

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel
Professor der Botanik

und

Dr. R. Hertwig
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 einsenden zu wollen.

Bd. XXXII.

20. Februar 1912.

Nº 2.

Inhalt: Hertwig, Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen (Fortsetzung). — Escherich, Studien über die Wipfelkrankheit der Nonne. — Vollmer, Über die Entwicklung der Dauereier der Cladoceren. — Zur Strassen, Brehm's Tierleben. — Doflein, Lehrbuch der Protozoenkunde. — Ostwald, Über Katalyse. — Freundlich, Kapillarchemie.

Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen.

Von Prof. Richard Hertwig (München).

(Fortsetzung statt Schluss.)

IV. Über willkürliche Geschlechtsbestimmung.

Mit der Besprechung der Experimente über den Generationszyklus der Aphiden, Daphniden und Rotatorien und der an Carchesien angestellten Wärme-Kälte-Versuche bin ich auf ein viel erörtertes Problem eingegangen, mit dem ich mich in den letzten 6 Jahren eingehend beschäftigt habe, das Problem der willkürlichen Geschlechtsbestimmung.

Die überraschenden Resultate der Chromosomenforschung und die unabhängig davon erfolgte Übertragung der Mendel'schen Regeln auf die Lehre von der Vererbung des Geschlechts haben in der Neuzeit eine Strömung unter den Biologen begünstigt, welche Untersuchungen über willkürliche Geschlechtsbestimmung abhold ist. Die Vererbung des Geschlechts wurde als ein Vorgang angesehen, welcher nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeitsrechnung erfolgt, in übrigen nicht abgeändert werden kann. Dieser Auffassungsweise leistete der Umstand weiteren Vorschub, dass die meisten Untersuchungen, deren Urheber bei der künstlichen Geschlechts-

bestimmung Erfolg gehabt zu haben glaubten, einer genaueren Prüfung nicht Stand hielten, dass ferner exakt ausgeführte Experimente wie die von O. Schultze zu negativen Resultaten führten. So finde ich es ganz begreiflich, dass auch meine Untersuchungen, welche eine Beeinflussbarkeit des Geschlechtes zu beweisen suchten, eine skeptische Aufnahme erfahren haben.

Sowohl die Mendel'stische Auffassung über die Geschlechtsvererbung, als auch die Ergebnisse der Chromosomenforschung führten zu dem Resultat, dass das Verhältnis der Geschlechter die Proportion 50% : 50% zeigen müsse. Damit schienen auch die statistischen Erhebungen über die Verteilung der Geschlechter in sehr vielen Fällen überein zu stimmen, zumal als man glaubte, geringfügige Abweichungen ignorieren zu können. Man drückt gewöhnlich das Sexualverhältnis in der Weise aus, dass man die Zahl der Weibchen gleich Hundert setzt und die Zahl der Männchen in Prozente der Zahl der Weibchen umrechnet. Beim Menschen, bei dem begreiflicherweise die genauesten Untersuchungen vorliegen, wird das Sexualverhältnis durch die Zahl 106,9 ausgedrückt, d. h. auf 100 Mädchengeburten entfallen 106,9 Knaben (nach anderen Berechnungen 105,3). In gleicher Weise hat man auch das Sexualverhältnis für andere Organismen berechnet und vielfach Zahlen gefunden, welche wenig oder gar nicht von 100 abweichen, z. B. für den Hering 101, für Singvögel nahezu 100, für Pferde 98,03, Ratten 105,0. In anderen Fällen ergaben sich dagegen erheblichere Differenzen, bald zugunsten bald zu ungunsten des männlichen Geschlechts. In erster Hinsicht sind zu nennen der Haushund 138%, manche Fische: Kroppe *Cottus gobio* mit 188, der Angler *Lophius piscatorius* sogar mit 385, manche Spinnen (*Latrodectes mactans*) 819, in letzter Hinsicht manche Cephalopoden, *Loligo* mit 16,6, *Octopus* mit 33,3. Viele der Geschlechtzzahlen sind mit Vorsicht aufzunehmen; sie beziehen sich nicht auf die Zahl der Geburten, resp. der aus Eiern ausschlüpfenden jungen Tiere, sondern auf gesammeltes Material. Bei dieser Bestimmungsweise können viele Fehler mit unterlaufen. Um nur einige zu nennen, so könnte das Sexualverhältnis zu niedrig ausfallen, wenn die Männchen eine geringere Lebensdauer hätten als die Weibchen oder eine Lebensweise besäßen, vermöge deren sie schwieriger gefangen würden etc. Auch kann das Vorkommen von Parthenogenesis vollkommen irrige Resultate veranlassen. Richtige Sexualitätszahlen wird man daher nur erhalten, wenn man aus zahlreichen Gelegen oder Geburten das zur Bestimmung nötige Material gewinnt. Leider ist ein derartiges exaktes Material relativ selten, so dass man sich vielfach mit den in der Natur durch Sammeln erwachsener Tiere festgestellten Zahlen begnügen muss. Viele dieser Zahlen weichen nun von der postulierten Normalzahl so sehr ab, dass man sich kaum der Ansicht verschließen kann, dass von der

Geburt an schon ein von der Norm abweichendes Sexualitätsverhältnis vorgelegen haben muss. Ich verweise auf die oben schon gemachten Angaben über Cephalopoden, ferner auf die Seltenheit der Männchen bei manchen Nematoden.

Man kann nun die allzu geringe oder allzu hohe Zahl der Männchen aus einer gesteigerten oder verminderten Sterblichkeit des reziproken Geschlechts erklären, vielleicht auch daraus, dass schon die Weibchen oder Männchen erzeugenden Spermatozoen ein verschiedenes Maß von Lebenskraft entwickeln. Da es festgestellt ist, dass bei gewissen Nematoden, Aphiden und Hymenopteren alle Männchen erzeugenden Spermatozoen zugrunde gehen, so könnte man vermuten, dass bei anderen Tieren die gleiche Erscheinung wenn auch nicht in gleich extremem Maße vorhanden ist und Ursache für ein Minus an Männchen ist, dass andererseits ein Plus von Männchen durch größere Sterblichkeit der weiblichen Spermatozoen bedingt wird.

Ich glaube aber, dass die zuletzt gemachte Annahme, auf welche in der Neuzeit manche Forscher mit Vorliebe zurückgreifen, ganz unzureichend ist, um viele Abweichungen von der Sexualitätsnorm zu erklären. Ich will diesen Satz erläutern, indem ich das von den verschiedensten Gesichtspunkten aus beurteilte Sexualitätsverhältnis des Menschen etwas ausführlicher erörtere.

Beim Menschen sind durch Guyer, wie wir gesehen haben, zweierlei durch verschiedene Zahl der Chromosomen unterschiedene Spermatozoen nachgewiesen worden, so dass wir zunächst Ursache haben, die Geschlechtsbestimmung als eine Funktion des männlichen Geschlechts zu betrachten. Wir müssten daher, um das Sexualitätsverhältnis 106 zu erklären, annehmen, entweder dass während des intrauterinen Lebens mehr weibliche Früchte zugrunde gehen, oder dass im Samen mehr männliche Spermatozoen vorhanden sind. Der ersteren Annahme widerspricht die Erfahrung, dass die Überzahl von Knaben unter den Totgeburten eine noch größere ist und im Mittel 135 beträgt. Im Jahr 1904 stieg die betreffende Ziffer für die weiße Bevölkerung Cubas sogar auf 156. Eine noch höhere Zahl erhält man, wenn man das Geschlecht der Fehlgeburten berücksichtigt. Leider ist das Material, welches den betreffenden statistischen Erhebungen zugrunde liegt, kein sehr großes.

Da somit die größere Sterblichkeit weiblicher Früchte nicht in Frage kommt, müsste man auf das Zahlenverhältnis der zweierlei die Befruchtung bewirkenden Spermatozoen zurückgreifen. Indessen auch hierbei stößt die Erklärung auf große Schwierigkeiten. Zunächst erinnere ich an die Tatsache, dass bei Erstgebärenden die Zahl der Knaben eine erheblich höhere ist, als es dem Mittel entsprechen würde. Es ist aber kaum zu verstehen, dass das verschiedene Verhalten des weiblichen Teils auf die Beschaffenheit des Samens einen Einfluss ausüben sollte.

Es gibt nun noch eine Reihe weiterer statistischer Tatsachen, welche bei der Erörterung des Sexualitätsproblems Berücksichtigung verlangen. Die Zahl 106 gilt für europäische Verhältnisse; sie wird auch hier nicht in allen Gesellschaftsklassen und in allen Zeiten eingehalten. Bei unehelichen Geburten ist der Knabenüberschuss ein geringerer; er beträgt hier nur 104; er ist auch ein geringerer in den ärmeren Klassen, ein höherer in den bestsituierten Kreisen. Punnett fand für letztere in London das Sexualitätsverhältnis 107,6, für arme dagegen 101. Zum Teil hängt dieser Unterschied mit dem größeren Kinderreichtum niederer Volksschichten zusammen. Denn es hat sich herausgestellt, dass mit zunehmender Häufigkeit der Geburten das für die Knaben günstige Prozentverhältnis abnimmt. Am schönsten wird das durch das Studium der Art, in welcher sich die Geburten über das Jahr verteilen, erläutert. Es gibt Monate, in denen die Zahl der Geburten ihr Maximum, andere in denen sie ihr Minimum erreicht. Umgekehrt proportional ist das Sexualverhältnis; der Maximalzahl der Geburten entspricht eine niedere Sexualziffer und umgekehrt. Ich gebe zur Erläuterung die Zahlen, welche Heape für Cuba veröffentlicht hat; derselbe entnahm dem Census für die Jahre 1904—1906 die Monate größter Fruchtbarkeit und stellte für dieselben unter getrennter Berücksichtigung der weißen und farbigen Bevölkerung die Sexualitätsziffer fest; sie beträgt für die Weißen 104,29, für die Farbigen 99,3, während in den Monaten geringster Fruchtbarkeit die betreffenden Zahlen 108,2 und 108,3 sind⁵⁾. Beachtenswert ist, dass die farbige Bevölkerung auf die Unterschiede der Jahreszeit auffallend stärker (Unterschied 9%) reagiert, als die weiße (Unterschied 4%).

Das unterschiedliche sexuelle Verhalten der weißen und farbigen Bevölkerung kommt auch sonst zum Ausdruck. Für die weiße Bevölkerung Cubas ergibt sich ein Sexualverhältnis von 107,14, für die farbige 100,07; scheidet man eheliche und uneheliche Geburten, so lauten die Zahlen 107,78 (eheliche), 104,4 (uneheliche) für die Weißen, 106,76 und 96,76 für die Farbigen. Die auffallende Erscheinung, dass bei den Farbigen der Überschuss an Knaben verschwindend klein ist, gewinnt dadurch an Interesse, dass auch sonst Angaben vorliegen, dass der Unterschied in der Zahl der Knaben- und Mädchen- geburten bei den Negern ein sehr geringer ist. Für die Neger Nordamerikas soll die Sexualitätsziffer sogar 98,53 betragen.

5) Zu einem ähnlichen, wenn auch weniger prägnanten Resultat gelangte Düsing, als er die Geburts- und Sexualitätsziffern für Preußen während des Zeitraums von 1872—1881 (inkl.) zusammenstellte. Die niedrigsten Geburtsziffern entsprachen dem Juni (812,500) und Juli (851,608) (Konzeptionsmonate September, Oktober). Die entsprechenden Sexualitätsziffern waren 106,77 und 106,75. Der höchsten Geburtsziffer (März 942,515) (Konzeption Juni) entsprach die niederste Sexualitätsziffer 105,92.

Aus dem reichen statistischen Material, welches rücksichtlich der Geschlechtsverhältnisse des Menschen ermittelt worden ist, habe ich nur einige wenige interessante Daten zusammengetragen, um zu zeigen, dass die Anschauungen, zu denen in der Neuzeit die Heterochromosomenlehre und der Mendelismus geführt haben, nicht ausreichen, um das Sexualitätsproblem vollkommen aufzuklären. Wir können ja das Verhältnis der Geschlechter 50 ♂ : 50 ♀ als die allgemeine Geschlechtsnorm betrachten; wir sind aber genötigt anzunehmen, dass diese Norm in vielen Fällen, vielleicht sogar in den meisten nicht genau eingehalten wird, sondern Modifikationen erfährt, welche einen durchaus gesetzmäßigen Charakter tragen. Wie wir gesehen haben, sind die Abweichungen von der Norm je nach den Menschenrassen verschieden; sie werden innerhalb derselben Menschenrasse von sozialen Verhältnissen beeinflusst und unterliegen konstanten zeitlichen Schwankungen. Sicherlich würde sich Gleiches herausstellen, wenn man in ähnlich genauer Weise andere Spezies auf ihr Sexualitätsverhältnis untersuchen wollte. Daraus ergibt sich die Notwendigkeit, experimentell die Bedingungen zu erforschen, welche auf die Sexualitätsnorm Einfluss besitzen.

Um nach dieser Richtung einen Beitrag zu liefern, stelle ich die Resultate zusammen, zu denen ich in den Jahren 1906—1910 auf Grund von Experimenten und Züchtungsversuchen gelangt bin. Über einige derselben habe ich schon selbst in drei Vorträgen berichtet, einige weitere wurden gelegentlich von den Herren Kuskakewitsch und Goldschmidt erwähnt. Als Untersuchungsobjekt benutzte ich anfangs, wie es auch von früheren Forschern (Pflüger, Born, Cuénot u. a.) geschehen war, *Rana temporaria*. Als diese Art sich wegen der Schwierigkeiten, welche einer genauen Geschlechtsbestimmung entgegenstehen, als ungeeignet erwies, wählte ich *R. esculenta*. Was ich im folgenden berichten werde, bezieht sich vornehmlich auf letztere Art.

Ich werde zunächst die Experimente besprechen, welche angestellt wurden, um den Einfluss zu bestimmen, welchen der Reifezustand der Geschlechtsprodukte, vor allem der Eier auf das Geschlecht ausübt. Hierzu muss ich einige Bemerkungen über den Verlauf der Reifeerscheinungen des Eies vorausschicken. Wir sind über dieselben gut orientiert, da in den zwei letzten Jahrzehnten die Eier der Amphibien zu den verschiedensten experimentellen Untersuchungen verwandt worden sind.

Wir wissen, dass das Keimbläschen des Eies noch im Ovar aufgelöst und durch die Richtungsspindel ersetzt wird. Dann werden die Eier durch Platzen der Follikel frei, gelangen in die Leibeshöhle, von da durch die Tube und den Eileiter in den Uterus, wo sie einige Zeit verweilen, ehe sie nach außen entleert und vom Männchen besamt werden. Beim Passieren des Eileiters wird der erste

Richtungskörper, unter dem Einfluss der Besamung der zweite Richtungskörper abgeschnürt. Für die Bildung der Richtungskörper ist jedoch das Eindringen des Spermatozoon nicht nötig. Denn auch ohne Zutritt von Samen reifen die Eier im Wasser heran, freilich sehr verzögert, so dass der zweite Richtungskörper erst etwa 6 Stunden nach der Entleerung der Eier erscheint.

Zu bemerken ist noch, dass der Follikelsprung unterbleibt, wenn das Weibchen vom Männchen nicht umklammert wird. Dann degenerieren die Eier im Ovar; dabei scheinen schädliche Stoffe gebildet zu werden. Denn in sehr vielen Fällen — ob in allen, lasse ich unentschieden — gehen Weibchen, welche an der Eiablage verhindert werden, unter Krämpfen zugrunde. Wie schon von anderer Seite vermutet wurde, so bin auch ich der Ansicht, dass der Follikelsprung durch Zirkulationsstörungen veranlasst wird und dass diese dadurch hervorgerufen werden, dass das Männchen bei der Umklammerung die Daumen in der Brustgegend des Weibchens tief eindrückt. Wahrscheinlich hat die Behinderung des Blutkreislaufs Störungen in der Ernährung der Eifollikel zur Folge.

Den besprochenen Verlauf der Eireife kann man abändern, indem man einerseits Frühreife, andererseits Überreife der Eier herbeiführt, d. h. indem man durch künstliche Bewirkung die Entleerung der Eier früher oder später als normal verursacht. Man muss dabei scharf zwischen ovarialer und uteriner Frühreife, resp. Überreife unterscheiden.

Unter ovarialer Frühreife verstehe ich die Erscheinung, dass die Eier nicht bis zum normalen Termin im Eierstock verbleiben, sondern dass verfrüht der Follikelsprung eintritt und die Eier in den Uterus überwandern. Man kann ovariale Frühreife herbeiführen, wenn man Weibchen aus einer Gegend, in welcher das Laichgeschäft spät eintritt, mit Männchen aus einer wärmeren Gegend paart. Man kann aber auch willkürlich Frühreife erzielen, wenn man die Zirkulationsstörungen, welche durch die Umklammerung des Männchens veranlasst werden, künstlich herbeiführt. Ich habe letzteres erzielt, indem ich einige Wochen vor dem Eintritt der Brunst die Weibchen von *Rana temporaria* mit einem breiten Gummiband umschnürte, auf dessen Innenseite, um den Druck der Daumen nachzuahmen, pelottenartige Verdickungen angebracht waren. In der Tat ist es mir in dieser Weise geglückt, den Übertritt der Eier in den Uterus verfrüht herbeizuführen. Leider ließ sich von den gewonnenen Eiern nur ein verschwindend kleiner Teil befruchten, was um so auffälliger war, als das Sperma der verwandten Männchen, trotzdem sie noch nicht brünstig waren, bei Wasserzusatz Beweglichkeit erkennen ließ. Von einer Befruchtung, welche in der geschilderten Weise angesetzt wurde, erhielt ich nur 3, von zwei anderen im ganzen 13 Larven; das

ist sehr wenig, wenn man bedenkt, dass jedes Weibchen über 1000 Eier produziert. Durch einen unglücklichen Zufall gingen außerdem die 13 Larven frühzeitig zugrunde, weil in meiner Abwesenheit der mit der Aufzucht betraute Diener mit Muschelfleisch zugleich auch glochidienhaltige Kiemen verfüttert hatte. Dies veranlasste eine zum Tode führende enorme Glochidieninfektion. Die drei zur Untersuchung gelangenden Larven waren Männchen. Etwas günstiger gestaltete sich das Verhältnis bei einem Versuch mit *Rana esculenta*, bei welcher die Eier infolge von Umklammerung des Männchens abgesetzt und in normaler Weise befruchtet worden waren. Der Umstand, dass die Begattung sehr früh im Jahre erfolgte, machte es wahrscheinlich, dass auch hier ovariale Frühreife vorgelegen hat; ferner sprach dafür der Umstand, dass aus den ungefähr 3000 Eiern nur 60 Larven ausschlüpfen, von denen 40 zur Verwandlung gelangten. Sie erwiesen sich sämtlich als Männchen.

Die mitgeteilten Untersuchungen sind zu unvollständig, um die Frage zu entscheiden, ob Frühreife der Eier Ursache ist, dass nur Männchen erzeugt werden. Abgesehen davon, dass ein verschwindend geringes Beobachtungsmaterial ihnen zugrunde lag, sind sie noch aus einem weiteren Grunde anfechtbar. Wir werden sehen, dass abnorm langes Verweilen der Eier im Uterus ebenfalls Ursache ist, dass sich aus ihnen nur männliche Tiere entwickeln. Wendet man Ligaturen an, um Frühreife der Eier zu erzwingen, so ist es schwer, den Moment festzustellen, in welchem der Übertritt der Eier erfolgt ist. Man muss auf gut Glück die Weibchen abtöten und nachsehen, ob der Übertritt der Eier erfolgt ist. Wie lange die Eier schon im Uterus verweilt haben, entzieht sich der Kontrolle. Damit ist die Möglichkeit gegeben, dass uterine Überreife die Entwicklung des männlichen Geschlechts begünstigt hatte.

Noch ungünstiger als meine Experimente über Frühreife der Eier verliefen meine Versuche über ovariale Überreife. Um dieselbe zu erzielen, hielt ich vom Anbeginn des Laichgeschäfts einige Weibchen von den Männchen getrennt und suchte sie auf einem vorgeschrittenen Zeitpunkt mit brünstigen Männchen zu paaren. Dies ist bei *Rana esculenta* dadurch ermöglicht, dass dieselbe in Europa eine weite Verbreitung besitzt und sowohl in wärmeren wie kälteren Regionen vorkommt, was zu ganz erheblichen Unterschieden in der Laichzeit führt. In Italien tritt die Geschlechtsreife schon Ende April, Anfang Mai ein, während in nördlichen Gegenden und im Hochgebirge die Fortpflanzungsperiode um mehrere Wochen verzögert sein kann. Ergeben sich doch für den Eintritt der Laichzeit schon in der Umgebung von München für die einzelnen Lokalitäten ganz erhebliche Unterschiede. In einem normalen warmen Frühjahr können die Frösche aus tief gelegenen Mooren

— benutzt wurde ein Tümpel von Lochhausen — 14 Tage bis 4 Wochen früher laichen als in hochgelegenen Gegenden, wie z. B. Irschenhausen. Trotz dieser Gunst der Bedingungen, die übrigens auch zur Erzielung von Frühreife benutzt werden können, ist es mir bisher nicht geglückt, Eier, welche im Ovarium überreif geworden waren, auf ihre Entwicklungsfähigkeit zu prüfen. Bei den von mir gemachten Versuchen war offenbar die Überreife zu weit fortgeschritten. Die Männchen, welche ich zu den Weibchen hinzufügte, kopulierten zwar, ließen aber nach einiger Zeit los. Trotzdem ich immer wieder neue Männchen verwandte, gelang es mir nicht, die Eiablage zu erzwingen. Als ich die Weibchen tötete und aufschnitt, waren die Eier noch im Ovar enthalten.

Was nun die verschiedenen Zustände uteriner Reife anlangt, so habe ich über Frühreife keine methodischen Untersuchungen angestellt. Um so eingehender habe ich mich mit der Überreife beschäftigt.

Das Wesen derselben besteht, wie ich schon andeutete, darin, dass Eier, welche infolge gewöhnlicher Paarung in den Uterus gelangt waren, über die normale Zeit hinaus in demselben zurückgehalten werden. Als normale Zeit der Entleerung betrachte ich dabei den Zeitpunkt, in welchem das vom Männchen besprungene Weibchen anfängt, seine Eier abzusetzen. Ist eine nicht zu geringe Zahl (etwa 3—400) Eier entleert und der prall gefüllte Uterus etwas entlastet, so kann man durch Entfernen des Männchens das Laichgeschäft unterbrechen und beide Tiere an einem kühlen, nicht allzu feuchten Ort getrennt aufbewahren, ohne dass der Rest der Eier abgelegt wird. Indem man das Männchen in Zwischenräumen von 24 Stunden wieder mit dem Weibchen vereinigt und, nachdem die Kopula wieder hergestellt ist und eine zweite und dritte Portion von Eiern abgesetzt wurde, aufs neue trennt, kann man von einem und demselben Pärchen Befruchtungen von 24, 48, 72, 96 Stunden Überreife erzielen. Bei der letzten Befruchtung ist es zweckmäßig, künstliche Besamung vorzunehmen, da bei wiederholten Störungen des Laichgeschäfts das Männchen leicht versagt, so dass dann unbefruchtete Eier abgelegt werden⁶⁾.

6) Ich wurde durch einen zufälligen Befund veranlasst, den Einfluss der uterinen Überreife auf das Geschlecht experimentell zu untersuchen. Bei meinen Untersuchungen stieß ich auf ein offenbar beim Fangen von seinem Männchen getrenntes und infolgedessen überreif gewordenen Weibchen, aus dessen Kloake die Eier hervorquollen. Ich benutzte es zur künstlichen Befruchtung und fand am Schluss des Sommers einen auffallenden Überschuss männlicher Tiere. Da ich ohnehin mein Augenmerk auf den Einfluss der Eireife gerichtet hatte, beschloss ich, die Verhältnisse genauer zu untersuchen und arbeitete die oben dargestellte Methode aus. Erst nachträglich bin ich durch Herrn Kuschakewitsch auf eine kurze Mitteilung Pflüger's aufmerksam gemacht worden, welche merkwürdigerweise nicht nur von mir, sondern auch von den übrigen mit dem Sexualitätsproblem beschäftigten

Die ersten experimentellen Untersuchungen über Überreife habe ich an *Rana temporaria* und *Rana esculenta* im Frühjahr 1905 angestellt, im Jahr 1906 habe ich sie dann an einem umfangreichen Material fortgesetzt. Nachdem ich mich so überzeugt hatte, dass überreife Eier, vorausgesetzt, dass ein genügender Grad der Überreife erreicht ist, nur Männchen liefern, veranlasste ich Herrn Kuschakewitsch, welcher damals im Münchener zoologischen Institut arbeitete, das Verfahren auszunutzen, um die Entwicklungsgeschichte des Hodens bei Batrachiern zu studieren, da durch Überreife von 4 Tagen ein Material erzielt werde, welches nur männliche Tiere liefere. Diese Untersuchungen fielen in das Jahr 1907. Im Jahr 1910 habe ich dann abermals eine „überreife“ Kultur angesetzt, vornehmlich um das Verhalten der Richtungskörper bei überreifen Eiern zu prüfen. So besitze ich schon ein sehr umfangreiches Material, über welches ich im folgenden berichten werde, wobei ich mich auf die bei *Rana esculenta* erhaltenen Resultate beschränken werde.

Bei dem Versuch aus dem Jahr 1905 lagen nur zwei Befruchtungen zur Untersuchung vor, eine natürliche und eine künstliche; beide zeigten eine nicht unbedeutende Sterblichkeit, welche ich jetzt darauf zurückführen möchte, dass meine Kulturmethoden damals noch mangelhaft waren. Die natürliche Befruchtung fand am 1. Juni statt, die künstliche am 4. Juni, nachdem am Tag zuvor die Hauptmasse der Eier unbenutzt abgelegt worden war. Die erste Befruchtung ergab 47 ♀ : 32 ♂, die zweite 72 Stunden später erfolgte 96 ♂ und 1 Tier, dessen Gonade mir zweifelhaft erschien, bei genauerer Untersuchung auf Schnitten keine Eier zeigte, also jedenfalls kein Ovar war. Bei dem Versuch war das Männchen ausgekommen und in ein Zimmer geraten, in dem sich ein weiteres

Biologen übersehen worden ist und in welcher derselbe ebenfalls über Beobachtungen von Frostkulturen aus überreifen Eiern berichtet. Pflüger war zu seinen Untersuchungen durch die Angabe Thury's veranlasst worden, dass das Geschlecht von dem Grad der Reifung des Eies in dem Augenblick abhängt, wo es von der Befruchtung betroffen wird, dass Eier, welche zur Zeit der Befruchtung noch nicht einen gewissen Grad der Reifung erreicht haben, Weibchen ergeben, dass Eier dagegen, welche diesen Grad schon überschritten haben, sich zu Männchen entwickeln. Pflüger trennte Frospärchen und hielt sie bis ca. 14 Tage lang getrennt. Er führte Befruchtungen teils auf dem Höhepunkt der Geschlechtsentwicklung, teils im überreifen Zustand aus. Da ein Teil der Weibchen ablaichte, ein anderer starb und die aus dem Uterus entnommenen Eier sich sehr häufig tot erwiesen, blieb ihm nur eine kleine Reihe von Versuchen übrig. „Bei der einen Reihe von Versuchen entstanden ganz überwiegend Weibchen, bei der anderen ganz überwiegend Männchen.“ „Bei ruhiger Erwägung“, schließt Pflüger, „muss ich aber sagen: die Zahl der Versuche ist zu klein und verlangt eine Wiederholung“. Pflüger hat über seine Untersuchungen keine genaueren Angaben gemacht, ist auch selbst auf dieselben nicht wieder zurückgekommen, was es erklärlich macht, dass die Arbeit in unberechtigte Vergessenheit geraten ist.

Männchen fand. Es war daher keine völlige Sicherheit gegeben, dass bei der zweiten Befruchtung dasselbe Männchen benutzt worden war; doch lag dafür ein hoher Grad von Wahrscheinlichkeit vor. Die Sache ist übrigens gleichgültig aus Gründen, welche ich später erläutern werde⁷⁾.

Im Jahr 1906 habe ich im ganzen 10 Befruchtungsserien zur Prüfung der Überreife angesetzt und dabei jedesmal in der oben geschilderten Weise verschiedene Grade der Überreife zur Untersuchung verwandt. Einige der Serien verunglückten vollkommen, weil das Eimaterial bei künstlicher und natürlicher Befruchtung sich als unbrauchbar erwies; in anderen Fällen laichte das Weibchen ab, ehe die letzte Befruchtung ausgeführt werden konnte; zwei Serien zeigten Besonderheiten in der Beschaffenheit der Sexualorgane, auf die ich noch zu sprechen komme; schließlich eine Serie, welche im folgenden als Nr. 4 bezeichnet ist, wurde unbrauchbar, weil die letzte Befruchtung, obwohl sie keine künstliche war, infolge des Versagens des Männchens vollkommen ausfiel. Drei Kulturen lieferten dagegen gute Resultate. Ich gebe im folgenden eine tabellarische Übersicht, in welcher die horizontalen Kolumnen den einzelnen Serien entsprechen, die vertikalen den verschiedenen Befruchtungen, die dazwischen interpolierten Zahlen geben die Stunden

7) Ich muss hier irrige Angaben korrigieren, welche Morgan über die von mir angestellten Überreifeexperimente schon früher gemacht und neuerdings auch rücksichtlich der von Kuschakewitsch angestellten Versuche wiederholt hat. Morgan gibt an, dass wir beide bei der letzten Befruchtung ein, vielleicht auch mehrere andere Männchen benutzt hätten. Er fügt hinzu, dass das „zu der ersten Befruchtung benutzte Männchen vermutlich seine befruchtende Kraft verloren habe.“ Er hebt den Umstand, dass ein anderes Männchen bei der letzten Befruchtung benutzt worden sei, ausdrücklich hervor, um die Beweiskraft der Experimente zu bemängeln. Mir ist es ganz unverständlich, wie Morgan zu diesen völlig irrthümlichen Angaben hat kommen können. Für meinen ersten Versuch mit *R. esculenta* hatte ich schon früher angegeben, dass ich nicht sicher gewesen sei, ob das für die letzte Befruchtung benutzte Männchen mit dem Männchen der ersten Befruchtung identisch gewesen sei; ich hatte somit die Notwendigkeit, bei den Versuchen das gleiche Männchen zu benutzen, ausdrücklich hervorgehoben. Für die späteren Versuche hatte ich dann gesagt, dass es geglückt sei, „von einem Froschpärchen nicht nur 2, sondern 3 und 4 Befruchtungen in Intervallen von 24 Stunden zu erzielen“. In einem in Rostock gehaltenen Vortrag hatte ich ferner wiederholt, dass Männchen und Weibchen getrennt, im Trockenen und Kühlen aufbewahrt und nach 24 Stunden abermals zur Paarung gebracht worden seien. In „dieser Weise seien 3, in einigen Fällen sogar 4 Befruchtungen von demselben Weibchen erzielt worden.“ Zum Schluss des Rostocker Vortrags habe ich noch ausdrücklich hervorgehoben, dass bei den Überreifeexperimenten „bei den Befruchtungen stets dasselbe Männchen benutzt worden sei“; es läge somit die Möglichkeit vor, „dass auch der Überreife der Spermatozoen ein Anteil an der veränderten Sexualität zuzusprechen wäre“. Ich leitete daraus die Notwendigkeit ab, Versuche anzustellen, ob Überreife des Spermas Einfluss auf die Sexualität besäße, Versuche, welche inzwischen von mir angestellt worden sind. Übrigens lässt auch die Darstellung Kuschakewitsch's keinen Zweifel zu, dass bei unseren Versuchen immer dasselbe Männchen benutzt wurde.

an, welche zwischen einer Befruchtung und der nächsten verfloßen waren.

	I	II	III	IV
		6	18	30
1.	34 ♀ : 47 ♂ 141 %	65 ♀ : 77 ♂ 119 %	156 ♀ : 194 ♂ 124 %	7 ♀ : 48 ♂ 685 %
		36	18	
2.	64 ♀ : 61 ♂ 95 %	101 ♀ : 139 ♂ 137 %	115 ♀ : 169 ♂ 147 %	
		18	24	22
3.	55 ♀ : 52 ♂ 100 %	148 ♀ : 87 ♂ 59 %	71 ♀ : 70 ♂ 100 %	17 ♀ : 129 ♂ 759 %
		20	28	20
4.	92 ♀ : 92 ♂ 100 %	—	68 ♀ : 68 ♂ 100 %	

In den ersten drei Befruchtungsserien der Tabelle variiert das Sexualverhältnis von Befruchtung zu Befruchtung und zwar mit der Besonderheit, dass die späteren Befruchtungen einen Überschuss an Männchen erzielten. Ganz besonders groß ist dieser Überschuss von Männchen bei der vierten Befruchtung der ersten und dritten Serie; die dritte Serie, bei welcher der Prozentsatz an Männchen am auffälligsten ist, war zugleich die Kultur, bei welcher zwischen erster und vierter Befruchtung die längste Zeit (64 Stunden) verlaufen war. Immerhin war auch bei ihr das weibliche Geschlecht bei der letzten Befruchtung noch nicht ganz ausgeschaltet, wie bei dem Experiment des vorangegangenen Jahres, was sich daraus erklärt, dass nicht das gleiche Maß von Überreife wie bei dieser erzielt worden war. Auffallend ist, dass in den Kulturen 1 und 3 das Geschlechtsverhältnis von der ersten zur zweiten Befruchtung sich zugunsten des weiblichen Geschlechts verschoben hatte, so dass erst die dritte Befruchtung durch eine abermalige Verschiebung nach der männlichen Seite den Zustand erreichte, der schon bei der ersten Befruchtung gegeben war. Vielleicht hängt dies damit zusammen, dass in beiden Kulturen zugleich ein geringer Grad von Frühreife im Moment der ersten Befruchtung gegeben war, welcher nach den schon früher geäußerten Vermutungen durch ein dem männlichen Geschlecht günstigeres Sexualverhältnis ausgezeichnet ist. Würde man von beiden Serien Kurven anfertigen, in denen das Prozentverhältnis der Männchen dargestellt würde, so würde beidesmal die Kurve von der ersten zur zweiten Befruchtung abfallen, zur dritten wieder ansteigen, um mit der vierten ihr Maximum zu erreichen. Zugleich würde sich ergeben, dass die männliche Tendenz bei der ersten Befruchtung in ihrer Gesamtheit eine

stärkere ist als bei der zweiten. Es würde von großem Interesse sein, eine größere Zahl derartiger Sexualitätskurven durch Beobachtungen zu konstruieren.

Man könnte mir nun einwerfen — und in der Tat ist dieser Einwand auch wiederholt gemacht worden — dass das verschiedene Resultat der einzelnen Befruchtungen durch Sterblichkeit verursacht sei, indem bald mehr die Weibchen, bald mehr die Männchen abgestorben seien. Leider ist es mir nicht geglückt, alle Tiere einer Befruchtung soweit zu züchten, dass ihr Geschlecht bestimmt werden konnte; es waren nur ca. 50%, immerhin im Vergleich zu den Resultaten früherer Forscher ein glänzendes Verhältnis. Da aber dieser Sterblichkeitsquotient in allen Kulturen der gleiche war, muss man annehmen, dass er durch die allgemeinen Kulturbedingungen gegeben war. Es ist aber in hohem Maß unwahrscheinlich, dass dabei Männchen und Weibchen verschieden betroffen sein sollten und zwar in einer das einmal dem weiblichen, das anderemal dem männlichen Geschlecht ungünstigen Weise. Selektion ist daher wohl ausgeschlossen. Dass aber die Zahlen Ausdruck zufälligen Geschehens seien, wird wohl niemand behaupten wollen angesichts der Tatsache, dass die Abweichungen vom Mittel besonders bei den Spätbefruchtungen ganz enorme sind und weit außerhalb der Fehlergrenzen liegen, dass ferner bei allen Kulturen immer wieder dieselbe Verschiebung des Sexualverhältnisses eingetreten ist. Gegen die Annahme selektiver Vorgänge möchte ich noch geltend machen, dass das zur Aufstellung der Tabelle benutzte Material zum Teil aus Tieren bestand, welche nach beendeter Metamorphose abgetötet waren, zum Teil aus jüngeren und älteren Larven, welche zu einer Zeit abgestorben waren, in welcher die Bestimmung des Geschlechts schon möglich war. Das für die Geschlechtsbestimmung konservierte Material bestand somit aus kleineren Gruppen, die aus verschiedenen Zeiten stammten. Hätte eine Auslese der Geschlechter beim Absterben stattgefunden, dann hätte das schwächlichere Geschlecht in den früheren Stadien stärker, unter den jüngsten Larven fast ausschließlich vertreten sein müssen. Da ich die zu verschiedenen Zeiten konservierten Tiere getrennt aufbewahrt hatte, ließ sich feststellen, dass das Verhältnis von Männchen und Weibchen in den verschiedenen Gruppen im großen und ganzen das gleiche war, was die Annahme eines selektiven Absterbens der Tiere ausschließt.

In meiner Tabelle steht noch eine vierte Kultur verzeichnet, bei welcher die zweite und vierte Befruchtung verunglückt waren. Die erste und dritte ergaben ein vollkommen gleiches Sexualitätsverhältnis. Ich führe die Kultur hier nur an, um zu zeigen, wie vorsichtig man sein muss, wenn man Kulturen von verschiedener Reife untereinander auf ihre Sexualität vergleichen will, dass man,

um sichere Resultate zu erzielen, eine größere Anzahl von Befruchtungen auf verschiedenen Reifestadien vornehmen und somit eine Sexualitätskurve erzielen muss. Nach den Ergebnissen der ersten und dritten Befruchtungsserie erkläre ich das merkwürdige Resultat der vierten Serie dadurch, dass zufällig korrespondierende Punkte des ab- und aufsteigenden Schenkels einer Sexualitätskurve bei den zwei Befruchtungen getroffen worden waren.

Die vorstehenden Resultate sind von mir schon vor 4 Jahren veröffentlicht worden. Das wichtigste derselben, dass mit zunehmender Überreife das Sexualitätsverhältnis anwächst und schließlich nur noch Männchen erzeugt werden, hat inzwischen durch zwei weitere Experimente, von denen das eine von Herrn Kuschakewitsch, das andere von mir angestellt wurde, eine vollkommene Bestätigung erfahren. Da es Herrn Kuschakewitsch zur Lösung seiner Aufgabe (Entwicklungsgeschichte des Hodens) nicht darauf ankam, dass alle Individuen seiner Überreifekultur sich entwickelten, sondern es ihm nur darum zu tun sein musste, dass alle sich entwickelnden Tiere Männchen seien, riet ich ihm, nur zwei Befruchtungen vorzunehmen und zwischen erster und letzter Befruchtung ein noch größeres Intervall zu nehmen, als es bei mir der Fall gewesen war. Er wählte daher einen Zwischenraum von 89 Stunden, also 17 Stunden mehr als bei meinem ersten Versuch, dessen letzte Befruchtung ja auch nur Männchen ergeben hatte. Sein Resultat war ein glänzendes. Bei der normalen und der überreifen Befruchtung schlüpften fast sämtliche Eier aus, bei der normalen 205, bei der überreifen 434. Die Sterblichkeit der Larven war eine verschwindend geringe, 12, resp. 17 Individuen. Von beiden Kulturen wurde reichliches Material in Zwischenräumen behufs mikroskopischer Untersuchung konserviert. Dabei verblieb ein Rest von 111 Tieren bei der Normalkultur, von 300 Tieren bei der Überreifekultur, welche zur Geschlechtsbestimmung benutzt werden konnten. Die Normalkultur bestand aus 58 ♂ und 53 ♀, die Überreifekultur aus 299 ♂ und einem lateralen Hermaphroditen, welcher rechts männlich, links weiblich war. Die konservierten Tiere der Überreifekultur lieferten eine fortlaufende Reihe der Hodenentwicklung.

Nahezu ebenso günstig verlief die Überreifekultur, welche ich im Jahre 1910 noch einmal ansetzte, um mich über den Zeitpunkt der Richtungskörperbildung zu vergewissern. Ich habe oben erwähnt, dass der zweite Richtungskörper normalerweise nach der Befruchtung gebildet wird, dass er aber auch ohne dieselbe entstehen kann, dann aber um 6 Stunden verspätet. Es galt nun zu entscheiden, ob der Richtungskörper bei sehr verzögerter Eiablage schon im Uterus abgeschnürt wird oder ob der Prozess die Entleerung der Eier in das Wasser voraussetzt. Zur Untersuchung diente ein Pärchen, welches aus dem Lochhausener Moor stammte und in der

Nacht vom 18. zum 19. Mai kopuliert hatte. Am 19. Mai früh 10 Uhr wurde eine erste Partie von Eiern abgesetzt; die getrennten Tiere wurden am 20. Mai wieder zusammengebracht und so abermals eine kleine Portion Eier (24 Stunden später) gewonnen. Das Pärchen wurde dann aufs neue getrennt und erst am 23. Mai früh zum Zweck der künstlichen Befruchtung abgetötet. Die künstliche Befruchtung wurde in der Zeit von 9—12 Uhr vorgenommen; zugleich wurden die Eier auf die Bildung der Richtungskörper untersucht. Da eine Überreife der Eier von 96 Stunden vorlag (7 Stunden mehr als bei der von Kuschakewitsch angesetzten Kultur), befürchtete ich bei der bisher von mir gehandhabten Art der künstlichen Befruchtung Polyspermie und wandte zunächst ein neues Verfahren an, indem ich die Eier auf Fließblätter und gegitterte Zelluloidplatten befestigte und die so gewonnenen Präparate in sehr verdünnte Spermalösung brachte. Ich wollte damit dem Vorgang, wie er sich in der Natur abspielt — *R. esculenta* wird im Wasser begattet — möglichst nahe kommen. Da ich das Material zwischendurch auf die Richtungskörperbildung hin prüfte und daher genauer untersuchte, wurde ich aufmerksam, dass nur ein ganz geringer Prozentsatz der Eier anging und die für befruchtete Eier charakteristische Orientierung des dunklen Pols nach aufwärts erfuhr, dass somit ein ungewöhnlich hoher Prozentsatz der Eier unbefruchtet geblieben war. Ich benutzte daher für die noch nicht besamte zweite Hälfte der Eier mein früher erprobtes Verfahren: gut gereinigte Objektträger wurden auf das durch Aufschneiden des Uterus freigelegte Eimaterial leicht aufgedrückt, so dass kleine Gruppen von 3—10 Eiern an dem Objektträger hafteten. Wenn in dieser Weise etwa 50—60 Eier dem Uterus entnommen waren, wurde aus einer konzentrierten Spermalösung mit einer Pipette Samen auf die Eier gespritzt, in der Weise, dass die Spitze der Pipette die einzelnen Eihäufen durchschneidet, so dass jedes Ei mit dem Sperma in Berührung gebracht wurde. Möglichst rasch nach der Besamung wurden die mit Eiern besetzten Objektträger in größere mit Wasser gefüllte flache Schalen gebracht, um durch genügende Wasserzufuhr ein gutes Aufquellen der Eihüllen herbeizuführen und so jede Zwangslage zu vermeiden. Da nunmehr fast alle Eier angingen, kann es gar keinem Zweifel unterliegen, dass der Misserfolg bei der ersten Partie des Materials ausschließlich der Anwendung der neuen, von mir nicht ausprobierten Befruchtungsmethode zugeschrieben werden muss. Denn im übrigen war das verwandte Material gleich. Bei beiden Methoden der Befruchtung wurden aus dem oberen und unteren Ende des Uterus und zwar sowohl der linken als auch der rechten Seite Eier entnommen. Ich bemerke noch, dass das unbefruchtet gebliebene Material vorzügliche Objekte lieferte, um die Bildung des zweiten Richtungskörpers zu

verfolgen. Dieselbe konnte im Lauf des Nachmittags an zahlreichen günstig gelagerten Eiern untersucht werden; es stellte sich heraus, dass kein Unterschied im Vergleich zu normalen Eiern gegeben war; der zweite Richtungskörper wird nicht im Uterus gebildet, selbst nicht bei einem Verweilen von über hundert Stunden; er wird erst gebildet, wenn die Eier ins Wasser gelangen und zwar, wie schon früher wiederholt festgestellt worden ist, bei unbefruchteten Eiern stark verspätet, 6—7 Stunden nach der Entleerung.

Ich wende mich nun zu den Resultaten der drei Kulturen, soweit sie für das Sexualitätsproblem von Wichtigkeit sind; zu dem Zweck gebe ich für die drei Kulturen (I., II., III.) 1. die Gesamtzahl der von Anfang in ihnen vorhandenen Eier, 2. die unbefruchtet gebliebenen, 3. die frühzeitig abgestorbenen Schwächlinge, 4. die zur Aufzucht benutzten kräftigen Tiere, 5. die auf ihr Geschlecht untersuchten Tiere, 6. die Verteilung derselben auf die beiden Geschlechter.

	I	II	III
1.	397	108	773
2.	20	40	380
3.			54
4.	377	68	339
5.	349	50	271
6.	185 ♀ : 164 ♂	20 ♀ : 30 ♂	271 ♂

Das Resultat ist abermals eine Bestätigung des schon früher gewonnenen Ergebnisses. Bei der ersten Befruchtung herrscht im vorliegenden Fall ein schwaches Überwiegen des weiblichen Geschlechts, in der zweiten ein etwas auffälligeres Überwiegen des männlichen Geschlechts. Die in beiden Kulturen vorhandenen Unterschiede sind jedoch noch so wenig ausgesprochen, dass sie innerhalb der durch Zufall gegebenen Fehlerquellen liegen könnten. Bei der dritten Befruchtung sind alle Tiere Männchen; ihre Zahl eine so gewaltige, dass auch die in Verlust gegangenen Tiere an dem Resultat nichts ändern könnten. Trotz der vielen Widersprüche, welche meine Angaben erfahren haben, halte ich es für sicher erwiesen, dass Überreife der Eier, sofern sie einen größeren Grad erreicht hat, zu einer ausschließlich männlichen Nachkommenschaft führt.

Ehe ich in der Darstellung meiner Froschversuche fortfahre, möchte ich einige Worte darüber einschalten, inwieweit die Überreifeexperimente Licht auf die Sexualitätsverhältnisse anderer Organismen werfen. Zunächst berühre ich die sich auf den Menschen beziehende Sexualitätsstatistik. Diese weist eine größere Zahl von Knabengeburt auf, als sie die Gesetzmäßigkeit des Zufalls mit sich bringen würde. Die relativ geringfügige Abweichung würde

nach meinen Resultaten daraus zu erklären sein, dass die sozialen Verhältnisse des Menschen es begünstigen, dass öfters überreife Eier befruchtet werden. Nehmen wir an, worüber ja immer noch gestritten wird, dass die Ovulation in die Zeit der Menstruation fällt, so wird ein das Sexualitätsmittel abändernder Einfluss um so mehr sich bemerkbar machen, je geringer die Zahl der Begattungen ist, welche in die unmittelbar auf die Ovulation folgende Zeit fallen, oder anders ausgedrückt, je mehr die Begattungen in der zwischen zwei Ovulationen in der Mitte liegenden Periode vorgenommen werden. Damit stehen die oben mitgeteilten statistischen Zahlen in bester Übereinstimmung: dass in den durch Kinderreichtum ausgezeichneten unteren Ständen der Knabenüberschuss eine Abminderung erfährt, dass das Gleiche der Fall ist bei unehelichen Geburten, ferner bei den durch starke Sinnlichkeit ausgezeichneten Negern, dass der Knabenüberschuss endlich umgekehrt proportional ist der Häufigkeit der auf einen bestimmten Zeitabschnitt entfallenden Geburten; denn aus der Zunahme der Zahl der fruchtbaren Begattungen kann man wohl schließen, dass relativ viele derselben in der Zeit kurz vor oder nach der Ovulationsperiode ausgeführt wurden. — Eine auffallend hohe Sexualitätsziffer (138) zeigen die Hunde. Ich möchte das in Zusammenhang bringen mit dem Wunsch der Hundezüchter, möglichst viel Rüden zu züchten und mit der in Kreisen der Hundezüchter herrschenden, nach meiner Ansicht durchaus richtigen Meinung, dass Hündinnen mehr männliche Nachkommenschaft erzeugen, wenn sie relativ spät gedeckt werden. — Die Erfahrungen der Pferdezüchter haben ergeben, dass, wenn in einem Gestüt viele Stuten auf einen Hengst entfallen oder ein alter Hengst benutzt wird, die Zahl der männlichen Fohlen zunimmt. In beiden Fällen ist es zu erwarten, dass ein Teil der Stuten relativ spät begattet wird. — Endlich sei noch der Erfahrung der Fischzüchter gedacht, dass die Einführung der künstlichen Befruchtung zu einem Anwachsen der Sexualitätsziffer geführt hat. Mein Kollege Hofer erklärt dieses Ergebnis auf Grund meiner Resultate aus der Praxis der Fischzüchter, welche erst eine Zahl laichreifer Weibchen zusammenkommen lassen, ehe sie die künstliche Befruchtung ausführen. Es ist klar, dass bei einem solchen Verfahren einige Fische überreif werden müssen.

Nun könnte man den Einwand erheben, dass in den 3—4 Tagen, welche von der ersten bis zur letzten Befruchtung verflossen sind, nicht nur die Eier, sondern auch das Sperma gealtert ist, dass somit auch letzteres Ursache des so stark veränderten Sexualitätsverhältnisses gewesen sein könnte. Der Umstand, dass das Spermatozoon fast nur aus Kernsubstanz besteht, vitale durch Austausch zwischen Kern und Protoplasma bedingte Veränderungen daher sehr unwahrscheinlich sind, der weitere Umstand, dass im Hoden von

Rana esculenta immer neue Spermatozoen heranreifen und dass die vorhandenen immer erst in Tätigkeit treten, wenn sie ins Wasser geraten, alles dieses machte es mir höchst unwahrscheinlich, dass die kurze Zeitdauer von 3—4 Tagen so intensive Veränderungen des Samens herbeigeführt haben könnte. Auch ist es bekannt, dass bei vielen Tieren die Spermatozoen Monate, ja selbst Jahre im Uterus (Fledermäuse) oder dem Receptaculum seminis (viele Insekten) verweilen, ohne dass dadurch die Bildung von Weibchen unmöglich gemacht würde. Gleichwohl hielt ich es für zweckmäßig, die Frage experimentell genauer zu prüfen. Die Möglichkeit dazu war durch den oben schon besprochenen Umstand gegeben, dass die Laichzeit von *Rana esculenta* an den einzelnen Orten zu verschiedenen Zeiten eintritt, so dass es möglich war, zu gleicher Zeit Männchen zu erhalten, welche auf der Höhe der Brunst standen, andere, welche dieselbe noch nicht erreicht, dritte, welche sie schon seit längerem passiert hatten. Auf diesem Wege musste es möglich sein, größere Reifungsunterschiede der Spermatozoen zu erhalten, als es bei meinen Überreifeexperimenten der Fall war. Als überreife Männchen benutzte ich Florentiner Frösche, welche mir mein früherer Schüler Herr Dr. Schmitt-Marcell aus Florenz besorgt hatte. Die Tiere wurden am Nachmittag gefangen, aus der Umklammerung getrennt und abends mit dem Nord-Südexpress expediert, so dass sie am folgenden Morgen in meinem Besitz waren. Ich benutze die Gelegenheit, Herrn Schmitt-Marcell für seine aufopfernden Dienste meinen besten Dank zu sagen. Als unreife Männchen dienten mir zumeist Männchen aus Dorfen, einem kleinen Ort auf der Linie München—Mühldorf, wo nach meinen Erfahrungen das Laichgeschäft besonders spät eintritt. Als normalreife Tiere wurden Männchen verwandt, welche in Begattung angetroffen wurden. Das Verfahren war folgendes. Weibchen, welche eben anfangen abzulaichen, wurden getötet und ihr Eimaterial mit dem Samen von 3—5 verschiedenen, nach den soeben erläuterten Gesichtspunkten ausgewählten Männchen künstlich befruchtet. Dabei wurde der Möglichkeit, welcher ich selbst freilich gar keine Bedeutung beimesse, Rechnung getragen, dass das Eimaterial des rechten und linken Uterus geschlechtliche Differenzen besitzen⁸⁾ oder dass in einem jeden Uterus Unterschiede

8) Es ist wiederholt die phantastische, durch Nichts begründete Auffassung vertreten worden, dass linke und rechte Ovarien sich geschlechtlich verschieden verhalten, indem aus dem einen nur weibliche, aus dem anderen nur männliche Individuen hervorgehen sollten. Diese Auffassung ist für die Frösche von mir dadurch widerlegt worden, dass ich den Inhalt des rechten und linken Uterus, welcher vermöge der Anordnung des Darms nur aus dem gleichseitigen Ovar stammen kann, getrennt gezüchtet und nahezu ein und dasselbe Sexualitätsverhältnis erhalten habe (vgl. S. 101 Anm.). Bei Säugetieren ist es durch Helen King, Doncaster und Marshall bewiesen worden, dass nach völliger Exstirpation eines Ovars das zurückbleibende Ovar gleichviel männliche wie weibliche Nachkommenschaft liefert.

zwischen den dem Ausgang benachbarten und den im oberen Abschnitt befindlichen Eiern vorhanden sein könnte. Ich sorgte dafür, dass bei jeder Befruchtung Eier sowohl aus dem rechten wie dem linken Uterus und innerhalb eines und desselben Uterus aus verschiedenen Regionen genommen wurde. So wurde vermieden, dass das Resultat der Versuche durch verschiedene Beschaffenheit des Eimaterials getrübt wurde. Da die Versuche ferner den Zweck hatten, zu entscheiden, ob der Einfluss der Spermatozoen auf die Geschlechtsbestimmung — ganz abgesehen von ihrem Reifezustand — je nach den einzelnen Männchen ein verschiedener ist und ob ein derartiger individueller Einfluss, falls er sich nachweisen lassen sollte, auf die Eier verschiedener Tiere in gleichem Sinne wirkt, wurde folgende Anordnung des Experiments gewählt. Es wurden mehrere Weibchen, welche entweder am gleichen Morgen oder am Tag vorher zu laichen begonnen hatten, abgetötet und ihre Eier mit dem Samen der ausgewählten Männchen befruchtet. Nennen wir die zum Besuch benützten Weibchen a, b, c und d und die Männchen 1, 2, 3 und 4, so würden sich im ganzen 16 verschiedene Befruchtungen ergeben, nämlich:

$$\begin{array}{l} a^1 a^2 a^3 a^4 \\ b^1 b^2 b^3 b^4 \\ c^1 c^2 c^3 c^4 \\ d^1 d^2 d^3 d^4. \end{array}$$

Ich habe die erste derartige Befruchtungsserie (2 Weibchen mit 6 verschiedenen Männchen) schon 1905 angesetzt; weitere Versuche habe ich 1906, 1907 und 1908 vorgenommen, so dass wir im ganzen jetzt die Resultate von 26 Versuchsserien mit mehr als 100 Befruchtungen zur Verfügung stehen.

Dabei hat es sich herausgestellt, dass es ganz außerordentlich schwierig ist, sichere Resultate zu gewinnen. Wiederholt habe ich es erfahren, dass Kulturen trotz aller Sorgfalt und Mühe eine sehr hohe Sterblichkeit besaßen. Diese Sterblichkeit ist am häufigsten durch das Eimaterial veranlasst; aber auch die Samenfäden können Ursache sein. Mehrfach habe ich beobachtet, dass Eier der verschiedensten Weibchen mit dem Sperma eines bestimmten Männchens befruchtet, sich schlecht entwickelten. Die Spermatozoen können somit einen schädigenden Einfluss auf die Entwicklung ausüben, wie es in noch viel drastischerer Weise von meinem Bruder für Spermatozoen festgestellt wurde, welche vorher einer Radiumbehandlung unterworfen waren. Unter den sich schlecht entwickelnden Kulturen gab es einige, welche zunächst nicht durch große Sterblichkeit ausgezeichnet waren, wohl aber sehr bald das Wachstum und die weitere Entwicklung einstellten. Alle Versuche, derartige Zwergtiere über das frühe beinlose Kaulquappenstadium

hinaus zu züchten, waren erfolglos. Nur einigen wenigen gelang es, die Entwicklungshemmung zu überwinden; diese wuchsen dann sogar zu außergewöhnlicher Größe heran. Ein empfindlicher Übelstand war es auch, dass einige Male sich eine in ihren Ursachen mir rätselhafte Epidemie entwickelte, dadurch ausgezeichnet, dass starke Blutungen in der Haut auftraten. Derartig infizierte Kulturen starben meist innerhalb weniger Tage aus. Am meisten aber wurde der Erfolg meiner Untersuchungen dadurch beeinträchtigt, dass es bei *Rana esculenta* ähnlich wie bei *R. temporaria* vorkommt, dass ganze Kulturen durch eine Indifferenz des Geschlechtsapparats ausgezeichnet sind, welche eine genaue Bestimmung des Sexualitätsverhältnisses unmöglich macht. Ich werde auf diese Kulturen, welche nach anderer Richtung hin von großem Interesse sind, sogleich noch zurückkommen.

So sehr nun auch die experimentellen Prüfungen des Spermas mir trotz aller Arbeit keine befriedigenden Ergebnisse geliefert haben, so hat sich doch ein klares Resultat herausgestellt, dass es vollkommen ausgeschlossen ist, die rein männlichen Kulturen durch Altersveränderungen der Spermatozoen zu erklären, dass vielmehr nur die Überreife der Eier in Betracht gezogen werden kann. Für das Sexualverhältnis war es völlig gleichgültig, ob die bei der Befruchtung verwandten Spermatozoen von Tieren stammten, deren Brunst 14—28 Tage lang schon vorüber war, oder von brünstigen Tieren, oder von Tieren, welche noch keine Tendenz zur Begattung zeigten. Ich erhielt zwar bei meinen Experimenten einige Male rein männliche Kulturen; diese ließen sich aber nur aus der Beschaffenheit der Eier erklären; es ist wohl ziemlich sicher, dass hier Weibchen mit überreifen Eiern vorgelegen hatten. Wahrscheinlich waren die betreffenden Weibchen besprungen worden; das Männchen hatte aber — vielleicht beim Einfangen der Copulae — die Umklammerung gelassen, so dass eine zweite Kopulation vorlag, als ich das betreffende Weibchen zum Ansetzen der Kultur benutzte. Es handelte sich um zwei Weibchen, welche aus Irschenhausen stammten. Das Eimaterial des einen wurde erstens mit Samen von einem brünstigen Irschenhausener Männchen, zweitens mit Samen eines aus der Umgebung von Florenz stammenden Männchens befruchtet. Das Sexualverhältnis war im ersten Fall 35 ♂ : 2 ♀, im zweiten Fall 153 ♂ : 1 ♀. Beim zweiten Weibchen kamen ein Irschenhausener (I), ein Lochhausener (II) und ein Florentiner Männchen (III) zur Verwendung. Die Zucht ergab

I 103 ♂ : 0 ♀, II 150 ♂ 3 J., III. 167 ♂ : 2 ♀.

Zur Erläuterung habe ich noch zu bemerken, dass die aus der Umgegend von Florenz stammenden Männchen daselbst am 6. Mai in Kopula gefangen und getrennt worden waren, um das Ablachen der Weibchen zu verhindern, dass damals die Laichzeit an der be-

treffenden Lokalität zu Ende ging, so dass nur mit großer Mühe das Material noch beschafft werden konnte. Die Laichzeit in Lochhausen hatte eine Woche später ihren Höhepunkt, die in Irschenhausen in dem letzten Drittel des Mai. Die an erster Stelle genannte Befruchtungsserie war am 4. Juni, die andere am 23. Mai angesetzt worden. Bei beiden Serien waren daher die Männchen sowohl von Italien wie von Lochhausen überreif, erstere in einem Fall sogar fast um 5 Wochen. Besonders günstige Verhältnisse gestatteten mir übrigens in ganz einwurfsfreier Weise den Beweis zu führen, dass in der ersten der beiden Befruchtungsserien, in denen nahezu ausschließlich Männchen erzüchtet wurden, nur die Beschaffenheit der Eier Ursache gewesen sein kann. Am 4. Juni, an welchem ich die betreffende Überreifekultur erzielte, hatte ich noch ein zweites Irschenhauser Weibchen zu einer Parallelkultur benutzt; ich hatte seine Eier mit dem Sperma derselben Irschenhauser und Florentiner Männchen befruchtet, außerdem aber noch mit einem dritten aus Lochhausen stammenden Männchen. Diese Parallelkultur ergab — abgesehen von dem Auftreten sogen. indifferenter Formen bei der Befruchtung durch das Lochhausener Männchen, worauf ich noch zurückkommen werde — die gewöhnlichen Sexualitätsverhältnisse, annähernd gleichviel Männchen und Weibchen. Ich stelle im folgenden die beiden Parallelkulturen in Vergleich, indem ich das eine Irschenhauser Weibchen als a, das zweite als b bezeichne und die drei Männchen wieder mit I, II und III nummeriere, I = Irschenhausen, II = Lochhausen, III = Florenz.

Tabelle I.

a	I 53 ♂, 2 ♀	II	—	III 153 ♂, 1 ♀
b	84 ♂, 86 ♀	90 ♂, 36 J., 79 ♀		182 ♂, 114 ♀

Dass bei der Befruchtung des Weibchens b mit dem Florentiner Männchen (III) die Zahl der Männchen nicht unerheblich die der Weibchen überwiegt, ist keinesfalls von allgemein prinzipieller Bedeutung. Denn in vielen analogen Fällen — ich verweise auf die Zusammenstellung in der Tabelle II ist von einem derartigen Verhalten der überreifen Florentiner Männchen nichts zu bemerken.

Die Ansicht, dass Überreife der Eier Ursache des fast ausschließlich männlichen Charakters der besprochenen zwei Kulturen war, findet weitere Unterstützung in den mikroskopischen Untersuchungen von Kuschakewitsch, welcher darüber schon an anderer Stelle berichtet hat. Ich hatte Herrn Kuschakewitsch zur Vervollständigung seiner Untersuchungen über Hodenentwicklung Material aus den genannten Kulturen zur Konservierung zur Verfügung gestellt. Derselbe fand an ihnen dieselben Besonderheiten, welche er als charakteristisch für die Hodenentwicklung der Überreifekulturen festgestellt hatte, wieder.

Um nun noch weiter zu zeigen, dass das Sexualverhältnis durch den Reifezustand der Spermatozoen nicht geändert wird, teile ich in Tabelle II noch einige weitere Resultate aus meinen Kulturlisten mit. In derselben sind die Weibchen mit römischen, die Männchen mit arabischen Ziffern bezeichnet. Ihre Reihenfolge gibt die Reihenfolge an, in welcher die Geschlechtsreife an den einzelnen Orten eintritt. I 1 bedeutet Florentiner Material, II 2 Material aus Lochhausen, III 3 aus Irschenhausen, IV 4 aus Schleißheim, V 5 aus Dorfen. Wo aus derselben Gegend zwei Tiere zu Parallelkulturen benutzt wurden, sind sie mit a und b unterschieden. In der ersten Kolumne steht jedesmal das Datum, an welchem die Kultur angesetzt wurde.

Tabelle II.

A.	1.	2.	3 a	3 b
27./5.08.	III 42 ♂ : 54 ♀	25 ♂, 98 J., 11 ♀	88 ♂ : 67 ♀	85 ♂ : 88 ♀
B.	1.	2.	3.	
19./5.09.	III 81 ♂ : 86 ♀	67 ♂ : 66 ♀	67 ♂ : 77 ♀	
C.	1.	2.	3.	
21./5.09.	Ia 84 ♂ : 77 ♀	98 ♂ : 70 ♀, 12 J.	76 ♂ : 56 ♀	
	Ib 87 ♂ : 63 ♀	163 ♂ : 105 ♀	83 ♂ : 79 ♀	
	III 180 ♂ : 180 ♂	178 ♂ : 207 ♀	174 ♂ : 195 ♀	
D.	1.	2.	3a	3b
27./5.09.	III a 140 ♂ : 142 ♀	52 ♂ : 34 ♀	112 ♂ : 97 ♀	109 J.
	III b 67 ♂ : 68 ♀	20 ♂ : 10 ♀, 5 J.	162 ♂ : 114 ♀, 4 J.	1 ♂, 41 J.
	III c 52 ♂ : 50 ♀	70 ♂ : 69 J.	54 ♂ : 1 ♀, 71 J.	3 ♂, 1 J., 64 ♂

Die Kultur C ist dadurch noch von Interesse, dass die Florentiner Weibchen Ia und Ib nach der Laichperiode noch längere Zeit (6.—20. Mai) vom Männchen getrennt gehalten waren, so dass jedenfalls ein gewisses Maß von ovarialer Überreife vorlag. Daraus erklärt sich vielleicht auch, dass eine nicht unbedeutende Zahl Eier bei der Befruchtung nicht anging.

Wenn nun auch die mitgeteilten Kulturresultate die Ansicht endgültig widerlegen, dass alternde Spermatozoen eine männliche Nachkommenschaft erzeugen, so würde es doch verfehlt sein, wenn man der verschiedenen Beschaffenheit der Spermatozoen jeden Einfluss auf das Sexualitätsverhältnis absprechen wollte. Wäre es der Fall, so müsste das Sexualitätsverhältnis für das Ei-material eines und desselben Weibchens das gleiche sein, auch wenn die einzelnen Portionen desselben mit Samen verschiedener Männchen befruchtet wurde. Das ist aber nicht der Fall, wie besonders die Kultur C (20./5. 1909) lehrt. Denn die Kombination ♀ Ia + ♂ 1 ergab das Sexualitätsverhältnis 109%, die Kombination ♀ Ia + ♂ 2 140%, desgleichen die Kombination ♀ Ib + ♂ 1 140%,

die Kombination Ib 2 160%; bei beiden Weibchen bedingte das Männchen 2 eine Steigerung der Sexualitätsziffer im Vergleich zu Männchen 1. Dabei ergab Weibchen III dem gleichen Männchen gegenüber das entgegengesetzte Verhalten. Ähnliches lässt sich aus Kultur D (27./5. 1909) und vielen anderen Kulturen entnehmen, wobei jedoch immer die Gefahr in Erwägung gezogen werden muss, dass die vorhandenen Unterschiede der Sexualität durch eine verschiedene Mortalität von Männchen und Weibchen herbeigeführt sein könnten.

Viel beweisender als durch das bisher mitgeteilte Material wird jedoch der große Einfluss, welchen die Spermatozoen auf die Entwicklung des Geschlechts ausüben, durch eine Reihe weiterer Kulturen bewiesen, die ich wegen ihres besonderen Charakters getrennt bespreche. Um hier verständlich zu werden, muss ich etwas weiter ausholen. Bei den ausgedehnten Untersuchungen, welche ich über die Geschlechtsorgane von Froschlarven und jungen Fröschen angestellt habe, bin ich zu dem überraschenden Resultat gekommen, dass die einzelnen Froschkulturen in der gesamten Entwicklungsweise der Geschlechtsorgane sich ganz erheblich voneinander unterscheiden können. Man kann geradezu von zwei verschiedenen Typen reden. Der eine derselben ist dadurch charakterisiert, dass sich schon sehr frühzeitig (bei Larven mit schwach entwickelten Hinterbeinen) ohne mikroskopische Untersuchung mit Sicherheit erkennen lässt, ob ein Männchen oder ein Weibchen vorliegt. Untersucht man gar Fröschen, welche in der Metamorphose begriffen sind, so ist der Unterschied zwischen dem kurzen, gedrungenen, ovalen, glatten Hoden und dem lang ausgezogenen, krausenartig gefalteten, körneligen Ovar ganz gewaltig. Diesem frühzeitig differenzierten Typus steht ein zweiter Typus gegenüber, den ich vor 4 Jahren auf dem Zoologentag in Rostock genauer charakterisiert und als indifferenten Typus bezeichnet habe. Kuschakewitsch hat meine Angaben bestätigt und durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen erweitert; er hat auch den Ausdruck „Indifferente Formen“ beibehalten. Hier findet man bei den meisten Froschlarven und ausmetamorphosierten Fröschen, ja selbst bei großen im Freien gefangenen, mindestens 2 Jahre alten Tieren die Geschlechtsdrüse als einen unansehnlichen, durchscheinenden Strang auf der Niere, der nicht selten stumpf oder gar rechtwinklig geknickt und so in einen der Niere aufliegenden und einen dem unteren Rand des Fettkörpers entlang laufenden Schenkel abgeteilt ist. Meist ist der Strang rosenkranzförmig angeschwollen, weil in seinem Innern rundliche, hintereinander gereihete Hohlräume lagern. Da diese Hohlräume während der Entwicklung des Ovars auftreten, bei der Hodenentwicklung dagegen durch solide Zellstränge (Genitalstränge) vertreten werden, gleicht die indifferente

Geschlechtsdrüse einem frühen Stadium der Ovarialanlage, so dass man sie als ein auf früher Entwicklungsstufe stehen gebliebenes Ovarium bezeichnen könnte. Gewöhnlich findet man nun in einer „indifferenten“ Kultur auch Individuen mit deutlich ausgesprochenen Hoden und lediglich entwickelten Ovarien und zwar in wechselnder Zahl, dazwischen Übergänge vom indifferenten Zustand sowohl nach der Seite des Hodens als auch des Ovars hin, so dass man ganz in Verzweiflung kommt, wenn man versucht, die Formen zu klassifizieren. Ich habe es früher versucht und sie in Indifferente, Indifferente mit Neigung zum Ovar, Indifferente mit Neigung zum Hoden, typische Ovarien und typische Hoden eingeteilt, habe mich aber mehr und mehr überzeugt, dass dadurch die Schwierigkeiten nur gehäuft werden. Wenn ich nach einem längeren Zeitraum von Neuem eine Klassifikation vornahm, kam ich jedesmal zu anderen Resultaten. Ich halte es daher für das zweckmäßigste, zwei Kategorien zu bilden, und Tiere mit unzweifelhaftem Hoden allen übrigen (Indifferenten, Indifferenten mit weiblichem Einschlag, typischen Weibchen) gegenüberzustellen. Freilich wird damit das wahre Sexualitätsverhältnis nicht zum Ausdruck gebracht. Denn es kann keinem Zweifel unterliegen, dass ein großer Teil der „Indifferenten“, ähnlich wie es mit den Pflüger'schen „Hermaphroditen“ von *Rana temporaria* der Fall ist, sich noch zu Männchen umbilden werden. Wie dies mein Schüler Schmitt-Marcell für *Rana temporaria* bewiesen hat, so hat Kuschakewitsch bei *Rana esculenta* die Umbildung eines Teils der indifferenten Gonaden in Hoden histologisch genauer verfolgt.

Auch die Verbreitungsweise spricht dafür, dass nicht alle indifferenten Formen Weibchen mit Entwicklungshemmung des Ovars sind; dieselbe ist eine sehr merkwürdige. Alle Kulturen, welche von Schleißheimer und Dorfener Material stammten, sowie die im Freien gesammelten Froschlarven und jungen Fröschen zeigten den indifferenten Charakter. Im Gegensatz dazu war das Irschenhausener Material gleichgültig, ob im Freien gesammelt oder nach künstlicher Befruchtung gezüchtet, meist sexuell frühzeitig differenziert. Bei meinen vielen künstlichen Befruchtungen von Irschenhausener Weibchen habe ich nur zwei Ausnahmen beobachtet, zwei indifferente Kulturen, von denen weiter unten noch die Rede sein wird. Von Lochhausen habe ich beiderlei Typen erhalten; doch überwogen sowohl bei meinen Kulturen, als auch bei dem im Freien aufgesammelten Material die indifferenten Formen.

An den Orten, in denen geschlechtliche Indifferenz der jungen Tiere die Regel ist, findet man unter den geschlechtsreifen Individuen ungefähr gleichviel Männchen wie Weibchen. Wenn man dagegen die Jugendformen untersucht, trifft man im Vergleich zu den differenzierten Männchen enorm viele indifferente Formen, so

dass es ganz undenkbar ist, dass alle indifferenten Formen sich zu Weibchen weiter entwickeln. Anfang Juli 1910 ließ ich in der Umgebung von Dorfen junge Frösche auf sammeln. Ich erhielt 28 Stück, von denen der Größe nach zu schließen 7 einjährige, 21 zweijährige kräftige Tiere waren. Drei derselben hatten typische Hoden, 23 indifferente Geschlechtsdrüsen; bei drei weiteren war die Geschlechtsdrüse etwas kräftiger und begann die Charaktere eines Ovars anzunehmen. Aufsammlungen in Lochhausen, welche sich über mehrere Jahre erstreckten, ergaben 94 ♂, 157 J., 22 typische Weibchen. Da es in Lochhausen neben indifferenten Gelegen solche mit ausgeprägter Sexualität gibt, muss man, um das Sexualitätsverhältnis der indifferenten Formen zu bestimmen, von den normal geschlechtlichen Formen absehen und demgemäß für dieselben gleichviel Männchen und Weibchen in Abzug bringen, also 22, so dass für die indifferenten Kulturen sich das Verhältnis 74 ♂ zu 157 J. ergibt. Zähle ich schließlich alle meine durch künstliche Kultur erzielten indifferenten Kulturen zusammen, so finde ich unter Mitberücksichtigung von 14 in dieser Arbeit nicht genannten Kulturen die Zahlen 376 ♂ zu 1977 J. In allen diesen Fällen überwiegen die Indifferenten an Zahl so enorm die Männchen, dass es ganz ausgeschlossen erscheint, sie sämtlich für Jugendformen von Weibchen zu erklären. Vielmehr müssen wir annehmen, dass ein sehr großer Teil der Indifferenten sich nachträglich noch zu Männchen würde umdifferenziert haben, wenn sie am Leben geblieben wären.

Für den Nachweis eines von den Spermatozoen ausgehenden, geschlechtsbestimmenden Einflusses ist es nun von hohem Interesse, zu sehen, dass die Spermatozoen die Fähigkeit haben, den Eiern den indifferenten Charakter zu induzieren. Am schönsten erläutert diesen Satz eine im Jahr 1906 von mir angesetzte Kultur. Das Eimaterial eines aus Lochhausen stammenden Weibchens wurde mit Samen von 5 Männchen befruchtet, von denen das 1. aus Lochhausen, das 2. aus Florenz, das 3. und 4. abermals aus Lochhausen, das 5. aus Dorfen stammte. Die drei ersten Kulturen zeigten ein klares Sexualitätsverhältnis, die beiden letzten vorwiegend Indifferenz.

1. 111 ♂ : 101 ♀	3. 67 ♂ : 79 ♀ + 3 J.	5. 3 ♂ : 190 J. : 11 ♀
2. 52 ♂ : 52 ♀ + 2 J.	4. 3 ♂ : 131 J. : 19 ♀	

Eine ähnliche Beobachtung habe ich später noch mehrmals gemacht, desgleichen auch Kuschakewitsch. In einem der von mir beobachteten Fälle ergaben die Eier eines Irschenhausener Weibchens mit Samen eines Irschenhausener (1) und eines Florentiner Männchens (2) befruchtet, vollkommen klare Sexualitätsverhältnisse, bei Befruchtung durch ein Lochhausener Männchen (3) außer

deutlichen Männchen und Weibchen eine große Zahl indifferenter Formen.

1. 176 ♂ : 114 ♀ | 2. 84 ♂ : 86 ♂ | 3. 96 ♂ : 79 ♀ + 38 J.

Rücksichtlich eines weiteren Beispiels verweise ich auf die zweite Kultur der Tabelle III (Weibchen III A mit Männchen 1, 2, 3a, 3b).

Während in den besprochenen 2 Serien die normale Sexualität die Regel, Indifferenz die Ausnahme bildet, kommt gelegentlich auch das entgegengesetzte Verhalten vor, dass Befruchtung mit einer Art Spermatozoen klar ausgeprägte Sexualität hervorruft, während bei Anwendung anderweitiger Spermatozoen Indifferenz herrscht. So lieferte ein Lochhausener Weibchen, mit zwei Lochhausener Männchen befruchtet, wie es bei dieser Befruchtungsweise meist der Fall zu sein pflegt, indifferente Kulturen mit relativ geringer Zahl von Männchen, bei Paarung mit einem Florentiner Männchen dagegen das Sexualitätsverhältnis 102 ♂ : 61 ♀. Das Gleiche lässt sich aus der letzten Reihe der Tabelle III (Weibchen III c) entnehmen. Dieselbe enthält die Resultate der Paarungen eines Irschenhausener Weibchens mit Lochhausener und Irschenhausener Männchen und einem Florentiner Männchen. Während letztere Befruchtung das Verhältnis 52 ♂ : 50 ♀ zeigt, sind die drei anderen Kulturen indifferent. Auffallend in beiden Fällen ist die Erscheinung, dass in übereinstimmender Weise die deutliche sexuelle Differenzierung durch Florentiner, also überreife Männchen bedingt war. Die Erscheinung verdient um so mehr Beachtung, als mancherlei Erfahrungen darauf hinweisen, dass die Befruchtung mit unvollkommen reifen Männchen Indifferenz zu begünstigen scheint. Ich verweise zur Erläuterung abermals auf Tabelle III (Weibchen II a) erste Reihe. Die zwei indifferenten Kulturen wurden hier durch ein noch nicht brünstiges Lochhauser und ein von der vollen Geschlechtsreife noch weit entferntes Dorfener Männchen bedingt. Dass jedoch der verschiedene Reifezustand der Spermatozoen die verschiedene Differenzierungsenergie der Geschlechtsdrüsen nicht allein erklärt, geht zur Genüge daraus hervor, dass an gewissen Lokalitäten indifferente Kulturen auch bei normal reifen und überreifen Männchen und Weibchen sehr häufig vorkommen.

Ob durch den als Indifferenz bezeichneten Zustand der Geschlechtsdrüsen das normale Sexualitätsverhältnis 50 : 50 in den besprochenen Kulturen abgeändert wird, lässt sich aus meinen Versuchen nicht entnehmen, da ich die indifferenten Frösche abtöten musste und nicht soweit züchten konnte, bis es sich feststellen ließ, in welchem Verhältnis die Tiere sich zu typischen Männchen und Weibchen umwandeln. Indessen erwies sich ein Teil meiner indifferenten Kulturen vermöge anderer Eigentümlichkeiten als ge-

eignet, um zu erkennen, dass geschlechtsbestimmende, auch die Proportion 50 : 50 abändernde Einflüsse von den Spermatozoen ausgehen können. Es hat sich nämlich herausgestellt, dass Eier,

welche mit gewissen Spermatozoen indifferente Kulturen liefern, mit Spermatozoen anderer Frösche befruchtet, sich ausschließlich oder fast ausschließlich zu Weibchen entwickelten. Die in diesen Kulturen erzüchteten Weibchen, sowohl Larven wie metamorphosierte Fröschen, besaßen Ovarien von einer ganz außergewöhnlichen Beschaffenheit; dieselben bildeten nicht wie sonst breite krausenartig gefaltete grobkörnige Blätter, sondern zylindrische oder wurstförmige, schwach gewundene Wülste mit glatter Oberfläche. Die Ursache des abweichenden Aussehens der Geschlechtsdrüse war dadurch bedingt, dass die Eier erheblich kleiner waren als in den Blätterovarien, dafür um so zahlreicher vorhanden. Ich habe die Erscheinung in zahlreichen Kulturserien beobachtet. Zur Erläuterung wähle ich zwei besonders lehrreiche Beispiele heraus. Bei der ersten Kultur kamen 3 Lochhausener Weibchen (IIa, IIb, IIc) zur Verwendung, bei der zweiten 3 Weibchen aus Irtschenhausen (IIIa, IIIb, IIIc). Bei der ersten Kultur wurden 2 brünstige und 1 noch nicht brünstiges Lochhausener (2a, 2b, 2c)

1.
IIa 52 ♂ : 52 ♀ + 2 J.
IIb 49 ♂ : 44 J.
IIc 102 ♂ : 98 J.

2a
111 ♂ : 101 ♀
69 ♂ : 178 J.
70 ♂ : 165 J.

2b
67 ♂ : 79 ♀ + 3 J.
160 ♂ : 127 J.
70 ♂ : 88 J.

2c
3 ♂ : 130 J. + 19 ♀
5 ♂ : 220 ♀
—

4.
42 ♂ : 190 J. + 11 ♀
1 ♂ : 31 ♀
99 ♀

Tabelle IIIA.

Tabelle IIIB.

1.
IIIa 140 ♂ : 142 ♀
IIIb 67 ♂ : 68 ♀
IIIc 52 ♂ : 50 ♀

2.
52 ♂ : 34 ♀
162 ♂ : 114 ♀ + 2 J.
54 ♂ : 69 J.

3a
112 ♂ : 97 ♀
162 ♂ : 114 ♀ + 4 J.
54 ♂ : 1 ♀ + 71 J.

3b
109 J.
1 ♂ : 41 J.
3 ♂ : 1 J. + 64 ♀

9) Zu den eingeklammerten Stellen der Kultur II c ist zu bemerken, dass die durch Befruchtung II c, 2 c gewonnene Zucht durch einen unglücklichen Zufall verloren ging, bei der an dritter Stelle aufgeführten Zucht wurde nicht das Männchen 2 c (Lochhausen), sondern ein aus Florenz stammendes Männchen x benutzt.

Männchen, ein noch nicht brünstiges Männchen aus Dorfen (4) und ein Florentiner Männchen, welches schon längere Zeit die Brunst hinter sich hatte (1), benutzt. Bei der zweiten Kultur dienten 3 Irschenhausener Weibchen (IIIa, IIIb, IIIc) und 2 Irschenhausener Männchen (3a und b), sowie ein Männchen aus der Umgegend von Florenz (1).

Die zwei zur Erläuterung herangezogenen Kulturen ermöglichen uns, noch einiges zur Charakteristik der Weibchen erzeugenden Spermatozoen hinzuzufügen; sie zeigen nämlich die oben schon hervorgehobene Besonderheit, dass sie Eiern, welche, durch andere Spermatozoen befruchtet, deutliche sexuelle Differenzierung erkennen lassen, die Entwicklung zur Indifferenz induzieren. Man kann den indifferenten Zustand des Geschlechtsapparats im allgemeinen als eine Verschiebung der Sexualität nach der weiblichen Seite hin auffassen, mit welcher zugleich eine Entwicklungshemmung des Geschlechtsapparats verbunden ist. Ist die Tendenz zur sexuellen Differenzierung in den Eiern zwar vorhanden, aber nicht stark entwickelt, so können die Spermatozoen sie zu dem geringen Maß weiblicher Präponderanz, wie er durch Indifferenz des Geschlechtsapparats bezeichnet wird, veranlassen. Ist aber die Neigung zur Indifferenz den Eiern ohnehin eigentümlich, so wird durch die gleichgerichtete Tendenz der Spermatozoen eine weitere Verschiebung nach der weiblichen Seite herbeigeführt. So kommen dann die Ovarien mit zylindrischer walzenförmiger Gestalt zustande.

Die hier vorgetragene Auffassung der indifferenten Kulturen stützt sich auf ein sehr umfangreiches Beobachtungsmaterial (vgl. S. 88). Immerhin kann ich hier nicht übergehen, dass einige Resultate der Tabelle III mit ihr nicht übereinstimmen; es gilt dies von den Befruchtungen IIb und IIc mit Männchen 1 und Weibchen IIb mit Männchen 2b und Weibchen IIc mit Florentiner Männchen x. In diesen vier Fällen ist die Zahl der Männchen eine so große, dass man hier von einer Verschiebung des Gesamtcharakters der Kultur nach der weiblichen Seite nicht reden kann. Man kann nur sagen, dass hier die Weibchen durch indifferente Formen vertreten sind. Vielleicht hat hier eine frühzeitige Umwandlung der anfangs indifferenten Formen in Männchen stattgefunden.

Zur Charakteristik der indifferenten Kulturen muss ich schließlich noch eine Eigentümlichkeit erwähnen, auf die ich schon in meinem Rostocker Vortrag eingegangen bin und die auch Kuschakewitsch hat bestätigen können. Wie nicht anders zu erwarten war, bin ich bei meinen Überreifekulturen auch auf Weibchen gestoßen, deren Eier die Entwicklung zur Indifferenz einschlugen. Es ergab sich, dass die durch Überreife bedingte Verschiebung nach der männlichen Seite hier lange nicht so ausgesprochen war als bei den Kulturen mit klar differenzierter Sexualität. Immerhin lässt sich ein gewisses Maß

von Verschiebung erkennen, wie folgendes Kultureresultat beweist. Es handelt sich um zwei Befruchtungen desselben Weibchens mit Samen desselben Männchens, welche durch ein Intervall von 55 Stunden getrennt waren. Wenn ich in der Aufzeichnung Weibchen und Indifferente nicht ausscheide, ergeben sich folgende Zahlen. Befr. 1. 83 ♂ : 130 ♀. Befr. 2. 90 ♂ : 71 ♀.

Auch die Erscheinungen der Überreife sprechen somit für die oben schon geäußerte Vermutung, dass indifferenter Charakter der Geschlechtsorgane gleichbedeutend ist mit einer Verstärkung der weiblichen Tendenz. Denn dass der Ausschlag nach der männlichen Seite so gering ist, lässt sich nur durch Annahme einer verstärkten weiblichen Tendenz erklären.

Wir haben nun zu erörtern, wie sich die an Amphibien gemachten Erfahrungen in den Anschauungskreis einfügen, zu dem die Heterochromosomenforschung geführt hat.

Leider sind wir nicht darüber orientiert, ob während der Spermiogenese und Oogenese sich Heterochromosomen nachweisen lassen. Ich hatte, da ich selbst keine Zeit hatte, einen meiner Schüler veranlasst, die Frage zu prüfen; derselbe wurde jedoch durch anderweitige Verhältnisse genötigt, die Untersuchung aufzugeben. Bei der großen Zahl der Chromosomen wird die Untersuchung nicht ganz leicht sein; besonders werden die Reifeteilungen der Eier ganz außerordentliche Schwierigkeiten bieten. Auch wird man mit der Möglichkeit rechnen müssen, dass eine latente Heterochromatie vorhanden ist, eine Verschiedenartigkeit der Chromosomen, welche sich an ihrem Äußeren nicht erkennen lässt, welche aber in ihrem Einfluss auf das Gleiche hinauskommt, als ob deutliche Heterochromosomen vorhanden wären. Hat doch auch bei *Abraxas grossulariata* die mikroskopische Untersuchung keine Resultate zutage gefördert. Bei den Fröschen sind sogar Momente gegeben, welche dafür sprechen, dass die durch die Heterochromosomen bedingte Differenzierung nicht so ausgesprochen ist, wie z. B. bei Insekten. Sind doch, wie die Neigung zu Hermaphroditismus und Indifferenz zeigt, die Sexualitätsverhältnisse in einem sehr labilen Zustand. Unter diesen Umständen müssen wir versuchen, uns mit dem experimentell festgestellten Tatbestand abzufinden und nach Analogie mit den besser bekannten Verhältnissen anderer Tiere unsere Schlüsse ziehen.

Bei allen Wirbeltieren, welche bisher genauer auf ihre Spermiogenese untersucht wurden, hat sich herausgestellt, dass das weibliche Geschlecht homogamet, das männliche heterogamet ist. Danach würde man ähnliches auch bei den Fröschen zu erwarten haben. Die Erklärung der Wirkungsweise der Überreife würde dagegen sich einfacher gestalten, wenn man die entgegengesetzte Annahme machen und das weibliche Geschlecht für heterogamet erklären würde. Nehmen wir daher zunächst heterogamete Beschaffenheit des weiblichen Geschlechts

an, so würden unter normalen Verhältnissen — um mich der Terminologie Wilson's zu bedienen — bei der Reifung x-Eier und y-Eier in ungefähr gleicher Anzahl entstehen. Die Spermatozoen würden dagegen alle von einer Beschaffenheit sein und das y-Chromosom enthalten. Bei der Befruchtung würden 50% Eier die Konstitution $y + y$, 50% dagegen die Konstitution $x + y$ besitzen. Aus ersteren würden homogamete Männchen entstehen, aus letzteren dagegen heterogamete Weibchen. Bei Überreifeulturen würden die letzteren fehlen. Das wäre das Gegenteil von dem, was v. Baehr und Morgan bei Aphiden, Boveri und Schleip bei Rhabdonemen gefunden haben, wo nur Weibchen bei der Befruchtung gebildet werden. Bei Aphiden und Rhabdonemen erklärt sich das gänzliche Fehlen der Männchen in der Geschlechtsgeneration daraus, dass die y-Spermatozoen zugrunde gehen. In dem uns beschäftigenden reziproken Verhalten der Amphibien ist der Gedanke, es möchten die fehlenden x-Eier ausgestorben sein, ausgeschlossen. Es ist aber auch nicht nötig, einen derartigen Vorgang anzunehmen, um das Fehlen der x-Eier zu erklären. Da von den vier Teilprodukten der Reifeteilung drei, die Richtungskörper, zugrunde gehen, ist die Möglichkeit gegeben, dass das x-Element verschwindet, indem es in die Richtungskörper gerät. Wir hätten somit nur anzunehmen, dass Überreife einen bestimmenden Einfluss auf den Ablauf der Reifeteilung ausübt in der Weise, dass bei der Reduktionsteilung das x-Element eliminiert wird und nur y-Eier übrig bleiben. Dass die Richtungskörperbildung unter dem Einfluss der Überreife abläuft, geht aus der Beobachtung hervor, dass die Richtungskörper auch bei überreifen Eiern erst nach der Befruchtung, resp. nach der Entleerung der Eier aus dem Uterus in das Wasser abgeschnürt werden. Ob die Überreife hierbei einen unmittelbaren Einfluss ausübt, muss zunächst dahingestellt bleiben. Es wäre ja auch ein mittelbarer Einfluss denkbar, dass die eindringenden Spermatozoen vermöge der Überreife einen bestimmenden Einfluss auf den Verlauf der Richtungskörperbildung gewinnen, den sie sonst nicht besitzen. Um das zu entscheiden, müsste man versuchen, die Eireife vor der Besamung herbeizuführen.

Die Beobachtungen an Aphiden geben uns aber noch die Möglichkeit zu einer zweiten Erklärung des Resultats der Überreifekultur an die Hand, einer Erklärung, welche sich mit der Auffassung vereinigen lässt, dass das weibliche Geschlecht der Amphibien, wie bei Vögeln und Säugetieren homogamet, das männliche heterogamet ist. Bei allen parthenogenetisch sich fortpflanzen den Arthropoden hat es sich herausgestellt, dass die weibliche Generationsfolge früher oder später einmal mit dem Auftreten von Männchen und befruchtungsbedürftigen Weibchen abschließt. Ohne dass äußere Einwirkungen nachweisbar waren, treten somit anstatt

Weibchen erzeugender Eier Männchen erzeugende auf. Wir wissen durch die Untersuchungen Morgan's und v. Baehr's, dass die parthenogenetischen Weibchen 2 x-Chromosomen, die parthenogenetisch erzeugten Männchen nur 1 x-Chromosom enthalten. Die Chromosomenformel des Weibchens ist, wenn wir alle für uns nicht in Betracht kommenden Autochromosomen durch einen Strich ausdrücken: $-\dot{x}-x$, die des Männchens $-x-0$. Durch Morgan ist nun festgestellt worden, dass das dem Männchen fehlende zweite x-Chromosom bei der Reifeteilung in Verlust gerät. Der gleiche Verlust eines x-Chromosoms während der Reifeteilung ist von Boveri und Schleip bei *Rhabdonema nigrorenosum* zur Zeit, wo die als Ovar angelegte Geschlechtsdrüse sich durch Ausbildung von Spermatoeyten in eine Zwitterdrüse verwandelt, nachgewiesen worden.

Ähnliches könnte auch bei den Eiern der Frösche vorkommen; es könnten hier auch die x-Chromosomen bei der Reifeteilung verloren gehen. Bei den parthenogenetischen männlichen Eiern der Aphiden unterbleibt die Reduktionsteilung, es wird nur ein Richtungskörper gebildet; es bleibt daher der diploide Kern erhalten und wird nur ein x-Chromosom ausgestoßen. Die Amphibieneier dagegen bilden, da sie ja befruchtet werden, zwei Richtungskörper und unterliegen somit der Reduktionsteilung; sie würden daher beide x-Chromosomen einbüßen müssen, so dass ihr Chromosomenbestand die Formel -0 haben würde. Es ist klar, dass derartige Eier ganz unfähig sind, Weibchen zu liefern, gleichgültig, ob sie mit weiblichen Spermatozoen oder mit männlichen Spermatozoen befruchtet werden. Erstere würden mit x-losen Eiern heterogamete Männchen liefern mit der Formel $-x-0$, letztere ebenfalls Männchen, aber mit der durch gänzliches Fehlen des x wieder homogamet gewordenen Formel $-0-0$. Ob diese Erklärung richtig ist, müsste sich, falls die direkte Beobachtung der Chromosomen uns im Stich lassen sollte, durch Züchtung feststellen lassen. Denn der verschiedene Charakter der Männchen (das einemal $-x-0$, das andere mal $-0-0$) müsste zum Vorschein kommen, wenn man sie bis zur Geschlechtsreife züchten und mit normal reifen Weibchen paaren würde. Die Männchen mit der Konstitution $-x-0$ müssten zweierlei Spermatozoen erzeugen, 1. $-x$, 2. -0 . Ihre Nachkommenschaft würde aus 50% Weibchen und 50% Männchen bestehen. Die Männchen mit der Konstitution $-0-0$ würden nur einerlei Spermatozoen produzieren, welche ausschließlich wieder Männchen in der F²-Generation liefern würden. An dem Charakter der F²-Generation müsste man somit erkennen, welche der beiden oben aufgestellten Erklärungen für den eigentümlichen Charakter der Überreifekultur die richtige ist¹⁰⁾.

10) Ich habe hier rein theoretisch eine Möglichkeit abgeleitet, bei welcher auch normal reife Weibchen eine rein männliche Nachkommenschaft liefern könnten.

Die kritische Beurteilung der Überreifekulturen, welche ich im vorausgehenden gegeben habe, lässt erkennen, dass die Resultate derselben sich leicht mit den Auffassungen vereinbaren lassen, zu denen die so erfolgreiche Heterochromosomenforschung geführt hat. Größeren Schwierigkeiten begegnen wir bei den „indifferenten Kulturen“. Hier liegen einerseits sehr viel kompliziertere Verhältnisse vor; andererseits gestatten die Zustände der Geschlechtsdrüsen bei jungen Tieren keine so genaue Charakteristik der Sexualität, wie sie nötig wäre, um eindeutige Resultate zu erzielen. Um wenigstens einigermaßen Klarheit in die sehr verwickelten Verhältnisse zu bringen, will ich zunächst noch einmal kurz die wichtigsten Resultate rekapitulieren.

1. Indifferente Geschlechtsdrüsen, wie sie für die indifferenten Kulturen charakteristisch sind, sind Ovarien, welche sich von normalen Ovarien insofern unterscheiden, dass sie 1. sehr langsam heranreifen, oder mit anderen Worten eine Entwicklungshemmung erfahren haben, dass sie 2. zum Teil sich nachträglich zu Hoden umwandeln, wobei die Tendenz der Umbildung nach den einzelnen Individuen eine verschiedene ist.

2. Die Tendenz, indifferente Gonaden zu bilden, kann sowohl vom Samen, als auch von den Eiern aus bedingt sein. Denn es gibt Weibchen, welche mit einigen Männchen gepaart, normale Sexualität ergeben, mit anderen Männchen dagegen mehr oder minder ausgesprochene Indifferenz. Andererseits gibt es Männchen, welche, je nachdem sie mit dem einen oder dem anderen Weibchen gepaart werden, normal sexuelle oder indifferente Fröschen erzeugen. Ob hierbei der bestimmende Einfluss von weiblicher oder männlicher Seite größer ist, kann ich zunächst noch nicht entscheiden, da die Zahl der Kulturserien, in welchen sowohl normale

Man könnte daher die Frage aufwerfen, ob nicht die oben erwähnten rein männlichen Kulturen, welche ich erhielt, ohne dass ich methodisch Überreife der Eier erzüchtet hatte, bei denen somit die Überreife, wenn auch wahrscheinlich, so doch nicht erwiesen war, vielleicht durch Befruchtung normaler Weibchen mit homogameten Männchen erklärt werden könnten. Ich halte diese Erklärung für unwahrscheinlich, bei einem Teil der Kulturen sogar für völlig ausgeschlossen. Die Kulturen waren erzielt worden, indem jedesmal 1 Weibchen mit 2 resp. 3 verschiedenen Männchen befruchtet wurde. Alle 2 resp. 3 Befruchtungen zeichneten sich durch den exklusiv männlichen Charakter aus und machten es wahrscheinlich, man kann sogar sagen, sicher, dass das Eigentümliche der Kulturen durch die Beschaffenheit der Eier bedingt war. Es wäre doch höchst merkwürdig, wenn ich in einer bestimmten Befruchtungsserie nur Männchen mit rein männlichen Spermatozoen angewandt hätte, während in keiner der vielen Parallelbefruchtungen ich ein Männchen gefunden habe, welches mit mehreren Weibchen nur männliche Nachkommenschaft erzielt hätte. In einer der beiden rein männlichen Serien war es übrigens mit Sicherheit auszuschließen, dass der Same Ursache des eigentümlichen Resultats gewesen ward. Denn die betreffenden Männchen waren mit einem zweiten Weibchen gepaart worden und hatten mit diesem normale Sexualität ergeben.

Sexualität als Indifferenz vorkamen, eine zu beschränkte ist. Leider waren bei der Mehrzahl meiner Parallelkulturen die Einzelkulturen entweder sämtlich indifferent oder sämtlich sexuell differenziert; das gemischte Vorkommen sexuell differenzierter und indifferenter Kulturen war eine Seltenheit.

3. Kombination indifferenter Spermatozoen und indifferenter Eier — es möge mir diese abgekürzte Ausdrucksweise gestattet sein — ergibt in der Regel wieder indifferente Kulturen, in nicht wenigen Fällen aber rein weibliche Nachkommenschaft. Die Verstärkung der weiblichen Tendenzen scheint dabei hauptsächlich von den Spermatozoen auszugehen. Denn in den beiden Kulturserien, in denen sich etwas Genaueres über die Beschaffenheit der Geschlechtszellen ausmachen ließ, ergab es sich, dass Spermatozoen mit gesteigerter Neigung zur Indifferenz für die rein weiblichen Kulturen die ausschlaggebende Rolle spielten. Die betreffenden Spermatozoen stammten von Männchen ab, die noch nicht die Höhe der Geschlechtsreife erreicht hatten. Auf eine gesteigerte Neigung zur Indifferenz schloss ich daraus, dass die Spermatozoen, welche mit indifferenten Eiern Weibchen geliefert hatten, indifferente Formen erzielten mit Eiern, welche bei Befruchtung mit anderen Männchen gut charakterisierte Männchen und Weibchen zu gleichen Teilen erzeugten.

Bei dem Versuch, die oben zusammengestellten Resultate kritisch zu beurteilen und aufzuklären, gehe ich davon aus, dass die indifferenten Fröschen in mehrfacher Hinsicht an die parasitische Generation von *Rhabdonema nigrovenosum* erinnern. Das beiden Fällen Gemeinsame besteht darin, dass eine von Haus aus weibliche Anlage einer Geschlechtsdrüse sich in eine männliche Geschlechtsdrüse verwandelt. Der Unterschied ist immerhin ein bedeutender. Denn bei den Nematoden entsteht eine Zwitterdrüse, weil innerhalb einer und derselben Genitalröhre ein Teil des Zellmaterials auf dem weiblichen Zustand verharret, ein anderer Teil sich männlich umwandelt. Bei den Fröschen dagegen wird Getrenntgeschlechtigkeit erzielt, indem ein Teil der Individuen die weibliche, ein anderer die männliche Entwicklungsrichtung einschlägt. Indessen ist es ja bekannt, dass bei Männchen der Amphibien dauernde Reste einer hermaphroditischen Beschaffenheit der Geschlechtsdrüse sehr häufig sind. Am auffälligsten ist es bei den Bufoniden, bei denen konstant Teile der Geschlechtsleiste sich zu einem allerdings niemals funktionierenden und somit rudimentären Ovar (Bidder'sches Organ) umbilden. Gewöhnlich ist es das obere Ende der Genitaleiste, in manchen Fällen können aber auch andere Teile, Partien, welche sonst Hodengewebe liefern, zu akzessorischen Bidder'schen Organen werden. Ferner ist daran zu erinnern, dass gar nicht selten mitten im Hoden Eier vorkommen. Der Unterschied

zu den Nematoden wäre somit dahin näher zu präzisieren, dass bei diesen alle Individuen sich zu Hermaphroditen entwickeln, bei den Amphibien nur ein Teil, und dass bei diesem Teil die weibliche Anlage rudimentär wird. Bei den Nematoden beruht die Umwandlung des Weibchens in ein Männchen, wie wir schon oben gesehen haben, auf Rückbildung eines der beiden x-Chromosome. Wollten wir die gleiche Vorstellung auf unseren Fall übertragen, so müssten wir annehmen, dass bei der Befruchtung der indifferenten Froscheier homogamete Eier entstehen, in denen ein x-Chromosom eine verschiedengradige Abschwächung erfahren hat. Ist die Abschwächung von Anfang an eine so hochgradige, dass das x-Chromosom gar nicht mehr zur Wirkung gelangt oder frühzeitig ganz schwindet, dann entstehen sofort Männchen. Ist die Abschwächung eine sehr geringe, so entstehen die Weibchen mit den merkwürdigen zylindrischen Ovarien.

Soweit ließen sich die Zustände der indifferenten Kulturen mit den vorliegenden Heterochromosomenerfahrungen in Übereinstimmung bringen. Größeren Schwierigkeiten begegnen wir, wenn wir uns Vorstellungen bilden wollen, in welcher Weise der zu indifferenten Kulturen führende Zustand des befruchteten Eies zustande kommt, welche Beschaffenheit der reifen Eier und Spermatozoen wir hierbei voraussetzen müssen.

Die ausnahmslos homogametische Beschaffenheit der befruchteten Eier sowohl bei den hermaphroditen Rhabdonemen, wie bei den rein weiblichen Aphiden — bei denen es aber schließlich doch zur Bildung von Männchen kommt — wird dadurch ermöglicht, dass die Hälfte der Spermatozoen zugrunde geht, und zwar gehen alle diejenigen Spermatozoen zugrunde, welche bei der Befruchtung heterogametische Beschaffenheit des Eies und dadurch männliche Nachkommenschaft bewirken würden. Den gleichen Vorgang in dem uns beschäftigenden Fall anzunehmen, halte ich für ausgeschlossen. Denn bestände das bei der Befruchtung verwandte Sperma aus Elementen von gleichartiger Beschaffenheit, so wäre es unverständlich, dass dasselbe Sperma mit anderen Eiern — unsere Erörterungen gehen von der Voraussetzung aus, dass die Eier homogamet sind — die Sexualitätsnorm (50 ♀ : 50 ♂) hervorbringt, was z. B. bei den Eiern der Kultur II a (Tabelle III) der Fall ist. Wollten wir gleichwohl an der Heterogametie des männlichen Geschlechts festhalten, so müsste man sich zu der Annahme entschließen, dass die meisten, in manchen Kulturen sogar alle von ♂-Spermatozoen befruchteten Eier zugrunde gehen. Obwohl die große Sterblichkeit der indifferenten Kulturen eine derartige Annahme nicht ausschließt, so halte ich sie doch aus früher schon erörterten Gründen für äußerst unwahrscheinlich.

Alle diese aus der Heterogamie des männlichen Geschlechts sich

ergebenden Schwierigkeiten würden vermieden werden, wenn wir Homogametrie des männlichen und Heterogametrie des weiblichen Geschlechts annehmen wollten. Es würde damit ein reziproker Fall zu dem Verhalten der Aphiden gegeben sein. Wir hätten als Faktoren einzusetzen rein männlich determinierte Spermatozoen, also ♂-Spermatozoen, die Eier zur Hälfte mit männlicher, zur Hälfte mit weiblicher Tendenz. Das Verschwinden der einen Kategorie von Eiern würde leicht daraus zu erklären sein, dass die Spermatozoen auf den Verlauf der Reifeteilung einen bestimmenden Einfluss ausüben könnten, ähnlich wie ich es für die Überreife auseinandergesetzt habe. Wollte man den Vergleich mit den Zuständen der Aphiden und Nematoden konsequent durchführen, so müsste man annehmen, dass wie dort die ♀-Spermatozoen, so hier nur die ♂-Eier erhalten blieben und dass der Männlichkeitsfaktor eine verschiedengradige Abschwächung erführe. Dem würde aber widersprechen, dass der Grundcharakter der indifferenten Kulturen ein weiblicher ist. Es würde daher besser den Tatsachen entsprechen, wenn man annähme, dass die ♂-Eier erhalten bleiben, dass aber ihre weibliche Potenz eine verschiedengradige Abschwächung erfährt. Vielleicht könnten die frühzeitig differenzierten Männchen auf erhalten gebliebene ♂-Eier zurückgeführt werden.

Die Versuche, die Resultate meiner Froschkulturen einheitlich zu erklären, werden durch die nötig werdende Häufung von Hypothesen für die meisten Leser etwas Unbefriedigendes haben. Auch ich bin der Ansicht, dass es dringend erwünscht ist, eine einfachere Erklärung zu finden. Wichtige Untersuchungen meines Kollegen Goldschmidts, über die ich hier nicht berichten kann, weil sie noch nicht veröffentlicht sind, scheinen mir eine derartige Erklärung anzubahnen. Da sie demnächst erscheinen, kann ich hier auf sie verweisen. Ich werde übrigens auf die Fragen, welche sich an die indifferenten Kulturen anschließen, noch einmal zurückkommen, wenn ich ähnliche Kulturen der Botaniker bespreche.

Was aber aus den Untersuchungen über Amphibien jetzt schon hervorgeht, kommt auf dasselbe hinaus, was auch die Untersuchungen über zyklisch sich fortpflanzende wirbellose Tiere ergeben haben. Der Geschlechtsbestimmung liegt zwar im großen und ganzen eine Norm zugrunde, welche sich in dem Verhältnis 50 : 50 ausdrückt, wie es bei mendelistischer Vererbung durch die Kreuzung homozygoter und heterozygoter Individuen bedingt wird. Diese Norm wird aber sicherlich in vielen, vielleicht sogar in den meisten Fällen nicht exakt aufrecht erhalten, weil es Einflüsse der verschiedensten Art gibt, welche modifizierend auf sie einwirken und Abweichungen von der mittleren Gleichgewichtslage beider Geschlechter, sei es nach der männlichen, sei es nach der weiblichen Seite bedingen.

Die Geschlechtsnorm wird, so müssen wir auf Grund der Chromosomenforschungen annehmen, durch die Konstitution der Kerne der Geschlechtszellen bestimmt. Es scheint, als ob in manchen Fällen abändernde Einflüsse schon vom Kernapparat ausgehen können. Denn die Art, in welcher dieselben Eier auf verschiedene Spermatozoen und umgekehrt dieselben Spermatozoen auf verschiedene Eier reagieren, lässt sich nur so erklären, dass die sexuelle Abstimmung der Geschlechtskerne eine verschiedene ist. In den meisten Fällen werden aber wohl die abändernden Einflüsse durch das Protoplasma vermittelt werden, oder wenigstens unter Mitwirkung desselben zustande kommen vermöge einer Wechselwirkung beider Zellbestandteile. Es handelt sich hier um trophische Einflüsse, über deren Natur wir wenig wissen. In dieser Hinsicht nenne ich die Veränderung, welche der Geschlechtsapparat der Krabben durch parasitische Kastration erfährt. Während hier die Rückbildung des Hodens zur Ausbildung von Eiern führt, wird beim Wurm *Ophryotrocha puerilis* durch Entfernung des hinteren Endes vermöge der durch dieselbe ausgelösten Regenerationsvorgänge das Umgekehrte bewirkt. Es schwinden die Eier und es werden Spermatozoen erzeugt. Zweifellos sind es ebenfalls trophische Einflüsse, welche bei parthenogenetisch sich fortpflanzenden Tieren die Rückkehr zur Sexualität und dadurch zur Bildung von Männchen veranlassen. Durch fortwährende parthenogenetische Fortpflanzung erfährt die gesamte Konstitution der Tiere eine Veränderung, welche von Generation zu Generation anwächst und auch in der Beschaffenheit der Eier zum Ausdruck kommt. Papanikolau hat auf meine Veranlassung hin diese Veränderungen nach den verschiedensten Richtungen bei Daphniden untersucht und eine von Generation zu Generation immer mehr sich aussprechende Abnahme der Wachstumsenergie, Abnahme der Größe der Eier, Zunahme der Größe der somatischen Zellen, feststellen können. v. Scharfenberg und er haben dann ähnliche Veränderungen innerhalb einer und derselben Generation bei den später erfolgenden Eiablagen, also mit zunehmendem Alter des Weibchens nachgewiesen. Bei *Moina rectirostris* erhalten die an den Eiern sich abspielenden Veränderungen einen sichtbaren Ausdruck, indem die anfangs violetten Eier allmählich sich blau und schließlich schmutzigblau verfärben. In gleicher Weise werden auch die überreifen Eier der Amphibien infolge der Überreife eine Veränderung erfahren, welche auf die Konstitution des Kerns Einfluss gewinnt.

Um die zur Veränderung der Sexualität führenden konstitutionellen Veränderungen zu erklären, hat Woltereck ein kompliziertes Hypothesengebäude aufgerichtet, in welchem er von Fermenten spricht, welche die Bildung des einen Geschlechts begünstigen, die des anderen Geschlechts benachteiligen sollen (Antifermente).

Der Bildung derselben sollen Profermente vorausgehen, welche selbst noch nicht fähig sind, Veränderungen in der Sexualität hervorzurufen. Mir will es scheinen, dass mit der Woltereck'schen Hypothese nicht viel gewonnen wird, da sie wohl schwerlich geprüft werden können, auch wohl kaum der Ausgangspunkt neuer Untersuchungen werden können.

Da sich bei Amphibien eine ähnliche Veränderlichkeit des Sexualitätsverhältnisses wie bei Daphniden und Aphiden ergeben hatte, da ferner bei diesen sich zyklisch fortpflanzenden Tieren ein Einfluss der äußeren Existenzbedingungen außer Zweifel gestellt worden war, lag die Frage nahe, ob auch bei Amphibien äußere Einflüsse Bedeutung für die Geschlechtsbestimmung gewinnen können. Ich habe früher schon diese Frage erwogen (1905) und seinerzeit sehr unvollkommene und daher auch wenig beweiskräftige Untersuchungen über den Einfluss von Kälte mitgeteilt; damals kam ich zu dem Resultat, dass Kälte die Bildung von Männchen begünstigt. Ich habe im Sommer 1910 diese Versuche wieder aufgenommen und auf Grund der inzwischen gemachten Erfahrungen in der Kultur der Frösche viel größere Sicherheit der Resultate erzielt. Ich kultivierte die eine Hälfte des befruchteten Eimaterials eines und desselben Pärchens bei 30° C., die andere Hälfte bei 15°. Die bei 30° gezüchteten Larven entwickelten sich ganz ausgezeichnet mit einer minimalen Sterblichkeit. Am 26. Mai war die Befruchtung vorgenommen worden. Am 20. Juni begann die Metamorphose und war am 29. Juni beendet. Alle Eier zeigten somit eine sehr gleichmäßige Entwicklung. Anders verhielt sich das Kältematerial. Es stellte sich heraus, dass die Temperatur zu niedrig gewählt war, um eine gleichförmige Entwicklung zu ermöglichen. Ungefähr hundert Eier schlüpften nicht aus. Einige wenige Eier lieferten Larven mit merkwürdigen Bildungshemmungen: Mangel der Augen, seltener auch völligem Mangel des Herzens. Gleich von Anfang herrschte trotz sorgfältigster Pflege große Sterblichkeit. Da auch die am Leben gebliebenen Tiere zum Teil anfangen zu verkümmern, sah ich mich genötigt, die Temperatur auf 16—18° heraufzusetzen. Trotzdem erhielt ich die ersten spärlichen Metamorphosen erst im Oktober; die letzten Tiere metamorphosierten sogar erst im März 1911, zu welcher Zeit auch die letzten noch zweibeinigen Larven abstarben. Die Kultur hat einiges Interess für die Selektionslehre, indem sie lehrt, wie in einem Material, welches unter normalen Kulturbedingungen einen durchaus einheitlichen Charakter besitzt, unter abnormen Bedingungen ganz außerordentliche Verschiedenheiten auftreten.

Über die Geschlechtsverhältnisse kann ich noch keine ausführlichere Darstellung geben, weil meine Untersuchungen noch nicht vollkommen abgeschlossen sind. Doch kann ich es jetzt schon als das Resultat der Kultur bezeichnen, dass die Geschlechtsorgane

durch Temperaturveränderungen hochgradig beeinflusst werden und zwar in zweierlei Weise. 1. Die Ausbildung der Geschlechtsorgane erfährt durch Erniedrigung der Temperatur eine erhebliche Verlangsamung. Während in der Wärmekultur die Unterschiede männlicher und weiblicher Gonaden schon vor der Metamorphose durchgängig scharf ausgeprägt waren, stieß die Unterscheidung bei den Individuen der Kältekultur auch nach Ablauf der Metamorphose auf Schwierigkeiten. 2. Die Kältekultur zeichnete sich durch ein starkes Überwiegen der Männchen aus. Die Zählung ergab 260 ♂ auf 85 ♀, während in der Wärmekultur das Verhältnis 344 ♂ auf 319 ♀ betrug¹¹⁾. Die große Sterblichkeit der Kältekultur auf frühen Stadien, auf denen die Bestimmung des Geschlechts noch nicht möglich war, lässt freilich auch hier wieder den Einwurf zu, dass die geringe Zahl der weiblichen Tiere durch ein stärkeres Absterben der Weibchen bedingt worden sei. Dem widersprechen jedoch die Befunde, welche durch genauere Untersuchung der Geschlechtsdrüsen gewonnen wurden. Letztere zeigten in außergewöhnlicher Häufigkeit die Übergänge von Ovarien zu Hoden. Die betreffenden Stadien fielen mir durch ihre starke Pigmentierung auf, die ihren Sitz nicht im peritonealen Überzug hatte, sondern das ganze Grundgewebe des Organs durchsetzte. Dieselbe Pigmentierung fand ich dann auch in einem Teil der Hoden wieder, was mich zu der Vermutung führte, dass die Umwandlung der Ovarialanlage zu Hoden mit starker Pigmententwicklung einhergeht. Die histologische Untersuchung der pigmentierten Geschlechtsdrüsen lieferte weitere Beweise. Auf Schnitten konnte man erkennen, dass die epitheliale Auskleidung der für die Ovarialanlage so charakteristischen Hohlräume (Genitalstränge) in starker Wucherung begriffen war und die Hohlräume mehr und mehr, bei den typischen Hoden sogar vollständig ausfüllte. Schon Kuschakewitsch hat, indem er eine ganz in Vergessenheit geratene Angabe Wittich's wieder zu Ehren brachte, gezeigt, dass die starke Wucherung des die Genitalstränge darstellenden Zellenmaterials ein charakteristisches Merkmal für die Hodenentwicklung sei. Kuschakewitsch gibt ferner an, dass aus den in Wucherung geratenen Genitalsträngen auch die männlichen Geschlechtszellen hervorgehen. Bei meinem Material war letzteres nicht der Fall. Nach meinen Untersuchungen entstehen die männlichen Geschlechtszellen nach Analogie mit den weiblichen

11) Beim Öffnen des Weibchens hatte sich herausgestellt, dass der rechte Uterus zum größten Teil entleert, der linke dagegen prall gefüllt war. Ich kultivierte den Inhalt beider Uteri getrennt, um zu prüfen, ob zwischen den Eiern der linken und rechten Seite Unterschiede im Sexualverhältnis nachweisbar seien. Aus dem linken Uterus erhielt ich 272 ♂ : 263 ♀, aus dem rechten 72 ♂ : 56 ♀. Es stellte sich somit ein geringer Unterschied heraus, der aber sicher keine prinzipielle Bedeutung hat.

aus den oberflächlichen Schichten der Geschlechtsdrüse; erst sekundär durchwachsen sich beide Gewebsformen, Hodengewebe und Gewebe der Genitalstränge.

Die mitgeteilten Untersuchungen sprechen dafür, dass die relativ große Zahl männlicher Tiere zum Teil dadurch verursacht ist, dass Individuen, welche unter normalen Verhältnissen sich zu Weibchen entwickelt haben würden, unter dem Einfluss der Kältewirkung zu Männchen geworden sind. Es handelt sich somit um eine metagame durch Kälte vermittelte Geschlechtsbestimmung.

Die Batrachier sind in früheren Zeiten sehr häufig als Untersuchungsobjekte benutzt worden, um den Einfluss äußerer Faktoren auf die Geschlechtsbestimmung zu studieren. Ich erinnere hier nur an die Untersuchungen Pflüger's, Born's, Cuénot's u. a. (vgl. hierüber die vortreffliche Zusammenstellung Cuénot's). Benutzt wurde Verschiedenartigkeit der Ernährung wie Hunger und reichliche Fütterung, vegetabilische und animale Kost. Indessen alle Angaben, dass eine Geschlechtsbestimmung möglich sei, haben sich nicht bewahrheitet, so dass in der Neuzeit das Untersuchungsobjekt fast ganz in Vergessenheit geraten ist. Während des letzten Jahrzehnts hat sich, soweit ich die Literatur über den Gegenstand kenne, nur Fräulein Helen King mit der Einwirkung äußerer Faktoren beschäftigt. Ihre Experimente sind jedoch weder mit den meinen noch mit den Experimenten der oben genannten Autoren vergleichbar. Während diese den Einfluss der äußeren Faktoren nach der Befruchtung einsetzen ließen (metagame Bewirkung), hat sich Helen King die Frage vorgelegt, ob das Geschlechtsverhältnis durch äußere Einflüsse, welche während der Befruchtung ausgeübt werden, abgeändert werden könne (syngame Bewirkung). Als Objekt der Untersuchung benutzte sie die nordamerikanische Kröte, *Bufo lentiginosus*. Fräulein King hat dabei auch Temperatureinflüsse verwandt; sie ist geneigt, denselben als solchen keine Bedeutung beizumessen. Abweichungen von der Norm, welche in einer ziemlich unregelmäßigen Weise durch Befruchtungen bei hoher und niederer Temperatur erzielt wurden, bei hoher zugunsten des weiblichen Geschlechts, bei niederer zugunsten des männlichen, sollen auf einen indirekten Einfluss zurückzuführen sein; es sei z. B. möglich, dass durch hohe Temperatur die Männchen erzeugenden, durch niedere die Weibchen erzeugenden Spermatozoen geschädigt würden. Größere Bedeutung misst Helen King ihren Versuchen mit Chemikalien bei. Sie befruchtete Eier in schwach säurehaltigem und schwach alkalischem Wasser. Bei Anwendung von Säuren (0,0025—0,01 % Essigsäure, 0,01 % Salzsäure) und einer Einwirkungsdauer von 30 Minuten ergab sich eine erhebliche Zunahme der Männchen. Wenn ich die Resultate von sechs verschiedenen Versuchen addiere, so rechne ich ein Sexualitätsverhältnis 249 ♂ : 144 ♀ aus. Die Ex-

perimente mit alkalischen Lösungen ergaben keine erheblichen Abweichungen von der Sexualitätsnorm; desgleichen wurden die Resultate nicht verändert, wenn man die chemischen Einwirkungen bei verschiedenen Temperaturen (11°, 20°, 28°C.) ablaufen ließ. Bei allen Versuchen herrschte ein hohes Maß von Sterblichkeit, so dass auch bei der Beurteilung der Säurekulturen zunächst noch Vorsicht geboten ist. Die Verfasserin glaubt nun, dass es nicht die Säurewirkung als solche ist, welche das normale Sexualitätsverhältnis verändert, sondern die durch sie bedingte reichere Flüssigkeitsaufnahme der zur Besamung benutzten Eier. Da der Effekt der Säurekulturen ein ähnlicher war wie bei meinen Überreifeexperimenten, sucht sie auch diese dadurch zu erklären, dass die Eier beim Verweilen im Uterus Flüssigkeit aufgenommen hätten und dadurch wasserreicher geworden wären. Sie findet eine Stütze für diese Deutung in dem entgegengesetzten Verhalten von Eiern, welche zur Zeit der Befruchtung im Vergleich zu normalen Zuständen flüssigkeitsärmer geworden waren. Herabsetzung des Wassergehalts der Eier erzielte Helen King, indem sie einerseits die Kröten zwang, ihre Eier außerhalb des Wassers abzulegen, andererseits, indem sie künstliche Befruchtung außerhalb des Wassers oder unter Benutzung hypertonischer Lösungen (2,5% Salz- und 2,5% Zuckerlösung bei einer Einwirkungsdauer von 10 Minuten) durchführte. Bei Trockenbefruchtung war das Sexualitätsverhältnis 66 ♂ : 121 ♀, bei Befruchtung in hypertonischen Lösungen war es sogar 64 ♂ : 157 ♀; es war der Prozentsatz der Weibchen somit ein unverhältnismäßig hoher. Freilich ist auch bei diesen Versuchen zu beachten, dass die Sterblichkeit der Kulturen eine sehr große war und dass außerdem sehr viele Eier sich überhaupt nicht entwickelten oder wenigstens keinen Embryo lieferten. Immerhin sind die besprochenen Resultate sehr beachtenswert, besonders mit Rücksicht auf die Gegensätzlichkeit der beiden Versuchsreihen, dass bei den Experimenten mit Säuren die Zahl der Männchen, bei den Experimenten mit hypertonischen Lösungen die Zahl der Weibchen eine Steigerung erfahren hatte und zwar nicht nur, wenn man für alle Experimente einer Serie, wie ich es oben getan habe, das Mittel zieht, sondern in jedem einzelnen Experiment. Hieraus scheint mir Helen King mit Recht zu schließen, dass die Abweichungen, vom normalen Sexualitätsverhältnis nicht durch gesteigerte Sterblichkeit des einen oder anderen Geschlechts, sondern durch experimentell verursachte Veränderungen in der Beschaffenheit der Eizellen bedingt sind. Was nun diese Veränderungen anlangt, so liegt in den vorliegenden Fällen, wie bei meinen Überreifeexperimenten, die Annahme nahe, dass der Ablauf der Reifeteilungen eine Modifikation erfahren hat, welche das Sexualitätsverhältnis beeinflusste.

V. Über Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen.

Im Anschluss an die beim Tierreich gemachten Befunde mögen noch einige Worte über die entsprechenden Untersuchungen der Botaniker Platz finden. Ich werde mich hierbei kurz fassen, einmal weil die einschlägige Literatur mir schwieriger zugänglich ist, zweitens weil Strasburger in mehreren Veröffentlichungen eine kritische Darstellung der botanischen Arbeiten gegeben hat, in welche er viele eigene Untersuchungen eingeflochten hat. Mir liegt es nur daran zu zeigen, dass sich zwischen Tierreich und Pflanzenreich zahlreiche Vergleichspunkte ergeben.

Bei den Pflanzen spielt der haploide Zustand der Kerne eine viel bedeutsamere Rolle als bei den Tieren, indem er nicht auf die heranreifenden Geschlechtszellen beschränkt ist, sondern einer ganzen Zellgeneration zukommt, nämlich derjenigen, welche mit der Bildung der Geschlechtszellen ihren Abschluss findet. Diese haploide Zellgeneration ist der Gametophyt; sie steht im Generationswechsel mit einer diploiden Zellgeneration, dem Sporophyt. Aus den befruchteten Eiern des Gametophyten — die auch hier vorkommenden Fälle von Parthenogenese lasse ich unberücksichtigt — entsteht der Sporophyt. Dieser erzeugt einzellige Sporen, aus denen ohne Befruchtung der haploide Gametophyt hervorkeimt. Der Übergang des diploiden Zustands in den haploiden wird überall durch zwei den Reifeteilungen der Tiere vergleichbare Teilungen herbeigeführt, indem die Sporen aus zweimaliger Teilung einer Sporenmutterzelle hervorgehen.

Am klarsten liegen die Verhältnisse bei den Farnen. Der Farnwedel ist der Sporophyt; er erzeugt auf seiner Unterseite Sporangien, in ihnen Sporenmutterzellen, von denen eine jede 4 Sporen liefert. Aus Keimung der Sporen entsteht der Gametophyt, das Prothallium, welches in Antheridien die Spermatozoide, in Archegonien die Eizellen (jedesmal eine) zur Entwicklung bringt. Je nach den einzelnen Arten sind die Prothallien hermaphrodit (monözisch) oder getrenntgeschlechtlich (diözisch), so dass man männliche und weibliche Prothallien unterscheiden kann. Denselben Entwicklungsgang besitzen sämtliche Pteridophyten, außer den Farnen noch die Equisetaceen und Lycopodiaceen.

Bei den Phanerogamen ist der Gametophyt rudimentär geworden und hat seine Selbständigkeit verloren. Die phanerogame Pflanze mit ihren Blüten ist der Sporophyt; sie erzeugt an ihren weiblichen Blättern (Fruchtblättern oder Makrosporophyllen) die Makrosporen (Embryosack), in denen dauernd der weibliche dem Prothallium entsprechende Gametophyt, das Endosperm mit der Eizelle eingeschlossen liegt. In analoger Weise entstehen an den männlichen Blättern (Staubblättern oder Mikrosporophyllen) die Mikro-

sporen oder Pollenkörner, welche bei ihrer Keimung das männliche Prothallium, den die Samenzellen enthaltenden Pollenschlauch liefern.

Im Gegensatz zu den Phanerogamen ist bei den Moosen der Sporophyt rudimentär und zu einer unansehnlichen Zellmasse geworden, welche in dem Gametophyt, der eigentlichen Moospflanze, eingeschlossen liegt. Dies geschieht dadurch, dass die Eizelle noch innerhalb des Archegoniums befruchtet wird und sich zum diploiden Sporophyten entwickelt. Dieser, als Sporogon oder Mooskapsel bezeichnet, erzeugt in seinem Innern die Sporenmutterzellen, von denen eine jede sich unter Reduktion der Chromosomenzahl in 4 Sporen teilt. Die keimenden Sporen liefern wieder die Moospflanzen.

Vergleichen wir nun die zur geschlechtlichen Differenzierung führenden Vorgänge bei den Pflanzen mit den besprochenen Vorgängen im Tierreich, so liegen, soweit ich die Literatur kenne, in der Botanik keine Nachweise von Heterochromosomen vor. Wohl aber ist durch experimentelle Untersuchungen für bestimmte Fälle erwiesen, dass auch bei den Pflanzen die geschlechtliche Differenzierung mit der Reduktionsteilung verbunden sein kann. Das Gesagte gilt für die diözischen Moose. Blakeslee stellte fest, dass bei *Marchantia polymorpha* aus denselben Sporangien Sporen hervorgehen, welche zum Teil männliche, zum anderen Teil weibliche Gametophyten liefern. Für *Sphaerocarpos terrestris* und *californicus* wies Strasburger nach, dass von den 4 Sporen, welche bei den Reifeteilungen aus einer Sporenmutterzelle hervorgehen, jedesmal 2 männlichen, 2 weiblichen Geschlechts sind, ähnlich wie aus einer Spermatocyte 1. Ordnung 2 x-Spermatozoen und 2 y-Spermatozoen hervorgehen.

Eine weitere Bestätigung des Satzes, dass die Geschlechtsdifferenzierung bei vielen Moosen mit der Reduktionsteilung und der dadurch bedingten Umwandlung des diploiden Kerns in den haploiden in vielen Fällen zusammenhängt, ergeben die experimentellen Untersuchungen von Élie und Émil Marchal über das Laubmoos *Bryum caespitium*. Dasselbe ist unter normalen Verhältnissen getrenntgeschlechtlich. Man kann aber eine hermaphrodite Pflanze erzielen, wenn man aus dem Zellmaterial des Sporophyten direkt auf vegetativem Wege, unter Ausschaltung der Sporen, ein Moospflänzchen züchtet. Dieses ist ein Gametophyt, welcher nicht aus Sporen hervorgegangen ist, daher auch keine Reduktion der Chromosomen erfahren hat und diploid geblieben ist. Während also die haploiden Sporen getrenntgeschlechtliche Pflanzen erzeugen, liefert diploid gebliebenes Zellmaterial einen Hermaphroditen.

Es ist nun aber keineswegs notwendig, dass die geschlechtliche Differenzierung bei den Pflanzen mit dem Übergang des diploiden Zustands in den haploiden ursächlich verknüpft ist; vielmehr kann

dieselbe, wenn wir vom Zeitpunkt der Sporenbildung ausgehen, in manchen Fällen früher, in anderen Fällen später eintreten. Verspätete Differenzierung des Geschlechts liegt vor, wenn die aus Sporen hervorgegangenen Gametophyten hermaphrodit sind. Dies findet sich bei vielen anderen Moosen und zahlreichen Prothallien der Farne. In derartigen Fällen ist es schon geglückt, durch äußere Einwirkungen das Geschlecht zu bestimmen. Infolge ungünstiger Ernährung, wie sie durch dichte Aussaat oder stickstofffreie Nahrung erzielt wird, bilden nach Prandtl die Prothallien von *Osmunda regalis* und *Ceratopteris thalictroides* nur männliche Organe (Antheridien); verbessert man die Nährverhältnisse, so können noch nachträglich die weiblichen Archegonien erzeugt werden, es können sich sogar rein weibliche Pflanzen bilden. Ähnliches gilt für die Prothallien von anderen Farnen und von Equiseten (Klebs, Schacht, Milde, Duval Jone, Bauke, Buchtien, Noll).

Rückverlegung der Geschlechtsdifferenzierung auf frühere Stadien ist charakteristisch für die heterosporen Farren. Bei diesen entstehen, wenn auch am gleichen Blatt, dem Sporophyll, Sporangien, welche nur Makrosporen, und andere, welche nur Mikrosporen erzeugen. Ähnlich den Aphiden ist hier somit über das Geschlecht schon vor der Reifeteilung entschieden. Ebenso liegen die Verhältnisse bei den monözischen Phanerogamen, nur dass hier die Geschlechtsdifferenzierung abermals einen Schritt zurück gerückt ist, indem schon die Sporophylle geschlechtlich unterschieden sind in die Staubblätter und Fruchtblätter. Das Ende dieser durch frühzeitigere sexuelle Differenzierung ausgezeichneten Reihe bilden die diözischen Pflanzen, bei denen ein Teil der Sporophyten männlich, ein anderer Teil weiblich geworden ist.

Wir haben somit folgende Sexualitätszustände bei den Pflanzen:

1. Durch die Befruchtung wird die Anlage für eine getrenntgeschlechtliche diözische Pflanze festgelegt; die Getrenntgeschlechtlichkeit beherrscht das ganze Pflanzenleben, den Sporophyten und den rudimentären Gametophyten.

2. Durch die Befruchtung wird ein hermaphroditischer Organismus gebildet, dessen sexuelle Tendenzen auseinandergehen:

- a) bei der Bildung der Sporophylle, welche männlich oder weiblich, Staubfäden oder Fruchtblätter sind, meist in einer Blüte vereint (Hermaphroditismus im engeren Sinne), öfters aber auch getrennt auf verschiedene Blüten (Monözie),
- b) innerhalb der Sporophylle, indem ein jedes sowohl männliche wie weibliche Sporangien erzeugt,
- c) bei der Reifung der Sporen, indem die Sporenmutterzellen sich in 2 männliche und 2 weibliche Sporen teilen,
- d) innerhalb des Gametophyten, indem die Prothallien noch hermaphrodit sind.

Wir haben somit eine viel größere Mannigfaltigkeit in der Abstufung der sexuellen Differenzierung vor uns, als es bei den Tieren der Fall ist¹²⁾, eine Mannigfaltigkeit, welche noch durch das Vorkommen andromonözischer und androdiözischer, gynomonözischer und gynodiözischer Pflanzen gesteigert wird. Bei den ersten beiden Arten erfährt die männliche Tendenz hermaphroditer Formen eine Verstärkung, indem neben hermaphroditen Blüten rein männliche vorkommen; dieselben können mit den hermaphroditen Blüten auf derselben Pflanze sitzen (andromonözisch) oder sie sind auf besondere Pflanzen verteilt (androdiözisch), so dass neben rein männlichen noch hermaphrodite Pflanzen existieren. In entsprechender Weise kann die weibliche Tendenz durch gynomonözische und gynodiözische Formen verstärkt sein. Es ergeben sich daher bei den Pflanzen manche Möglichkeiten experimenteller Untersuchungen, wie sie bei Tieren nicht gegeben sind, auf die ich daher hier eingehe, weil sie die Erfahrungen an Tieren in interessanter Weise ergänzen.

Eine derartige, die Erfahrungen an Tieren ergänzende Erweiterung unserer Kenntnisse ist die durch Blakeslee, Strasburger und E. u. E. Maréchal experimentell erwiesene Heterosporie der Sporoblasten diözischer Moose, von der schon oben die Rede war; dieselbe hat auf den ersten Blick große Ähnlichkeit mit der durch mikroskopische Befunde festgestellten Heterogametie der Samenzellen der Insekten, ist ihr aber gleichwohl nicht vergleichbar. Denn bei den Moosen führt die differenzierende Teilung zur Unterscheidung von männlichen und weiblichen Pflanzen; sie entspricht in dieser Hinsicht den Geschlechtsteilungen der Vorticellen. Die Geschlechtszellen selbst, die Eier und Samenzellen, sind untereinander gleich. Anders bei den Tieren, bei denen sich die zur Bildung von Männchen und Weibchen führende Differenzierung zwischen Geschlechtszellen desselben Geschlechts abspielt, bei denen es Männchen und Weibchen erzeugende Spermatozoen, vielleicht auch Männchen und Weibchen erzeugende Eier gibt. Die Ähnlichkeit der beiderlei Befunde erscheint somit auf den ersten Blick größer als es tatsächlich der Fall ist. Gleichwohl glaube ich nicht, dass es sich nur um oberflächliche Analogien handelt, sondern dass man Ursache hat, einen

12) Es gibt ja auch im Tierreich Abstufungen der Sexualität. Es können in einer und derselben Drüse (Zwitterdrüse) männliche und weibliche Geschlechtszellen erzeugt werden, es können dieselben aber auch auf verschiedene Drüsen, oder sogar verschiedene Körpersegmente verteilt sein. Etwas der Androdiözie und Gynodiözie Vergleichbares ergeben manche Fische, bei denen in wechselndem Prozentsatz neben hermaphroditen Tieren Männchen und Weibchen gebildet werden (Arten der Gattung *Serranus*) oder nur Männchen (manche Cirripeden). Leider sind diese Formen für experimentelle Untersuchungen nicht geeignet. Auch könnten die Versuche nur am Meer ausgeführt werden, da alle betreffenden Formen Meeresbewohner sind.

genetischen Zusammenhang anzunehmen zwischen der Reduktionsteilung, welche zur Differenzierung männlicher und weiblicher Sporen führt (Moose) und der Reduktionsteilung, welche Männchen und Weibchen erzeugende Spermatozoen resp. Eier sondert. Wie man sich diesen Zusammenhang vorstellen kann, lehren uns die heterosporen Farren, bei denen ein Unterschied zwischen Makrosporen und Mikrosporen eingetreten ist. Hier vollziehen sich die Reduktionsteilungen zwischen Zellen, bei denen über das unmittelbar aus ihnen hervorgehende Geschlecht schon entschieden ist. Sollte die Reduktionsteilung ihren geschlechtlich differenzierenden Charakter dann weiterhin beibehalten, so würde der Effekt sich nicht auf den Gametophyten beschränken, sondern auch an den von ihm erzeugten Geschlechtszellen und an dem von ihm abstammenden Sporophyten zum Austrag kommen. Denn es würden zweierlei Mikrosporen (eventuell auch zweierlei Makrosporen) gebildet werden und demgemäß auch zweierlei männliche (eventuell auch zweierlei weibliche) Gametophyten. Die einen männlichen Gametophyten würden Weibchen erzeugende, die anderen Männchen erzeugende Samenzellen liefern. (Das Gleiche könnte aber auch für die weiblichen Gametophyten eintreten.) Solche Verhältnisse finden wir wahrscheinlich nur bei diözischen Pflanzen vor, welche daher auch allein mit den Verhältnissen bei Tieren eine genauere Vergleichung gestatten. Wollen wir botanische Ergebnisse benutzen, um das Sexualitätsproblem vielzelliger Tiere aufzuklären, so kommen für uns nur die Forschungen, welche sich mit diözischen Pflanzen befassen, in Betracht.

Indem ich mich zur Besprechung derselben wende, beginne ich mit der von Strasburger ausführlich erörterten Erscheinung, dass die weibliche Blüte von *Melandryum album* und *M. dioica* durch den Pilz *Ustilago violacea* umgestaltet wird. Durch die Wucherung des genannten Pilzes wird es herbeigeführt, dass die Karpelle, die weiblichen Organe, rückgebildet werden, während die normalerweise nur als minimale Knöpfchen angelegten Staubfäden zu vollkommener Entwicklung gelangen und sogar anfangen, die Anlagen des Gametophyten zu bilden. Nur kommt der Prozess im besten Falle bis zur Bildung der Pollenmutterzellen, da ihre weitere Entwicklung durch den eindringenden und die Anlagen vernichtenden Pilz verhindert wird. Strasburger hat versucht, durch künstliche Beeinflussung eine ähnliche Umstimmung des Geschlechts herbeizuführen, wie es dem Pilz gelingt. Diese Versuche scheiterten, wie die vielen anderen Versuche, welche darauf ausgingen, einen geschlechtsbestimmenden Einfluss auf die diploide Generation der Pflanze den Sporophyten auszuüben. Offenbar gelingt es dem Parasiten, intensivere Umgestaltungen der innerhalb der Pflanze gegebenen Ernährungsbedingungen herbeizuführen, als es dem Experimentator möglich ist.

Eine Geschlechtsumstimmung ganz ähnlicher Art, wie sie bei *Melandryum* durch den Pilz *Ustilago* verursacht wird, kommt auch bei Tieren vor. Ich erinnere daran, dass künstlich kastrierte weibliche Ophryotrochen männliche Geschlechtsorgane regenerieren, dass sogar ohne äußere Bewirkung manche Froschlarven mit schwacher Ovarialanlage diese rückbilden und dafür einen männlichen Geschlechtsapparat entwickeln. Die größte Ähnlichkeit besteht aber, worauf schon Giard hingewiesen hat, mit der früher schon besprochenen parasitischen Kastration der Krabben durch *Sacculina*, nur dass zwischen beiden Fällen Reziprozität besteht; während bei *Melandryum* das weibliche Geschlecht zugunsten des männlichen unterdrückt wird, ist bei den Krabben das Gegenteil der Fall; hier schwindet der Hoden und an seiner Stelle entwickeln sich Eier.

Schon früher bei Besprechung der Geschlechtsumstimmung bei Krabben habe ich auseinandergesetzt, dass man solche Umstimmungen verschieden erklären kann. Das damals Gesagte gilt auch für den vorliegenden Fall. Ich kann daher auf das früher Gesagte verweisen¹³⁾.

Strasburger hat ferner, im Anschluss an die Anschauungen Thury's, Versuche angestellt, das Geschlecht diözischer Pflanzen zu beeinflussen, indem er Überreife der Eier einleitete. Auch mit diesen Versuchen sowie mit Versuchen über den Reifezustand der Pollenkörner hat er keinen Erfolg gehabt. Dieses Misslingen ist zunächst auffällig, wenn man damit die von mir bei Fröschen erzielten Resultate vergleicht. Indessen die Bedingungen des Experimentierens sind in beiden Fällen verschiedene gewesen. Bei Fröschen treten die Reifeteilungen, wie wir gesehen haben, erst nach der Entleerung der Eier aus dem Uterus ein. Verspätete Befruchtung kann somit die Richtungskörperbildung beeinflussen. Bei den Pflanzen verläuft die Reifeteilung unabhängig von der Befruchtung und

13) Bei *Melandryum* kommt noch eine andere Art der Geschlechtsumstimmung vor, über welche Shull zahlreiche Züchtungsexperimente angestellt hat. Die *Melandryen* sind in der Regel getrenntgeschlechtlich. Gelegentlich kommt es aber vor, dass unter männlichen und weiblichen Pflanzen einzelne Hermaphroditen auftreten. Pflanzte man derartige Zwitter durch Selbstbefruchtung fort, so besteht die Nachkommenschaft aus Weibchen und Zwittern. Befruchtet man eine weibliche Pflanze mit dem Pollen eines Zwitters, so erhält man das gleiche Resultat. Befruchtet man die weiblichen Anlagen einer weiblichen Pflanze oder eines Zwitters mit dem Pollen einer rein männlichen Pflanze, so entstehen weibliche und männliche Pflanzen. Gelegentlich kommen Abweichungen von dieser Regel insofern vor, als unter den Zwittern einige wenige reine Männchen, oder unter den Männchen einige wenige Zwitter auftreten. Shull deutet daher die Zwitter als modifizierte Männchen, im Gegensatz zu Strasburger, welcher die Fähigkeit, männliche Geschlechtsorgane zu bilden, als eine latente Eigenschaft des weiblichen Geschlechts auffasst, welche gelegentlich, wie es die Erfahrungen über den Parasitismus von *Ustilago* lehren, zur Geltung gelangt. Diese Erklärung Strasburger's stimmt im Prinzip mit der von Smith gegebenen Deutung der Krabbenbefunde überein.

längere Zeit vor der Befruchtung; sie wird daher durch Überreife nicht beeinflusst. Man könnte in dem verschiedenen Verhalten gereifter und ungereifter Eier, wenn dasselbe sich weiterhin bestätigen sollte, einen abermaligen Beweis für die Ansicht erblicken, dass die Überreife geschlechtsbestimmend wirkt, indem sie auf die Richtungskörperbildung einen modifizierenden Einfluss ausübt, eine Frage, die auch durch Experimente an geeigneten Tieren entschieden werden könnte.

Unter allen das Sexualitätsproblem betreffenden botanischen Arbeiten haben in der Neuzeit am meisten Aufsehen erregt die besonders von Correns angestellten Versuche, durch methodische Kreuzungen geeigneter Pflanzen weitere Klarheit zu gewinnen. Es handelt sich hierbei um zwei Versuchsreihen.

1. Kreuzung hermaphroditer mit getrenntgeschlechtlichen Arten. Als Correns die Eier der getrenntgeschlechtlichen *Bryonia dioica* mit Samen der hermaphroditen (monözischen) *Br. alba* befruchtete, erhielt er nur Weibchen, jedoch mit der Besonderheit, dass bei einigen Pflanzen am Hauptspross zunächst einige männliche Blüten entstanden, die aber bald verdorrtten. Als er nun weiter Eier von *Br. alba* mit Samen von *Br. dioica* befruchtete, erhielt er 50% Männchen und 50% Weibchen. Das gleiche Resultat ergab sich, wie nicht anders zu erwarten war, wenn er *Br. dioica* ♀ mit *Br. dioica* ♂ befruchtete. Immerhin war zwischen Versuch 2 und 3 ein gewisser Unterschied vorhanden, indem die weiblichen Bastardpflanzen zum Teil wenigstens ähnlich wie manche weibliche Bastarde des Versuchs I zunächst einige verdorrnde männliche Blütenstände erzeugten.

Die mitgeteilten Ergebnisse sind viel kommentiert worden. Ich erwähne nur die Deutung, welche Correns selbst seinen Versuchen gegeben hat; er nimmt an, dass die Eizellen von *Br. dioica* ausschließlich weiblich determiniert seien, die Samenzellen zur Hälfte männlich, zur Hälfte weiblich, dass ferner Männlichkeit über Weiblichkeit dominiere. Diese Erklärung würde eine Analogie zu den Sexualverhältnissen der Wanzen und anderer Insekten liefern und das Sexualverhältnis von *Br. dioica* 50 ♂ : 50 ♀ erklären, sowie auch die Kreuzung *Br. alba* ♀ mit *Br. dioica* ♂, welche ja dasselbe Verhältnis ergibt. Schwierigkeiten entstehen nur, wenn man begründen will, warum *Br. dioica* ♀ und *Br. alba* ♂ ausschließlich Weibchen liefert. Correns erklärt dies durch die Annahme, dass Diözie über Monözie dominiert, die weibliche Potenz von *Br. dioica* ♀ daher die hermaphrodite Potenz von *Br. alba* nicht aufkommen lässt. Dass die Diözie indessen nicht vollkommen die Tendenz zur Monözie unterdrückt, offenbart sich darin, dass ein nicht unbeträchtlicher Teil der Bastardweibchen, mag bei ihrer Bildung das *Bryonia*-♂ oder ♀ beteiligt sein, einen schwachen männlichen Einschlag besitzt.

Mir will es nun scheinen, als ob sowohl die Annahme „Diözie“ dominiert über Monözie“ als auch die Annahme einer Tendenz zu Hermaphroditismus resp. Monözie an Unklarheiten leide. Ich wenigstens kann mir dabei nichts Rechtes vorstellen.

Nun sind wir inzwischen durch die schönen Untersuchungen von Boveri und Schleip über das Wesen des Hermaphroditismus bei Tieren unterrichtet. Ihnen zufolge wäre ein Hermaphrodit ein Weibchen, dessen Chromosomenbestand männlich modifiziert werden kann und zwar durch Rückbildung des zweiten x , vielleicht auch nur durch Abminderung seiner Potenz. Man könnte dann den verschiedenen Charakter des x dadurch ausdrücken, dass man es unterstreicht, da, wo es seine normale Potenz besitzt ($\underline{x}$), es dagegen einfach druckt, wenn es einen labilen Charakter hat. Fasst man alle übrigen Chromosomen als A zusammen, so würden die Formeln lauten:

1. für ein diözisches Weibchen $A + \underline{x} \quad A + \underline{x}$
2. für ein diözisches Männchen $A + \underline{x} \quad A + 0$
3. für die weibliche Blüte eines Monözisten $A + x \quad A + x$
4. für die männliche Blüte eines Monözisten $A + x \quad A + 0$
5. für die gesamte monözische Pflanze $A + x \quad A + x$.

Ferner müsste man nach Analogie der bei Aphiden und Nematoden beobachteten Verhältnisse annehmen, dass die männlichen Geschlechtszellen $A + 0$ monözischer Pflanzen zugrunde gehen. Auf die *Bryonia*-Experimente angewandt würden dann die Formeln lauten:

1. *Br. alba* ♀ + *Br. alba* ♂ = $A + x \quad A + x = \ddot{\sigma}$
2. *Br. dioica* ♀ + *Br. alba* ♂ = $A + \underline{x} \quad A + x = \text{♀}$
3. *Br. alba* ♀ + *Br. dioica* ♂ = $A + x \quad A + \underline{x} = \text{♀}$
 $\quad \quad \quad A + x \quad A + 0 = \text{♂}$
4. *Br. dioica* ♀ + *Br. dioica* ♂ = $A + \underline{x} \quad A + \underline{x} = \text{♀}$
 $\quad \quad \quad A + \underline{x} \quad A + 0 = \text{♂}$.

Dass bei den Weibchen der Kategorie 2 und 3 gelegentlich männliche Blüten auftreten, würde sich aus dem labilen Charakter des einen nicht unterstrichenen x erklären. (Schluss folgt.)

Studien über die Wipfelkrankheit der Nonne¹⁾.

Von Prof. K. Escherich und Prof. M. Miyajima (Tokio).

(Aus dem zoologischen Institut der Forstakademie Tharandt.)

(Selbstreferat. Mit 3 Figuren.)

Die Wipfelkrankheit der Nonnenraupe — so genannt, weil die davon befallenen Raupen vor ihrem Tode nach den Baumwipfeln zustreben, wo sie durch massenhafte Ansammlungen große, weithin

1) Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft, 9. Jahrg., 1911, p. 381—402. 6 Fig.

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. 65-111](#)