sind, auch hier wiederkehren. Leider lassen uns die Beobachtungen im Stich, was um so mehr zu bedauern ist, als noch eine zweite auf einer anderen Analogie basierende zelluläre Erklärung der Erscheinung aufgestellt worden ist. Dieselbe stammt von Doncaster und wurde auch von Castle vertreten. Die Analogie, welche herangezogen wird, ist durch die Fortpflanzungsverhältnisse der Hymenopteren gegeben. Die so viel erörterten äußerst interessanten Tatsachen, welche hier in Betracht kommen, sind folgende. Bei allen Hymenopteren ist Parthenogenesis weit verbreitet, am verbreitetsten bei den Blattwespen. Bei diesen können viele parthenogenetische Generationen, bei denen somit unbefruchtete Eier immer wieder Weibchen liefern, aufeinander folgen, ehe Männchen auftreten und dadurch Gamogenesis ermöglicht wird. Das befruchtete Ei liefert stets Weibchen mit stark parthenogenetischer Tendenz und inauguriert somit eine lange Serie weiblicher Generationen. Durch Abkürzung des parthenogenetischen Zyklus und demgemäß Herabsetzung der parthenogenetischen Tendenz des befruchteten Eies unterscheiden sich die Gallwespen, die gallikolen Hymenoptern, von den Blattwespen. Aus den befruchteten Eiern dieser Tiere schlüpfen „agame“ Weibchen; diese liefern auf parthenogenetischem Weg arrhenotoke und thelytoke Eier, demgemäß Männchen und Weibchen, welche kopulieren und

so wieder das befruchtete Ei erzeugen. Eine weitere Einschränkung der Parthenogenese ist bekanntlich für Staaten bildende Hymenopteren Bienen, Wespen und Ameisen nachgewiesen. Parthenogenetische Eier entwickeln sich bei ihnen, mögen sie von Arbeiterinnen oder Königinnen gelegt werden, stets zu Männchen, befruchtete Eier dagegen zu Weibchen. Nur bei Ameisen kann es wohl als erwiesen gelten, dass unbefruchtete Eier geschlechtlich heranreifender Arbeiterinnen gelegentlich Arbeiterinnen, also Weibchen liefern. Ob sich in manchen Fällen aus befruchteten Eiern der Bienen auch einmal Drohnen entwickeln können, wie man aus einigen Vererbungserscheinungen erschlossen hat, lasse ich dahingestellt. Wäre es der Fall, so würde die Einschränkung der geschlechtsbestimmenden Bedeutung der Parthenogenese, welche sich bei den Hymenopteren Schritt für Schritt verfolgen lässt, bei den Bienen noch weitere Fortschritte gemacht haben.

Für die zytologische Beurteilung der hier zusammengestellten Tatsachen liegen mancherlei wichtige Beobachtungen vor. Bei Bienen und Wespen sind die Reifungsteilungen der Spermatozoen genau untersucht. Bei der ersten Reifeteilung unterbleibt die Teilung der Äquatorialplatte und somit des Kerns; es wird als erster Richtungskörper nur ein Stückchen Protoplasma abgeschnürt. Bei der zweiten Reifeteilung beteiligt sich der Kern; aber es entstehen ähnlich wie wir es bei Aphiden kennen gelernt haben, zweierlei Spermatiden, größere und kleinere, von denen die letzteren zugrunde gehen. Man kann das so deuten, dass es Männchen und Weibchen erzeugende Spermatiden gibt und dass nur letztere am Leben bleiben, so dass befruchtete Eier nur Weibchen liefern können. Es wäre nun denkbar, dass gelegentlich einmal auch Männchen erzeugende Spermatozoen erhalten blieben. Dies würde erklären, dass Männchen aus befruchteten Eiern hervorgehen, womit sich die Möglichkeit ergeben würde, dass auch Drohnen bei Kreuzung verschiedener Rassen ausnahmsweis einmal Bastardcharaktere besitzen können.

Wie kommt es nun, dass unbefruchtete Eier sich zu Drohnen entwickeln? Es scheint jetzt festzustehen, dass Drohneneier wie die Weibcheneier in normaler Weise zwei Richtungskörper abschnüren und somit die übliche Reduktion der Chromosomenzahl erfahren. Die Drohnen unterscheiden sich somit von den Königinnen und Arbeiterinnen dadurch, dass sie die halbe Zahl der Chromosomen besitzen. Hierin erblicken Castle und Doncaster die Ursache der Geschlechtsbestimmung. Die zytologische Formel der Geschlechtsbestimmung für Bienen und wahrscheinlich auch für Wespen würde somit lauten: Eier, welche nur das mütterliche Chromosomensortiment enthalten, sind zu Männchen prädestiniert; Eier mit mütterlichem und väterlichem Chromosomensortiment werden zu Weibchen. Vielleicht ist es richtiger zu sagen: Eier mit doppeltem Chromosomen-

sortiment; denn dann würde auch den Fällen Rechnung getragen, in denen Arbeiterinnen von Ameisen, also unbefruchtete Weibchen, Arbeiterinnen erzeugen, wenn wir die weitere Annahme machen, dass hier nur ein Richtungskörper gebildet wird und demgemäß die Reduktion der Chromosomen unterbleibt.

Die hier entwickelte Auffassung findet eine wichtige Stütze in den Untersuchungen Doncaster's über die Blattwespen und die Gallwespe *Neuroterus lenticularis*. Ich beschränke mich in meiner Darstellung auf letztere. Aus den befruchteten Eiern von *Neuroterus lenticularis* entwickeln sich ausschließlich Weibchen, die sich parthenogenetisch fortpflanzen. Obwohl dieselben nach äußeren Merkmalen zunächst nicht unterschieden werden können, sind sie doch zweierlei Art, die einen erzeugen abermals Weibchen, die anderen Männchen. Die Unterschiede zwischen beiden prägen sich zum erstenmal während der Eireife aus; die Weibcheneier sind dadurch ausgezeichnet, dass ihr Kern frühzeitig in die Tiefe rückt; daher schnüren sie keinen Richtungskörper ab und behalten die volle Chromosomenzahl 20 bei; die Männcheneier bewahren die oberflächliche Lage des Kerns; sie erfahren beide Reifeteilungen und entwickeln sich somit ähnlich den unbefruchteten Bieneneiern mit der halben Chromosomenzahl, nämlich 10. In der Bildung der beiden Richtungskörper stimmen die Männcheneier mit den befruchtungsbedürftigen Eiern der Sommergeneration überein.

Doncaster hat auch die Spermatogenese untersucht. Wie bei Bienen und Wespen wird bei der ersten Reifeteilung ein kernloser Richtungskörper abgeschnürt, nach der zweiten Reifeteilung entwickeln sich beide Spermatiden zu Spermatozoen. Wahrscheinlich sind dieselben verschiedener Natur — Doncaster beschreibt auch ein rätselhaftes Körperchen, welches neben der Reifungsspindel liegt und nur in eine der beiden Spermatiden gerät —; die einen Spermatozoen würden dann die Hälfte der Eier zu Männchenerzeugern stemeln, die anderen die zweite Hälfte der Eier zu Weibchenerzeugern.

Wir hätten hier somit einen zweiten Modus der zytologischen Geschlechtsbestimmung gegeben, einen Modus, bei dem die Männcheneier sich von den Weibcheneiern nicht nur durch den Mangel eines x-Chromosoms, sondern eines ganzen Chromosomensortiments unterscheiden.

Es fragt sich nun, welchem der beiden Modi folgen Daphniden und Rotatorien? dem für die Mehrzahl der Insekten geltenden oder dem für Hymenopteren erwiesenen? Castle nimmt den Hymenopteren-Typus an; er kann sich hierbei auch auf die Beobachtung berufen, welche v. Erlanger und später Whitney an Rotatorien gemacht haben. Bei Rotatorien besitzen die parthenogenetischen Eier nur 1 Richtungskörper, wenn sie sich zu Weibchen entwickeln; die Männcheneier dagegen erfahren wie bei

den Hymenopteren eine doppelte Richtungskörperbildung und gleichen somit trotz ihrer parthenogenetischen Entwicklung den Dauereiern. Für die Daphniden sind die einschlägigen Verhältnisse noch unbekannt. Wir wissen hier nur, dass die parthenogenetischen Eier nur einen Richtungskörper bilden; ob von dieser Regel die Männcheneier eine Ausnahme darstellen und keine Reifeteilungen erfahren, ist unbekannt. Die Untersuchungsbedingungen sind hier äußerst ungünstig. Abgesehen von etwas geringerer Größe und manchmal auch etwas abweichender Färbung (*Moina*) sind die Männcheneier von den Weibcheneiern nicht zu unterscheiden. Auch ist ihre Zahl sehr viel geringer, so dass man bei der Untersuchung die Chancen hat, auf viele Weibcheneier zu stoßen, ehe man einem Männchenei begegnet. Dazu kommt, dass die Männcheneier nicht auf bestimmte Weibchen beschränkt sind, sondern eingestreut zwischen Weibcheneiern vorkommen.

Wir stehen hier vor einer Reihe unentschiedener Fragen, welche der zukünftigen Forschung ein reiches Feld eröffnen. Zunächst gälte es zu entscheiden, ob die Untersuchungen Doncaster's über Hymenopteren uns ein erschöpfendes Bild geben von den zytologischen, die Geschlechtsdifferenzierung begleitenden und sie offenbar auch bedingenden Vorgängen. Es würde damit klar gelegt werden, dass neben dem an erster Stelle betrachteten, durch zahlreiche Untersuchungen außer Zweifel gestellten Typus der Geschlechtsbestimmung, welchen wir den Heterochromosomentypus nennen können, noch ein zweiter Typus existiert, für den ich vorschlage, die Bezeichnung „Hymenopterentypus“ einzuführen, solange noch nicht festgestellt ist, was an ihm das Charakteristische ist und ob er nicht etwa eine Modifikation des Heterochromosomentypus ist. Interessant wäre es nun des Weiteren festzustellen, ob die Rotatorien und Daphniden dem einen oder dem anderen Typus sich einordnen oder vielleicht auch ihrerseits Besonderheiten besitzen.

III. Die Protozoen und das Sexualitätsproblem.

Im Anschluss an die durch zyklische Fortpflanzung ausgezeichneten Metazoen möchte ich noch einige Worte über die Geschlechtsvorgänge bei Protozoen sagen. Wir haben bei denselben ebenfalls zyklische Vorgänge, welche in vieler Hinsicht an den Generationszyklus der Metazoen erinnern, nur dass die parthenogenetische Fortpflanzung durch vegetative Fortpflanzung (Teilung und Knospung) ersetzt ist. Wenn es auch noch nicht für alle Arten erwiesen ist, so genügen doch die vorliegenden Beobachtungen, um es als einen allgemein gültigen Satz aufzustellen, dass die vegetative Fortpflanzung der Protozoen zeitweilig durch Befruchtungsprozesse, sogen. Konjugations- und Kopulationsepidemien unterbrochen wird. Die sich untereinander vereinigenden Tiere, die Gameten, sind vielfach

untereinander gleich oder so wenig verschieden, dass man kein Recht hat, von geschlechtlicher Differenzierung zu sprechen (Isogamie). In anderen Fällen ist dagegen ein deutlicher Dimorphismus der Geschlechter, ein Unterschied von Makro- und Mikrogameten vorhanden (Anisogamie). Trotz aller gegenteiligen Behauptungen halte ich an der Auffassung fest, dass die Anisogamie sich allmählich aus der Isogamie entwickelt hat. Man findet daher die verschiedensten Formen der sexuellen Differenzierung vor. Auch der Zeitpunkt, in welchem der Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Tieren während der Generationsfolge der Protozoen eintritt, ist sehr verschieden und variiert nach den einzelnen Klassen und Ordnungen, ja sogar den einzelnen Gattungen der Tiere, ähnlich wie wir es auch bei Nematoden und Phytophthiren kennen gelernt haben. Bei einigen Peritrichen wird die Differenzierung des männlichen und weiblichen Geschlechts durch eine bestimmte Teilung herbeigeführt. Enriques schildert von *Opercularia coarctata*, dass die vegetative Vermehrung durch eine „sexuelle Teilung“ abgeschlossen wird, bei welcher ein Individuum in zwei ungleiche Stücke zerlegt wird, ein größeres Stück, den Makrogameten, und ein kleineres, welches sich aufs neue teilt und zwei Mikrogameten liefert. Noch ausgesprochener ist der Charakter der sexuellen Teilung nach den Untersuchungen Engelmann's bei *Vorticella microstoma*. Während die Vorticellen sich gewöhnlich nach Art anderer Infusorien durch Teilung vermehren, schnürt sich beim Eintritt der Befruchtungsperiode von einem Muttertier, dem Makrogameten, eine kleine Knospe, der Mikrogamet ab, welche herumschwärmt und mit einer anderen Vorticelle kopuliert. Bei koloniebildenden Peritrichen, bei *Carchesium*, *Epistylis*, besonders schön bei *Zoothamnium* tritt die geschlechtliche Differenzierung innerhalb einer Kolonie ein, indem einige Individuen zu Makrogameten werden, andere dagegen durch zwei bis drei rasch aufeinander folgende Teilungen 4—8 Mikrogameten liefern. Hier wird somit die Konjugation von langer Hand vorbereitet; allmählich entwickelt sich in einer Kolonie die geschlechtliche Differenzierung der Individuen. Ähnlich ist es auch bei den Volvocineen. Doch gibt es bei denselben außer hermaphroditen noch getrennt geschlechtliche Kolonien. Bei den letzteren muss man die sexuelle Differenzierung noch weiter zurückverlegen und annehmen, dass die sogen. Parthenogonie, aus deren Teilung die Volvoxkolonie stammt, trotz ihres indifferenten Aussehens schon sexuell vorausbestimmt ist. In ähnlicher Weise glauben Schaudinn, Hartmann, Prowazek und A. bei Coccidien und Haemosporidien die sexuelle Differenzierung weit zurückverfolgen zu können. Schon lange ehe es zu einer Kopulations-epidemie komme, sei es möglich, unter den in vegetativer Vermehrung (Schizogonie) begriffenen Tieren eine männliche und weibliche

Reihe zu unterscheiden, sogen. Makrogametocyten und Mikrogametocyten. Es ergibt sich hieraus die Möglichkeit, dass der Unterschied männlicher und weiblicher Individuen zu allen Zeiten vorhanden ist, nur während der vegetativen Vermehrung im latenten Zustand, dass vielleicht schon im Moment der Befruchtung des „Ookineten“ entschieden wäre, ob aus ihm Makrogametocyten oder Mikrogametocyten entstehen, eine Auffassung, die in Schaudinn ihren Verteidiger gefunden hat.

Fragen wir nach den Einflüssen, welche die sexuelle Differenzierung der Protozoen herbeiführen, so sind wie bei Daphniden und Rotatorien zwei extreme Auffassungen möglich, von denen die eine die Veranlassung zu den Konjugationsepidemien in äußeren, die andere in inneren Faktoren sucht. Beide Auffassungen haben ihre Vertreter gefunden. Während aber bei den Metazoen die Mehrzahl der Forscher geneigt ist, die Ursachen in den zyklischen Veränderungen der inneren Faktoren zu suchen, herrscht bei den Protozoenforschern die Tendenz, das Hauptgewicht auf die äußeren Lebensbedingungen zu legen. Besonders ist es in der Neuzeit Enriques gewesen, welcher für *Colpoda Steini* die beim Eintrocknen des Wassers eintretende Erniedrigung des Wasserspiegels, für andere Infusorien Veränderungen in der chemischen Beschaffenheit des Wassers als Ursache der Konjugation bezeichnete.

Innere Faktoren bei der ursächlichen Erklärung der Befruchtungsprozesse der Protozoen gänzlich ausschließen zu wollen, halte ich für ein aussichtsloses Beginnen, welches mit den elementarsten Erfahrungen der Protozoenforschung im Widerspruche steht. Diese lehren, dass Hungerkulturen Befruchtungsprozesse auslösen, bei Infusorien Konjugationen, bei anderen Protozoen Enzystierungen, welche nicht selten wie z. B. bei *Actinosphaerium Eichhorni* mit Befruchtung kombiniert sind. Das Verfahren ergibt jedoch nicht zu allen Zeiten günstige Resultate. Ich habe die Verhältnisse bei Actinosphaerien und Dilepten durch jahrelange Kulturen auf das Genaueste verfolgt. Es wechseln hier Zeiten, in denen man mit Leichtigkeit Konjugationen, resp. Enzystierungen erhält, mit solchen, in denen man vollkommene Misserfolge hat, in denen die Tiere anstatt sich zu enzystieren oder zu konjugieren allmählich verhungern. Auch innerhalb einer und derselben Hungerkultur verhalten sich nicht alle Individuen gleich; es kann ein größerer oder geringerer Prozentsatz verhungern, ohne die zur Befruchtung notwendigen Vorbereitungen zu treffen. Bei einer nahezu 2 Jahre lang dauernden Kultur eines und desselben Dileptusstammes war bei den ersten „Konjugationsepidemien“ der Prozentsatz der konjugierenden Tiere sehr gering; er steigerte sich bei späteren „Epidemien“ und erreichte nahezu 100% bei einer Hungerkultur, welche kurz vor ihrem Erlöschen von der Hauptkultur abgezweigt worden war. Um diese Zeit war die Konjugations-

tendenz so groß, dass selbst in der Futterkultur Paarungen auftraten. Ähnliches galt von den Enzystierungen der Actinosphaerien, nur dass hier dem Aussterben eine Periode vorausging, in welcher missglückende Enzystierungsversuche gemacht wurden, bis auch diese unterblieben.

Man hat versucht, diese Verhältnisse so zu deuten, dass mit der Dauer der Kultur eine Anreicherung des Kulturwassers mit Exkretstoffen stattfände und dass diese chemische Veränderung Ursache des wechselnden Verhaltens der Protozoen sei. Die Erklärung stößt aber auf Schwierigkeiten, da bei den von mir geführten Kulturen das Wasser täglich erneuert wurde. Auch würde sie damit in Widerspruch stehen, dass zumeist die in neues Wasser zur Hungerkultur übertragenen Tiere Träger der Befruchtungstendenz waren, nicht die in der Futterkultur zurückgebliebenen, bei denen eine so vollkommene Erneuerung des Zuchtwassers wie bei jenen nicht möglich war. Gänzlich unverständlich würde es sein, dass die vorübergehend auftretende Tendenz zu Befruchtungsprozessen trotz gleichbleibender Kulturbedingungen auf Wochen und Monate hinaus wieder völlig verschwinden kann, dass ferner in einer und derselben Hungerkultur, also unter ganz gleichen äußeren Bedingungen gewisse Individuen sich enzystieren resp. konjugieren, während andere den Hungertod sterben. Auch der Zeitpunkt, auf welchem die Tiere einer und derselben Hungerkultur zur Konjugation oder Enzystierung schreiten, ist beachtenswert; derselbe tritt für manche Tiere sofort ein, bei anderen erst nach einigen Tagen, bei dritten sogar erst nach Wochen — wenigstens gilt dies für Actinosphaerien —. Besonders das zuletzt hervorgehobene so mannigfaltig abgestufte verschiedenartige Verhalten der Individuen einer und derselben Hungerkultur nötigt nach meiner Ansicht zur Annahme, dass Besonderheiten in der Konstitution der Protozoen, welche im Lauf der Kultur auf- und absteigende Veränderungen erfahren, für den Eintritt der Befruchtungsvorgänge von unerlässlicher Bedeutung sind. Wir sind daher genötigt, Regulationsvorgänge im Organismus anzunehmen, welche allerdings von äußeren Wirkungen beeinflusst werden. Ob den äußeren oder inneren Faktoren die größere Bedeutung beizumessen ist, wird immer nur von Fall zu Fall entschieden werden können. Wenn bei Einleitung einer Hungerkultur gewisse Actinosphaerien sich sehr bald enzystieren, wird man bei der Erklärung ihre Konstitution, wenn die Enzystierung erst nach Wochen eintritt, die äußeren Bedingungen in den Vordergrund zu stellen haben.

Was ich bisher vorgebracht habe, lässt zunächst nur erkennen, dass der Eintritt der Geschlechtsperiode von der Konkurrenz äußerer und innerer Faktoren abhängt, lässt dagegen die Frage nach den geschlechtsbestimmenden Ursachen, die Frage, warum im einen

Fall Makrogameten, im anderen Fall Mikrogameten gebildet werden, unberührt. Auf dieselbe müssen wir nunmehr noch eingehen.

Die Tatsache, dass bei anisogamen Protozoen unter gleichen äußeren Bedingungen sowohl männliche wie weibliche Gameten entstehen, würde zunächst dafür sprechen, dass die sexuelle Differenzierung von äußeren Bedingungen unabhängig ist und nur durch innere Faktoren bedingt wird. Ich halte einen solchen Schluss nur dann für zulässig, wenn erwiesen wäre, dass bei allen durch äußere Bedingungen ausgelösten Befruchtungsvorgängen das gleiche Sexualitätsverhältnis resultieren würde. Hierüber liegen keine genügenden Erfahrungen vor. Soweit ich die Literatur kenne, kann hier überhaupt nur eine Arbeit herangezogen werden, die von Popoff im Münchener zoologischen Institut ausgeführte Untersuchung über die Konjugation von *Carchesium polypinum*. Dieselbe spricht dafür, dass das Sexualitätsverhältnis durch äußere Einflüsse modifiziert werden kann. Popoff teilte ein reiches *Carchesium*-Material in drei Abteilungen; einen Teil züchtete er bei 10°, einen anderen Teil bei 20°, einen dritten bei 25° C. In allen drei Partien wurden die Bedingungen von Hungerkulturen hergestellt. Es gelang auch überall Konjugationen herbeizuführen. Popoff kam dabei zum Resultat, dass in der Kälte sehr viel mehr Mikrogameten gebildet wurden, als in den beiden anderen Kulturen. Die Frage bedarf indessen weiterer Untersuchung, da, wie der Autor selbst zugibt, bei den Resultaten die Möglichkeit von Fehlerquellen nicht genügend ausgeschlossen war. Immerhin macht das Ergebnis es wahrscheinlich, dass in jeder *Carchesium*-Kolonie nicht ein bestimmtes Verhältnis von männlich und weiblich prädisponierten Tieren gegeben ist, welches zum Ausdruck gelangt, wenn die geeigneten Bedingungen dazu geschaffen werden, sondern dass dieses Verhältnis erst hergestellt wird, indem sexuell indifferente Tiere sich zu Makro- und Mikrogameten differenzieren. Das jedesmalige Resultat wird herbeigeführt durch die kombinierte Wirkung von Hunger, Temperatur und durch einen dritten Faktor, welcher durch die von Individuum zu Individuum variierende Disposition gegeben ist; es werden dabei nach meiner Ansicht manche Individuen durch Kälte veranlasst, sich zu Makrogameten umzubilden, welche bei Wärme Mikrogameten geliefert haben würden.

Der hier vertretene Standpunkt ist unvereinbar mit der Anschauung, welche Schaudinn auf der Breslauer Versammlung der deutschen zoologischen Gesellschaft entwickelt hat. Dieselbe führt den Dualismus des Geschlechtes auf zwei verschiedene Kernsubstanzen zurück, eine weibliche und eine männliche Kernsubstanz. Das Überwiegen der einen oder der anderen sei für das Geschlecht maßgebend. Schaudinn bezog sich zum Beweis seiner Auffassung abgesehen von seinen eigenen vielumstrittenen Untersuchungen über

Trypanosomen auf eine im Münchener zoologischen Institut angefertigte Arbeit Prandtl's über die Konjugation von *Didinium nasutum*. Wie bei allen Infusorien (Fig. 6), ist bei *Didinium* die Befruchtung eine wechselseitige oder gekreuzte. Nach der Reifung (I) teilt sich der Geschlechtskern in einem jeden Konjuganten in zwei Kerne, einen oberflächlich gelegenen Wanderkern und einen in den inneren Schichten des Protoplasmas gelagerten stationären Kern (II). Die Wanderkerne werden ausgetauscht und verbinden sich mit den stationären Kernen des anderen Tieres, womit die Befruchtung vollzogen ist (III). Ich habe es vermieden, trotz der offenkundigen Analogie mit den Befruchtungsvorgängen der Métazoen die Bezeichnung „männlicher Kern“ für den Wanderkern, „weiblicher Kern“ für den stationären Kern

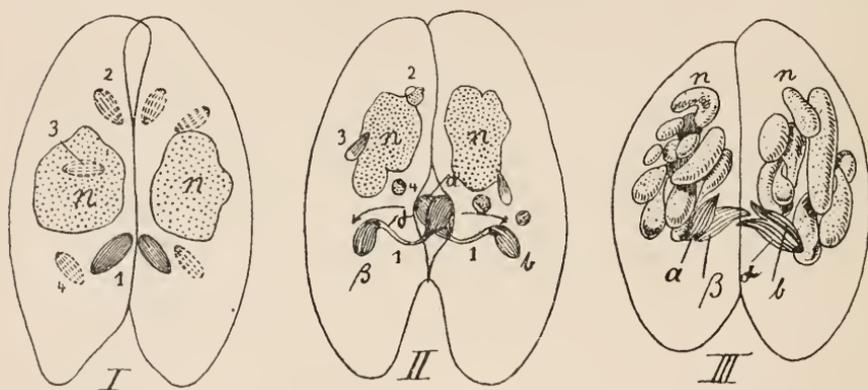


Fig. 6. Schema der Konjugation eines isogamen Infusors, 3 aufeinanderfolgende Stadien (*Paramecium caudatum*). I Nebenkern in 3 Richtungsspindeln (2—4) und eine Hauptspindel (1) geteilt. II Richtungsspindeln degenerieren, Hauptspindel hat sich in die „männliche“ Spindel (α und a) und die „weibliche Spindel“ (β und b) geteilt. III Austausch der „männlichen“ Spindeln und Konjugation derselben mit den „weiblichen“ Spindeln.

anzuwenden, weil ich aus der Gleichartigkeit des Aussehens auf eine Gleichartigkeit des Baues beider Kerne einen Rückschluss mache. Ursache zu ihrem verschiedenen Verhalten bei der Befruchtung ist nach meiner Ansicht nicht eine Verschiedenheit im Aufbau, sondern nur der Unterschied der Lagerung. Für *Didinium* konnte nun Prandtl nachweisen, dass der Wanderkern durch die Anwesenheit einer deutlichen Strahlung vom stationären Kern unterschieden ist. Schaudinn erblickte hierin den Hinweis auf eine sexuelle Verschiedenheit von stationärem Kern und Wanderkern, welche überall vorhanden sei, aber nur selten in so auffälliger Weise zum Ausdruck gelange. Ich halte dagegen an der Gleichartigkeit der beiden Kerne fest und führe das Auftreten der Strahlung um den Wanderkern darauf zurück, dass er oberflächlicher in der sogenannten Ektosarkschicht lagert. Mir scheinen die übereinstimmenden Untersuchungen über

die Konjugation der Peritrichen von Enriques und Popoff die Streitfrage zu meinen Gunsten zu entscheiden (Fig. 7). Bei den Peritrichen verschmelzen Makro- und Mikrogameten miteinander dauernd; anstatt der gekreuzten Befruchtung kommt eine einfache Befruchtung zustande. Gleichwohl teilt sich in beiden Gameten der gereifte Geschlechtskern in einen stationären und einen Wanderkern. Würde eine sexuelle Differenz der beiden Kerne vorhanden sein, so müsste der Wanderkern des Mikrogameten mit dem stationären Kern des Makrogameten verschmelzen; es müssten dagegen der Wanderkern des Makrogameten und der stationäre Kern des Mikrogameten rückgebildet werden. Das ist nicht der Fall; vielmehr verschmelzen die beiden Wanderkerne untereinander und die statio-

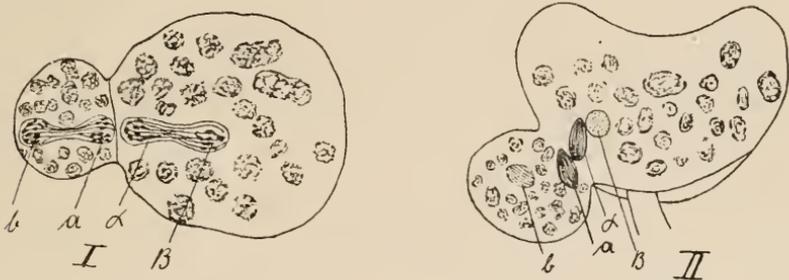


Fig. 7. Konjugation von *Carchesium polypinum* (nach Popoff), etwas schematisiert. I Zerfall des Hauptkerns und der Richtungsspindeln, Teilung der Hauptspindel in „männliche“ (a und α) und „weibliche“ Spindeln (β und b), II die „männlichen“ Spindeln vereinigen sich untereinander, die „weiblichen“ werden rückgebildet.

nären Kerne gehen zugrunde. Wollte man trotz dieser auffälligen Tatsache an einer sexuellen Differenz der konjugierenden Kerne festhalten, so müsste man die völlig willkürliche Annahme machen, dass im Makrogameten der Peritrichen weiblicher und männlicher Kern ihre Rolle vertauscht hätten. Ich bin auf diese Verhältnisse ausführlicher eingegangen, weil ich es für nötig halte zu beweisen, dass die Lehre von der Gleichwertigkeit der Geschlechtskerne nach wie vor zu Recht besteht. Denn damit fällt auch die Lehre vom hermaphroditen Kern. Es gibt nur Kerne indifferenter, männlicher und weiblicher Zellen. An dieser Auffassung wird auch nichts geändert durch die Entdeckung der Kerndifferenzen, welche durch das Verhalten der Chromosomen bedingt sind. Denn man muss wohl unterscheiden zwischen der von mir bekämpften Annahme, dass es männliche und weibliche Kerne gibt und der Annahme, dass verschiedenartige Kerne die Entwicklung männlicher und weiblicher Tiere bedingen.

(Schluss folgt.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [32](#)

Autor(en)/Author(s): Hertwig Richard

Artikel/Article: [Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. 1-45](#)