

Vorläufige Mitteilung über weitere Versuche zur Vererbung und Bestimmung des Geschlechts.

Von Richard Goldschmidt.

In zwei früheren Arbeiten¹⁾ hatte ich den merkwürdigen Gynandromorphismus beschrieben, der bei Kreuzung des europäischen und japanischen Schwammspinners (*Lymantria dispar*) auftritt und versucht, die Erscheinung im einzelnen zu analysieren und daraus Schlüsse auf das Geschlechtsproblem zu ziehen. Trotzdem die Hauptpunkte klar erschienen, waren noch manche Schwierigkeiten vorhanden, vor allem die, dass die gleiche Rassenkreuzung nicht immer dasselbe Resultat ergab, wenn Material verschiedenen Ursprungs verwendet wurde. Es konnte als feststehend betrachtet werden, dass das Hauptresultat, das Auftreten von Gynandromorphismus bei bestimmten Kreuzungen von Rassen, die in Reinzucht normale Sexualverhältnisse aufweisen, seine richtige Erklärung fand durch die Annahme einer quantitativ verschiedenartigen Beschaffenheit oder Potenz der männlichen Geschlechtsfaktoren. Verschiedene Dinge drängten nun die Vermutung auf, dass diese Potenz im Zusammenhang mit der geographischen Verbreitung variiere und so war es eine meiner Aufgaben gelegentlich eines Studienaufenthalts in Japan, die dortigen Lokalformen²⁾ in den verschiedenartigsten Kreuzungen untereinander und mit verschiedenartigen europäischen Rassen zu analysieren. Diese Versuche sind zwar noch nicht abgeschlossen; ihre Resultate sind aber jetzt schon so interessant und rücken die definitive Lösung des ganzen Problems in so greifbare Nähe, dass sich eine kurze vorläufige Mitteilung über einen Teil des bisher Erreichten wohl lohnt.

Zunächst ein Wort über die Terminologie. Ich bezeichnete bisher die sexuellen Abnormitäten, die bei Kreuzung jener Rassen erzielt wurden, als Gynandromorphe. Es erweist sich aber jetzt als nötig, diese Bezeichnung aufzugeben, da sie ziemlich allgemein in einem ganz anderen Sinn gebraucht wird, nämlich dem von Individuen, die ein körperliches Mosaik aus den beiden Geschlechtern darstellen. In einem solchen Gynandromorphen ist — siehe etwa Boveris' kürzliche Analyse der Eugster'schen Zwitterbienen³⁾ — ein gegebener Körperteil oder Zellgruppe entweder männlich oder

1) Goldschmidt, R. Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen I. Ztschr. induct. Abstammungsl. VII. 1912. — Goldschmidt und Poppelbaum, H. desgl. II. Ibid. 11, 1914.

2) Die Existenz solcher Lokalformen konnte ich feststellen. Das Problem der geographischen Rassen dieses Falters bildet seit Jahren den Gegenstand meiner Hauptstudien. Die Resultate sind aber noch nicht reif zur Veröffentlichung.

3) Boveri, Th. Über die Entstehung der Eugster'schen Zwitterbienen, Roux' Archiv 41, 1915.

weiblich. Das ist aber bei meinen Schmetterlingen nicht der Fall; sie stellen vielmehr eine quantitativ bestimmte Zwischenstufe zwischen den beiden Geschlechtern dar. Wenn wir etwa ein Weibchen als 0 und ein Männchen als 100 bezeichnen würden, so stellt ein bestimmtes meiner gezüchteten Tiere die Stufe 3 oder 21 oder 75 etc. dar; also nicht ein Gemisch beider Geschlechter, sondern einen bestimmten Punkt zwischen den beiden Extremen weiblich — männlich. Ich glaubte früher, in einigen Charakteren ein Mosaik sehen zu sollen, so in den Flügeln, die auf bestimmten Stufen scharf umgrenzte Teile weiblicher oder männlicher Färbung erkennen lassen. Ich weiß jetzt, dass dies nur eine Konsequenz aus der Physiologie der Flügelfärbung ist. (Eine Tatsache, die in der ausführlichen Arbeit der Ausgangspunkt wichtiger theoretischer Erörterungen sein wird.) So erscheint es mir notwendig, für die hier behandelte Erscheinung eine andere Bezeichnung einzuführen. Ich werde in Zukunft die sexuellen Zwischenstufen als *Intersexe* bezeichnen und von männlichen oder weiblichen Intersexen reden, je nachdem es sich um Männchen auf dem Weg zur Weiblichkeit oder Weibchen auf dem Weg zur Männlichkeit handelt⁴⁾; die Erscheinung selbst hieße dann *Intersexualität*.

Bevor ich über die neuen Versuche berichte, dürfte es gut sein, die verschiedenen mir bekannten Stufen der Intersexualität zu charakterisieren. Ich kenne nunmehr sämtliche Schritte, die von einem reinen Weibchen über die verschiedenartigen weiblichen Intersexe zu einem reinen Männchen führen; ferner die Stufen, die von einem Männchen über die männlichen Intersexe zum Weibchen führen, bis zu etwa $\frac{3}{4}$ des Wegs. Von beiden kann ich jetzt eine jede Stufe durch geeignete Bastardierung beliebig erzeugen. Weibliche Intersexualität beginnt mit einer ersten Stufe von Tieren mit mittelstarkgefiederten Antennen (das Männchen hat bekanntlich gefiederte Antennen), sonst ganz weiblichem Aussehen, vermindertem Eierschatz, aber voller Befruchtungsfähigkeit. In der nächsten Stufe erscheinen Flecke der braunen männlichen Färbung in steigender Ausdehnung auf den weißen weiblichen Flügeln. Die Instinkte sind noch rein weiblich, die Männchen werden angelockt und kopulieren. Die Gelege enthalten aber nur Afterwolle, keine Eier, obwohl der Leib damit angefüllt ist. Auf der nächsten Stufe sind ganze Abschnitte der Flügel männlich gefärbt mit weiblichen Keilen dazwischen, der Hinterleib wird schlanker, der Eierschatz geringer, die Instinkte sind nur noch schwach weiblich und die Männchen werden nur wenig angezogen. Eiablage findet nicht mehr statt.

4) Die Verschiedenheit dieser beiden Typen erfordert natürlich eine Erklärung, auf die hier nicht weiter eingegangen sei. Der Tatsache kommt eine spezielle entwicklungsphysiologische Bedeutung zu.

Dann breitet sich auf der nächsten Stufe das männliche Pigment über den ganzen Flügel, der Hinterleib wird fast männlich, enthält aber noch ein paar reife Eier, die Instinkte sind genau intermediär zwischen weiblichen und männlichen. Dann folgen schon sehr männchenähnliche Tiere, die aber noch an Instinkten und Abdomen die Weiblichkeit erkennen lassen und ihnen reihen sich die fast wie Männchen aussehenden „Weibchenmännchen“ an, bei denen dann, wie ich früher beschrieb, alle Übergänge vom Ovar zum Hoden gefunden werden. Den Schluss bilden Männchen, die noch in kleinen Charakteren (Flügelschnitt) ihre weibliche Herkunft erkennen lassen.

Die Reihe der männlichen Intersexe beginnt mit Männchen, die ein paar weibliche Mosaikflecken auf den Flügeln zeigen. Diese vergrößern sich, werden zu großen Keilen und verdrängen allmählich die männliche Färbung bis auf ein wenig Pigment auf den Adern. Entsprechend ändert sich natürlich das Abdomen, das in meinem extremsten Fall etwa $\frac{2}{3}$ des weiblichen Umfangs erreicht (NB. ohne Eier zu enthalten!), ferner die Instinkte, die entsprechend weiblich werden, der Kopulationsapparat (der auch bei den weiblichen Intersexen jede Stufe von rein weiblich zu rein männlich aufweist) und die Geschlechtsdrüse, die, wie beim normalen Weibchen, paarig wird und vereinzelte Ureier enthält.

Noch ein weiterer Punkt muss hier erwähnt werden, da die Unkenntnis darüber wahrscheinlich einige Irrtümer in meiner früheren Arbeit bedingte. Es ist mir jetzt bekannt — die Einzelheiten bedürfen noch der weiteren Ausarbeitung — dass es japanische Rassen gibt, die auch im weiblichen Geschlecht einen Pigmentfaktor für Flügelfärbung besitzen, dessen Wirkung durch Kreuzung erhöht wird. So können Weibchen mit dunkeln Flügeln entstehen, die Intersexe vortäuschen, ohne es zu sein, ein Fehler, den ich wahrscheinlich früher mehrfach beging. Kombiniert sich diese Erscheinung nun mit schwacher Intersexualität, so werden hochgradige Intersexe vorgetäuscht, die trotzdem fruchtbar sind. Die weitere Aufklärung dieser Punkte, zu der wahrscheinlich eine Mutation wesentlich beitragen wird, die in den Zuchten meines Assistenten Dr. Seiler erschien, wird in mehrfacher Hinsicht wichtig sein.

Und nun zu den Zuchtergebnissen, zunächst, soweit sie sich auf die weibliche Intersexualität beziehen. Es zeigte sich also, dass sowohl bei den europäischen wie bei den japanischen Formen Rassen existieren, denen eine ganz bestimmte, aber verschiedene Potenz der Geschlechtsfaktoren zukommt. Werden Formen gleicher oder ähnlicher Potenz bastardiert, so gibt es normale Nachkommenschaft. Werden Formen mit verschiedener Potenz der männlichen Faktoren gekreuzt, so entstehen, falls die Mutter der Rasse mit niedriger Potenz angehört, weibliche Intersexe, deren Stufe von der be-

treffenden Potenzdifferenz abhängt. Die mir bekannten europäischen Rassen haben nun alle niedere Potenz dieser Faktoren; bei den japanischen Rassen gibt es aber die verschiedensten Stufen von niederer bis zu sehr hoher Potenz. Wenn ich also irgendein europäisches Weibchen mit einem japanischen Männchen niederpotenzierter Rassen (das sind die Rassen K, Fu, M, H meiner Zuchten) kreuze, so entstehen nur normale Weibchen. Das gleiche trifft natürlich für die Kreuzung dieser Europäer oder Japaner inter se zu. Dagegen müssen nun alle Europäerweibchen und ebenso die der niederpotenzierten Japanerrassen gekreuzt mit Männchen der hochpotenzierten Japaner (nämlich G, O, H) weibliche Intersexe liefern, deren Stufe der Intersexualität von beiden zur Kreuzung benutzten Rassen abhängt. Im einzelnen sind die Resultate folgende:

1. Alle denkbaren Kreuzungen zwischen den „schwachen“ Europäern S und F und den schwachen Japanern K, Fu, M, H sowie innerhalb dieser Gruppen liefern in F_1 ausschließlich normale Weibchen.

2. Werden Männchen der mittelstarken Japanerrasse G zur Kreuzung verwandt, so liefern sie mit Weibchen der sehr schwachen Europäerrasse F hochgradige Intersexe, fast an die „Männchenweibchen“ heranreichend. Dieselben Männchen aber ergeben mit der etwas weniger schwachen Europäerform S mittelgradige weibliche Intersexe; sodann gekreuzt mit der wieder etwas weniger schwachen Japanerrasse H schwache Intersexualität und endlich mit der noch etwas weniger schwachen Japanerform Ku nur die erste Stufe weiblicher Intersexe. Es braucht wohl nicht hinzugefügt zu werden, dass die Intersexualität sämtliche Weibchen betrifft.

3. Eine etwas stärkere Japanerrasse als G würde bei den gleichen Kreuzungen mit den schwächsten Europäern nur „Männchenweibchen“, also höchste Intersexualität ergeben. Diese Kreuzung wurde schon früher veröffentlicht.

4. Wenn zu den Kreuzungen die Männchen der höchstpotenzierten Japanerrassen A und O (zwischen denen auch ein kleiner, hier vernachlässigter Unterschied besteht) verwandt werden, so sind in F_1 sämtliche Weibchen vollständig in Männchen verwandelt, wenn die Mutter einer der schwachen Europäerrassen F und S oder der schwächsten Japanerrasse H angehörte. (Über vereinzelte scheinbare Ausnahmen siehe unter 6c.)

5. Dies ist ein experimentum crucis für die Richtigkeit der gesamten theoretischen Erklärung: Die Japanerrasse K erwies sich als von niederer Potenz der männlichen Faktoren, da sie mit Europäern keine Intersexe erzeugt. Sie erwies sich ferner als doch wesentlich höher potenziert als jene Europäer, da sie mit der mittelstarken Japanerrasse G gerade etwas Intersexualität ergab, während jene Europäer bis zu hochgradigen Intersexen bei Kreuzung mit den

Männchen von G erzeugt. Nun liefern die gleichen Europäer mit den hochpotenzierten Japanern A und O nur Männchen. Dies ergibt eine Gleichung, aus der folgt, dass diese Japaner K mit den japanischen Männchen A und O mittelstarke bis starke Intersexe liefern müssen. Und das war ausnahmslos der Fall.

6. Diesen Ergebnissen sind noch ein paar Einzelheiten zuzufügen:

- a) Die Resultate sind durchaus typisch und kennen bisher keine Ausnahme. Sie sind ferner sichtlich unabhängig von äußeren Bedingungen, da sie in identischer Weise in meinen in Boston durchgeführten Zuchten wie in den von Dr. Seiler in Berlin geführten Duplikatkulturen auftraten.
- b) Das Maß der Intersexualität in einer Zucht ist einer typischen Variation um ein Mittel unterworfen, die regelmäßig und kontinuierlich ist. Wenn wir also etwa die Distanz von Weiblichkeit zu Männlichkeit in 100 Grade einteilen, so ergäbe eine Zucht eine symmetrische Variation um das Mittel von 20 oder 60 u. s. w. mit bestimmter Variationsbreite. (Wie weit kleine Verschiedenheiten in der Lage des Mittels in Schwesterzuchten von äußeren Bedingungen abhängt, ist noch nicht klar. Theoretisch ist dieser Punkt sehr bedeutungsvoll.) An den beiden Endpunkten dieser Linie zwischen Weiblichkeit und Männlichkeit müssen die extremen Plus- und Minusindividuen ins Normale übergehen, also respektive normale Weibchen oder Männchen. Das trifft bei den betreffenden Grenzfällen auch zu. Bei der Umwandlung aller Weibchen in Männchen sind es dann solche Minusabweicher, die noch am Flügelschnitt die weibliche Herkunft erkennen lassen. Die statistische Behandlung dieser Tatsachen im Zusammenhang mit den F_2 -Ergebnissen und denen über männliche Intersexualität wird wohl einen Weg zur exakten Berechnung der Potenzverhältnisse eröffnen.
- c) In den Kreuzungen, die ausschließlich Männchen liefern, tritt gelegentlich ein einzelnes normales Weibchen auf, das stets als letztes Tier ausschlüpfte. Hier liegt wahrscheinlich ein Fall der von Bridges bei *Drosophila* entdeckten⁵⁾ „non-disjunction“ vor: Bei der Reduktionsteilung der Samenzellen wandern beide Geschlechtschromosomen abnormerweise nach einem Pol. So entstehen Spermatozoen ohne X-Chromosomen. Ein solches muss mit jedem Ei ein normales Weibchen erzeugen. Bei der zytologischen Untersuchung fand ich bisher nur eine einzige Spermatozyte II, mit 30 anstatt 31 Chromosomen. Dies wird züchterisch wie zytologisch weiter aufgeklärt werden.

5) Bridges, C. B. Non-disjunction of the sex chromosomes of *Drosophila*. Journ. Exp. Zool. Bd. 15, 1913.

Bisher war ausschließlich von den weiblichen Intersexen die Rede, in bezug auf die nunmehr alle entscheidenden Punkte klarliegen. Die neueren Ergebnisse über die männlichen Intersexe zeigen aber, dass meine früheren theoretischen Erörterungen in einem wichtigen Punkt eine Änderung erfahren müssen. Ich hatte festgestellt, dass die männlichen Intersexe in F_2 aus der eine normale F_1 -Generation ergebenden reziproken Kreuzung auftreten und zwar hatte ich genau $\frac{1}{8}$ dieser Formen erhalten. Dies erschien als ein sehr wichtiger Beweis für die mendelistische Formulierung, die ich durchgeführt hatte und die mit zwei Geschlechtsfaktorenpaaren arbeitete. Nun zeigt sich aber, dass die Sache doch verwickelter liegt:

1. Das Auftreten der männlichen Intersexe in den betreffenden F_2 -Zuchten ist ein Einzelfall, der bedingt wird durch die Art der beiden ursprünglich gekreuzten Rassen. Die Zahl $\frac{1}{8}$ ist ebenfalls nur für die betreffende Kreuzung typisch, in analogen Kreuzungen anderer Rassen könnte jede andere Zahl zwischen 0 und 50% typisch sein.

2. Von entscheidender Wichtigkeit ist, dass die männlichen Intersexe in F_1 erscheinen können. Einzelne gerade erkennbare Individuen treten z. B. auf in F_1 aus den beiden „schwachen“ Rassen japanisches Weibchen $K \times$ europäisches Männchen S , ferner starkes Japanerweibchen $O \times$ schwaches Japanermännchen H . Außerdem liegt aber eine Kreuzung vor, nämlich schwaches Japanerweibchen $K \times$ schwaches Japanermännchen H , in der in F_1 sämtliche Weibchen normal und sämtliche Männchen stark intersexuell sind⁶⁾. Diese Tatsachen sind für das Verständnis der ganzen Frage höchst bedeutungsvoll. Es geht nämlich daraus, ebenso wie aus gewissen neueren F_2 -Ergebnissen, die frühere Irrtümer berichtigen (s. o. das über Flügelfarbe Gesagte) als sehr wahrscheinlich hervor, dass der weibliche Teil der Geschlechtsformeln $FFMm = \text{♀} FFMM = \text{♂}$ nicht mendelistisch, sondern mütterlich, also protoplasmatisch, vererbt wird. Auch er zeigt unabhängige Verschiedenheiten seiner Potenz und das Ergebnis ist die Resultante aus der kombinierten Wirkung beider Gruppen. Es hat keinen Zweck, dies hier näher auszuführen, da noch ausschlaggebende Zuchten ausstehen, deren Ergebnisse die definitive Lösung der ganzen Frage bringen dürften.

New Haven, Conn., Oktober 1915.

6) Eine entsprechende Kreuzung, bei der auch die Rasse H beteiligt war, aber ein anderes Muttertier, wurde mit dem gleichen Erfolg schon früher von Toyama's Assistent Dr. Machida ausgeführt, dem somit die Priorität dieser Entdeckung gebührt. Ihm verdanke ich auch das Material der Rasse H . Ich weiß nicht, ob er inzwischen über den Fall publiziert hat.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [35](#)

Autor(en)/Author(s): Goldschmidt Richard Benedikt

Artikel/Article: [Vorläufige Mitteilung u`ber weitere Versuche zur Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. 565-570](#)