# Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Herausgabe und Redaktion:

Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. C. Correns

Prof. Dr. R. Goldschmidt und Prof. Dr. O. Warburg

in Berlin

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

41. Band. Februar 1921. Nr. 2

ausgegeben am 1. Februar 1921

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 30 Mark

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Inhalt: G. Hertwig, Das Sexualitätsproblem. S. 49.

G. v. Ubisch, Zur Genetik der trimorphen Heterostylie sowie einige Bemerkungen zur dimorphen Heterostylie. S. 87.

## Das Sexualitätsproblem.

Von Günther Hertwig, Frankfurt a. M.

Das Sexualitätsproblem, von alters her ein Lieblingsobjekt spekulativer Naturbetrachtung, beginnt erst in der Neuzeit aus einem Objekt des Aberglaubens und der Unwissenheit, wie Lang sagt, zu einem solchen wirklich exakter, kritischer Forschung zu werden. Wenn wir auch noch immer trotz zahlreicher neuer, von den verschiedensten Gesichtspunkten aus unternommener Untersuchungen von einer befriedigenden Beantwortung recht weit entfernt sind, rechtfertigen andererseits die gerade in neuester Zeit erzielten Ergebnisse doch eine zusammenfassende Darstellung, wobei weniger Gewicht auf eine lückenlose Aufzählung des durch Beobachtung und Experiment gewonnenen Tatsachenmaterials, als auf eine Verknüpfung desselben zu einem möglichst naturgetreuen Gesamtbilde gelegt wird. Ich habe mich bemüht, möglichst kritisch vorzugehen, stets das wirklich Bewiesene von dem nur hypothetisch Angenommenen scharf zu scheiden und bei letzterem die verschiedenen Ansichten zu Worte kommen zu lassen, ohne allerdings auf eine eigene Meinung hierbei zu verzichten. Man mag es bedauern, daß noch immer so verschiedene Hypothesen möglich sind. Aber bei dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens vermögen wir dieselben nicht zu entbehren, soweit sie zu zielbewußtem Weiterarbeiten an diesem schwierigen biologischen Problem uns neue Anregung geben können und damit sich als rechte Arbeitshypothesen erweisen, denen allein eine wissenschaftliche Berechtigung zuerkannt werden kann. Möge die Zeit nicht mehr fern sein, wo wir an Stelle der Hypothesen mehr als es jetzt mög-

lich ist, durch Tatsachen fest begründete allgemein anerkannte Theorien zu setzen vermögen.

Das Sexualitätsproblem umfaßt zwei Grundfragen, die miteinander in engstem Zusammenhang stehen; erstens die Frage nach dem Wesen der Geschlechtlichkeit überhaupt und zweitens die nach den Ursachen der geschlechtlichen Differenzierung, die Frage der sogenannten Geschlechtsbestimmung.

Wenn wir mit der ersten Frage beginnen, so bezeichnen wir als geschlechtlich differenziert eine ganze Reihe verschiedenwertiger biologischer Einheiten (Kerne, Zellen, Organe, vielzellige Individuen), denen allen das gemeinsam ist, daß sie bei derselben Art in zwei Formen, der „männlichen" und der „weiblichen" vorkommen und durch diese Differenzierung Beziehungen zum Befruchtungsprozeß zu erkennen geben. Aber über die Art der Beziehung der Sexualität zur Befruchtung herrscht bisher durchaus keine Einigkeit. Einige Forscher erblicken in der Sexualität die notwendige Ursache für das Eintreten der Befruchtung — „ohne sexuellen Gegensatz der Kerne und des Plasma keine Verschmelzung derselben im Befruchtungsprozeß" —, die anderen dagegen sehen in der sexuellen Differenzierung nur eine häufige, aber nicht absolut notwendige Begleiterscheinung der Befruchtung. Die Sexualität ist nach ihrer Anschauung nicht die Ursache, sondern nur eine Folge des Befruchtungsprozesses, eine denselben begünstigende oder überhaupt erst ermöglichende Anpassung. „Die Befruchtung ist eine Vereinigung zweier Zellen und insbesondere eine Verschmelzung zweier äquivalenter Kernsubstanzen, die von zwei Zellen abstammen, aber sie ist nicht ein Ausgleich sexueller Gegensätze, da diese nur auf Einrichtungen mehr untergeordneter Art beruhen", so äußert sich O. Hertwig zu dieser Frage und seiner Meinung haben sich wohl die Mehrzahl der Biologen bisher angeschlossen. Sie stützen sich dabei auf die Tatsache, daß die so extrem sexuell differenzierten Eier und Samenfäden, bezw. die Makro- und Mikrogameten zahlreicher Protozoen phylogenetisch, wie sich mit großer Wahrscheinlichkeit namentlich an den Algen nachweisen läßt, aus ursprünglich äußerlich gleichartig beschaffenen Fortpflanzungszellen, den Isogameten entstanden und eine Differenzierung nach entgegengesetzten Richtungen infolge einer Arbeitsteilung erfahren haben, die das Zustandekommen der Vereinigung nach Möglichkeit begünstigt. Sind die Isogameten und namentlich ihre Kerne im Augenblick ihrer Vereinigung bei der Befruchtung wirklich einander völlig gleich, dann ist die Sexualität nur eine weit verbreitete, aber doch erst sekundär oder nachträglich im Anschluß an die Befruchtung erworbene Anpassung; dagegen ist sie, wenn auch bei den Isogameten das Vorhandensein einer sexuellen Differenzierung sich nachweisen läßt, biologisch ganz anders zu bewerten, namentlich bei der weitern Annahme, daß die Sexualität die notwendige Vorbedingung und gleichzeitig die Ursache der Befruchtung ist, wie Bütschli, Schaudinn und Hartmann annehmen. Für unser Problem ist also die Entscheidung der Frage, ob es eine Befruchtung

ohne sexuellen Gegensatz der Gameten bezw. ihrer Kerne gibt, oder nicht, von größter Bedeutung.

Es haben sich nun durch die Forschungen der neueren Zeit folgende Tatsachen ergeben: In zahlreichen Fällen völliger morphologischer Isogamie hat man experimentell das Vorhandensein von zweierlei Sorten von Gameten mit Sicherheit nachgewiesen, die sich physiologisch dadurch von einander unterscheiden, daß die eine Hälfte nie unter sich, wohl aber mit der anderen Hälfte kopuliert. Dies ist für Foraminiferen, die Grünalgen, z. B. *Dasycladus*, für *Ustilago* neuerdings von Kniep (1919), für Schimmelpilze von Blakeslee und Burgeff festgestellt worden. Diese zweierlei Sorten von Isogameten werden als + und — bezeichnet; es liegt die Annahme nahe, daß die einen den weiblichen, die anderen den männlichen Anisogameten entsprechen. Wie bei den Anisogameten nie gleiches, sondern stets ungleiches miteinander kopuliert, so würde dann auch bei den morphologischen Isogameten die + mit den — Formen verschmelzen. Durch die Versuche von Burgeff (1914, 1915) ist diese Annahme zuerst bestätigt worden. Bei dem Schimmelpilz *Phykomyces* gibt es zweierlei Sorten von Mycelien; durch vielkernige Kopulationsäste wird die Befruchtung ermöglicht. Vereinigt man nun, wie Burgeff es getan hat, durch Propfung zwei Mycelien, von denen man festgestellt hat, daß sie miteinander kopulieren können, so erhält man eine neue sogenannte „neutrale" Mycelform, die andere Eigenschaften besitzt als die beiden zur Propfung verwandten Mycelien, nämlich an Stelle normaler nur abortive Kopulationsäste, die sogenannten Pseudophoren ausbildet. Ein derartiges Versuchsresultat ist nur möglich, wenn die beiden zur Propfung benützten Mycelien verschieden voneinander sind; denn nicht durch Mischung von Gleichem, sondern nur von Ungleichem kann eine neue Form entstehen. Damit ist also der Beweis erbracht, daß die Mycelien, die miteinander kopulieren, tatsächlich verschiedenen Sorten angehören, daß nie die + Form mit ihresgleichen, sondern stets nur mit der — Form sich im Befruchtungsprozeß vereinigen kann.

Neuerdings hat Kniep (1919a) auch für die Sporidien des Brandpilzes *Ustilago violacea* den Nachweis erbringen können, daß „Gleiches mit Gleichem nie kopuliert".

Auch bei der Basidiomycete *Schizophyllum* besteht nach Kniep (1919b) „der Satz zu Recht, daß Gleiches mit Gleichem nicht kopuliert. Er muß aber dahin erweitert werden, daß es auch ungleiche Mycelien gibt, die nicht kopulieren." Vielleicht handelt es sich hier um einen Fall von genotypisch bedingter Sterilität, vergleichbar etwa dem von Correns studierten selbststerilen *Cardamine pratensis*.

Nach diesen hier berichteten Ergebnissen darf es wohl als höchst wahrscheinlich gelten, daß auch in den zahlreichen bisher noch nicht näher untersuchten Fällen morphologischer Isogamie sich eine solche Trennung in zweierlei physiologisch verschiedene Sorten wird nachweisen lassen, und daß diese Verschiedenheit, die wir ja nach unserer Definition

sexuell nennen, die Vorbedingung für die Plasmaverschmelzung schafft, bezw. ihre Ursache ist.

Es liegt nun sehr nahe, auch für die Verschmelzung der Kerne bei der Befruchtung physiologische Unterschiede als Ursache anzunehmen, und Hartmann hat sich neuerdings (1919) bemüht, auch für eine sexuelle Verschiedenheit der kopulierenden Kerne Beweise beizubringen. Mir scheint der Nachweis aber in keinem Falle einwandfrei geglückt zu sein, auch nicht bei *Phykomyces*, den Hartmann als höchst beweisend anführt. Bei diesem Schimmelpilz hat Burgeff gezeigt, daß die Kerne der + Mycelien ein Gen F besitzen, das auf das Plasma in weiblicher (+) Richtung differenzierend einwirkt, und die Kerne der — Mycelien ein anderes Gen M mit sich führen, das in männlicher (—) Richtung auf das Mycelplasma wirksam ist. Es verschmelzen nun bei der Befruchtung stets die + und — Mycelien und einige Zeit nach der Plasmavereinigung auch die Kerne aus den + Mycelien mit denen aus den — Mycelien. Aber aus dieser Beobachtung läßt sich nicht der Schluß Hartmann's rechtfertigen, daß die im Kerne lokalisierten und hier durch bestimmte Gene repräsentierten Ursachen, die das Plasma in sexueller Beziehung differenzieren, auch gleichzeitig die Kerne zu sexuellen machen und dadurch die Bedingungen für eine geschlechtliche Vereinigung derselben schaffen. Gegen diese Annahme spricht schon die soeben erwähnte Beobachtung, daß bei *Phycomyces* die Kerne nicht unmittelbar im Anschluß an die Plasmaverschmelzung sich paarweise vereinigen, sondern in der Zygospore noch längere Zeit ungepaart bleiben; ferner die Propfungsversuche von Burgeff, bei denen er + und — Mycelien mit ihren Kernen vereinigte und nie eine Kernverschmelzung nachweisen konnte. Zum mindesten kann also der verschiedene Bestand an Genen, die auf das Plasma geschlechtsdifferenzierend einwirken, nicht die alleinige Ursache für die Kernverschmelzung bei der Befruchtung sein. Dieser Schluß wird um so mehr gerechtfertigt, wenn wir die Verhältnisse bei Würmern und Insekten zum Vergleich heranziehen. Bei diesen Tierklassen verschmelzen bei der Befruchtung nicht nur Kerne, deren Heterochromosomenbestand und damit auch Kerngröße verschieden ist, sondern auch solche, die beide je 1 Heterochromosom besitzen. Trotzdem die Heterochromosomen, wie wir noch sehen werden, Träger geschlechtsdifferenzierender Gene sind, so ist ihr Vorhandensein oder Fehlen für die Kernverschmelzung bei der Befruchtung völlig gleichgültig.

Aus derselben Überlegung heraus können wir auch das folgende Beispiel, das Hartmann für das Bestehen einer sexuellen Differenzierung der Kerne anführt, nicht als beweisend ansehen. Bei den Gregarinen, selbst bei morphologisch isogamen Formen, haben häufig Unterschiede in der Größe der kopulierenden Kerne festgestellt werden können. Diese Größenunterschiede (bedingt etwa durch das Vorhandensein oder Fehlen eines Heterochromosoms) aber könnten z. B. nur die Ursache für die sexuelle Plasmadifferenzierung der Gameten und die Kerne selbst trotzdem in sexueller Hinsicht identisch sein. Noch weniger überzeugend

wirkt schließlich das dritte Beispiel, das Hartmann für das Vorhandensein einer sexuellen Differenzierung der Kerne im Moment der Befruchtung anführt. Die isogamen Infusorien bilden bekanntlich bei ihrer Kopulation je einen stationären und je einen Wanderkern aus. Bei dem Austausch der Kerne vereinigt sich stets je ein stationärer Kern mit einem Wanderkern. In dieser morphologischen Differenzierung erblickt nun Hartmann eine sexuelle Verschiedenheit; er bezeichnet deshalb auch den stationären Kern als weiblich, den Wanderkern als männlich. Aber bei den anisogamen Infusorien vereinigen sich die beiden Wanderkerne, also nach der Theorie zwei männliche Kerne. Durch diese Beobachtung von Popoff (1908) ist, wie R. Hertwig (1912) mit Recht hervorhebt, die Annahme Hartmann's, daß die morphologischen und physiologischen Unterschiede, die sich zwischen Wanderkern und stationärem Kern feststellen lassen, einen Schluß auf ihre sexuelle Verschiedenheit gestatten, widerlegt. Durch das negative Resultat — wir werden später noch ein Beispiel kennen lernen, das mir für einen sexuellen, morphologisch in die Erscheinung tretenden Unterschied zwischen väterlicher und mütterlicher Kernsubstanz viel beweisender erscheint als die soeben angeführten Beispiele —, ist aber meiner Meinung nach keineswegs etwa das Gegenteil, eine sexuelle Gleichwertigkeit der kopulierenden Kerne, bewiesen oder auch nur wahrscheinlich gemacht, vielmehr halte ich die Theorie einer sexuellen Verschiedenheit der Kerne als Ursache ihrer Verschmelzung bei der Befruchtung, die sogenannte Sexualitätstheorie der Befruchtung von Bütschli 1889, Schaudinn 1904 und Hartmann 1909, 1918, im Prinzip für richtig, weil sie die einzige ist, die, wie wir sehen werden, uns eine kausale Erklärung des Befruchtungsprozesses zu geben vermag.

Über die Rolle der Befruchtung für das Leben ist schon viel nachgedacht und geschrieben worden. Aber erst die Entdeckung von O. Hertwig, der beim Seeigelei zuerst die Befruchtung als die Vereinigung zweier Zellen und ihrer Kerne richtig erkannte und deutete, hat die Grundlagen für eine exakte Erforschung dieses zellulären Problems geschaffen. Von großer Bedeutung wurde ferner noch die Erkenntnis, daß mit der Kernverschmelzung stets ein entgegengesetzt wirkender Prozeß verknüpft ist, die sogenannte Reduktion, bei der die bei der Befruchtung entstandenen Doppelkerne wieder in einfache umgewandelt werden. „Die Reduktion gehört", wie Hartmann (1918) mit Recht sagt, „mit zum Wesen der Befruchtung, und dieses stellt sich uns dar als die Verschmelzung zweier Zellen bezw. ihrer Kerne mit darauffolgender Reduktion." Dabei lassen sich drei verschiedene Typen unterscheiden. Entweder erfolgt die Reduktionsteilung gleich bei der auf die Befruchtung folgenden Kernteilung; der doppelkernige, diploide Zustand ist dann durch eine einzige Zelle, die Zygote, repräsentiert, während die reduzierten „haploiden" Zellen sich auf „ungeschlechtlichem" Wege durch gewöhnliche Kern- und Zellteilung vermehren und so eine

haploidkernige Generation von Zellen bei vielzelligen Organismen den „Haplonten“ liefern. Dies ist der Fall bei den konjugaten Algen und allen sich geschlechtlich fortpflanzenden Pilzen. Dagegen vermehrt sich bei allen übrigen Pflanzen die diploide Zygote mehr oder minder oft durch Teilung und läßt eine Generation von diploiden Zellen, „den Diplonten“ entstehen, ehe eine Reduktionsteilung wieder die diploide Phase beendet. Meist, aber nicht immer, sind diese beiden Zellgenerationen auch morphologisch deutlich verschieden, und bilden so die Grundlage für den von Hofmeister entdeckten Generationswechsel bei Moosen und Farnen. Bei den Moosen überwiegt an Zellenzahl und Größe der Haplont (der Gametophyt, die Moospflanze), bei den Farnen der Diplont (der Sporophyt, der Farnwedel). Bei den höheren Pflanzen ist der Haplont noch mehr wie bei den Farnen zu gunsten des Diplonten reduziert, um schließlich bei den vielzelligen Tieren, den meisten Protozoen, aber auch einigen Algen (z. B. den Braunalgen und den Diatomeen) auf eine einzige Zelle, die reife Gamete, beschränkt zu sein. In diesem Falle schließt sich also an die Reduktion sofort die Befruchtung an, und diese ist wiederum durch eine lange Reihe von ungeschlechtlichen Kern- und Zellteilungen von der Reduktion getrennt. Für den Zeitpunkt des Auftretens von geschlechtlichen Differenzierungen sind diese Verhältnisse, wie wir später noch sehen werden, von großer Bedeutung. Bemerkenswert ist ferner, daß nicht immer auf die Plasmavereinigung unmittelbar auch die Kernverschmelzung erfolgt, bei den Pilzen und einigen Protozoen, so der *Amoeba diploidea* legen sich die Kerne wohl paarweise aneinander, aber die eigentliche Verschmelzung erfolgt erst viel später nach einer großen Anzahl von Kernteilungen. Und ebenso wie hier die Plasma- und die Kernverschmelzung zeitlich nicht zusammenfallen, so ist dies noch mehr der Fall bei der sogenannten Chromosomenkonjugation, bei der sich die vorher ungepaarten elterlichen Chromosome paarweise zusammenlegen und verschmelzen. Dieser unter dem Namen der Synapsis bekannte und viel diskutierte Vorgang scheint allgemein vorzukommen und eine wesentliche Erscheinung des ganzen Befruchtungsprozesses zu sein. Die Chromosomenkonjugation findet stets kurz vor der Reduktionsteilung statt, ist also zeitlich oft durch viele Zellgenerationen von der Zell- und Kernverschmelzung bei der Befruchtung getrennt. In letzter Zeit mehren sich die Beobachtungen, die dafür sprechen, daß die Chromosomenkonjugation in vielen Fällen die notwendigen Voraussetzungen für die Reduktion erst schafft; fehlt die Chromosomenkonjugation, so unterbleibt auch die Reduktion. (Baehr 1912, Morgan 1913, Federley 1913, Paula Hertwig 1920 u. a.)

Es ist nun mehrfach der Versuch gemacht worden, diesen Komplex von Erscheinungen, die bei einzelligen und mehrzelligen, pflanzlichen und tierischen Organismen in bemerkenswerter Übereinstimmung auftreten, und als zum Wesen der Befruchtung gehörig von uns angesprochen werden, dem Verständnis näher zu bringen, indem man bald die Frage nach der Bedeutung dieses ganzen Prozesses für das Leben, bald mehr

die Frage nach den Ursachen, die das Zustandekommen der Befruchtung ermöglichen, in den Vordergrund gestellt hat.

So wurde von Bütschli (1882), Maupas (1888) und in modifizierter Form von R. Hertwig (1908) die Hypothese ausgesprochen, daß neben ungünstigen Lebensverhältnissen der „ungeschlechtliche" Vermehrungsprozeß durch die gewöhnlichen Zellteilungen als solcher infolge innerer Unvollkommenheiten allmählich eine zunehmende Schädigung der Zellen hervorruft, die sich in einer Teilungsunfähigkeit (infolge einer gestörten Kernplasmarelation) zu erkennen gibt. Die Zellen würden befruchtungsbedürftig, vereinigten sich deshalb miteinander in der Befruchtung und glichen dadurch ihre Schädigungen aus. Die Befruchtung wirke als ein regulierender, lebenserhaltender Faktor; die „gealterten" Zellen würden gleichsam dadurch wieder „verjüngt". Diese Hypothese hat zu zahlreichen Untersuchungen über die physiologische Notwendigkeit der Befruchtung geführt und dadurch unsere Kenntnisse wesentlich vertieft, zugleich aber auch ihre Unhaltbarkeit ergeben. Denn es ist nachgewiesen worden, daß das Leben als solches für seinen ewigen Bestand die Befruchtung nicht nötig hat. Woodruff züchtete mehrere Jahre hindurch über 4000 Generationen von *Paramaecium* ohne jegliche Kopulation und ohne daß irgend welche Schädigung der Lebensfähigkeit eintrat. Immerhin waren seine Kulturen zur Entscheidung der Frage noch nicht ganz einwandfrei, da in ganz bestimmten Generationsfolgen Schwankungen des Teilungsrhythmus auftraten, die durch parthenogenetische Kernvorgänge bedingt wurden, und diese vielleicht eine echte Befruchtung zu ersetzen imstande waren. Ja gerade die in den Zuchten Woodruff's in ganz gesetzmäßigen Perioden auftretenden parthenogenetischen Vorgänge schienen für eine durch die inneren Lebensvorgänge hervorgerufene Gesetzmäßigkeit zu sprechen, wie auch Woodruff und Erdmann (1914) annahmen. Jollos (1916) hat aber zeigen können, daß diese Regelmäßigkeit nur durch die Gleichmäßigkeit der Kulturbedingungen vorgetäuscht wird und jederzeit durch einen Wechsel der äußeren Bedingungen in ihrem Rhythmus abgeändert werden kann.

Von größerer Beweiskraft als diese Versuche an *Paramaecium* sind die neuen Experimente von Hartmann (1917), der die Volvocinee *Eudorina elegans* 3 Jahre lang in über 600 Generationen rein agam ohne Depressionen und irgendwelche Kernregulationsvorgänge züchtete. Der Schluß Hartmann's (1918) scheint daher wohl gerechtfertigt, daß der Lebensprozeß als solcher nicht die Befruchtung nötig hat, vielmehr unter günstigen äußeren Lebensbedingungen dauernden Bestand hat. „Die Befruchtung ist keine Notwendigkeit, sondern eine allem Leben zukommende Möglichkeit bei gegebenen äußeren und inneren Bedingungen." Wie aber die weite Verbreitung der Befruchtung und ihre Häufigkeit zeigt, ist diese Möglichkeit infolge der Ungunst der äußeren Lebensbedingungen oft gegeben und der Gedanke, daß hierbei eine Art Regulation stattfindet, scheint mir durch die wichtigen Beobachtungen Hartmann's nicht

widerlegt, wenngleich hierdurch die Kontinuität des Lebensprozesses bei den Einzelligen ohne interkurrente Befruchtung entgegen der Bütschli-Hertwig'schen Theorie erwiesen ist. —

Gewissermaßen auch regulatorisch wirkt die Befruchtung nach der Amphimixistheorie von Weismann, der in der Vermischung zweier vorher getrennter und genotypisch einander ungleicher Zellen und Kerne zu einer neuen Einheit die Hauptbedeutung des Befruchtungsprozesses erblickt. Denn es ist mit Sicherheit u. a. schon von Darwin experimentell festgestellt, daß in vielen Fällen das Zeugungsprodukt am besten gedeiht, wenn die zeugenden Individuen und ihre Geschlechtszellen in ihrer genotypischen Konstitution einander nicht völlig gleich, sondern unbedeutend verschieden sind. Durch die Selbststerilität (bei der. wie Correns für *Cardamine pratensis* gezeigt hat, genotypisch bedingte Hemmungsstoffe von den Narben produziert werden), durch die Protandrie und Protogynie wird bei vielen zwittrigen Pflanzen und Tieren eine Selbstbefruchtung nach Möglichkeit ausgeschaltet, und das häufige Vorkommen dieser Einrichtungen beweist, daß die Vereinigung zweier genotypisch nicht völlig gleicher Kerne für den Organismus von Wichtigkeit sein muß, indem so Mittelformen geschaffen und Extreme möglichst ausgeglichen werden (O. Hertwig), ferner die Möglichkeit für die Entstehung neuer Kombinationen von Genen gegeben ist, aus denen Individuen hervorgehen, die unter Umständen besser als ihre Eltern an die jeweiligen Lebensbedingungen angepaßt sind. (Jennings 1913.)

Die Bedeutung der Amphimixis für den Dauerbestand des Lebens ist daher sicher nicht gering einzuschätzen, ja es ist wohl möglich, daß in ihrer Ermöglichung in vielen Fällen eine Hauptfunktion des Befruchtungsprozesses und zugleich die Erklärung zu erblicken ist, daß die Befruchtung sich so regelmäßig namentlich bei allen höheren Organismen erhalten findet. Die Amphimixistheorie erklärt uns aber nur den Nutzen des Befruchtungsprozesses, eine kausale Erklärung für das Zustandekommen der Zell- und Kernverschmelzung liefert sie uns nicht, da die Amphimixis ja nur die Folge, wenn auch vielleicht eine für die Fortdauer des Lebens sehr günstige Folge der Befruchtung ist. Denn daß die genotypische Verschiedenheit der Kerne für ihre Verschmelzung etwa notwendig sei, diese Annahme ist durch zahlreiche Beobachtungen widerlegt; findet doch einerseits bei zahlreichen Pflanzen, so beim Weizen und den Bohnen, selbst bei reinen Linien eine Selbstbefruchtung, d. h. eine Vereinigung zweier genotypisch völlig gleicher Kerne und Chromosomen statt, und andererseits ist eine allzu große genotypische Verschiedenheit sogar ein Hindernis für die Kern- und Chromosomverschmelzung. (Kupelwieser 1909, Godlewski 1911, Federley 1913, G. Hertwig 1918.) Ebensowenig wie die Verschmelzung wird ferner die Trennung der konjugierten Chromosome bei der Reduktion durch die Theorie der Amphimixis erklärt, ist doch durch die Mendelforschung nachgewiesen, daß gar kein Ausgleich zwischen entgegengesetzt wirkenden Genen erfolgt, worin man vielleicht die Ur-

sache für die nachfolgende Trennung erblicken könnte, vielmehr die Gene „rein spalten".

Mit Recht sagt daher Hartmann (1918), daß die einzige Hypothese, die mit den Tatsachen der Befruchtung in Einklang steht und sie kausal zu erklären vermag, die Sexualitätshypothese ist; allerdings wie ich glaube, nicht in der Form, die ihr Schaudinn und Hartmann gegeben haben. Diese Forscher nehmen einen dauernden in jeder Zelle vorhandenen physiologischen Dualismus der Kernsubstanz an, von denen die eine mehr die animalischen, „männlichen", die andere die vegetativen, „weiblichen" Funktionen erfüllt und die miteinander in steter Konkurrenz stehen. Wird der Gleichgewichtszustand, in dem diese Kernsubstanzen sich für gewöhnlich befinden, durch äußere oder innere Faktoren gestört, so kommt entweder die weibliche oder die männliche Kernkomponente zur Vorherrschaft. Auf die Dauer würde der Organismus hierdurch zugrunde gehen, wenn nicht die Befruchtung einen Ausgleich dieser physiologischen Einseitigkeiten herbeiführte. Dabei kann nach Hartmann (1918) „als männlicher Zellpartner die Teilungskomponente, als weiblicher das trophische Kernmaterial angesprochen werden". Nach dieser Formulierung würde die Befruchtung also nur die ungleiche Verteilung dieser beiden, im übrigen rein hypothetischen Kernkomponenten, die im Ei zugunsten der weiblichen, im Samenfaden zugunsten der männlichen verschoben ist, beseitigen und dadurch ausgleichend (regulierend) wirken. Nun hat aber die Forschung der letzten Jahre neue Anhaltspunkte dafür ergeben, daß bei der Befruchtung nicht nur die Kerne, sondern auch die väterlichen und mütterlichen Chromosome miteinander verschmelzen; namentlich die Forschungen Morgan's und seiner Schüler an *Drosophila* (1910—1920) haben diese Theorie der Chromosomenkonjugation fast zur Gewißheit erhoben. Wenn wir aber auf dem Boden der Sexualitätshypothese in der Vereinigung der Geschlechtszellen und ihrer Kerne einen geschlechtlichen Prozeß erblicken, so liegt kein Grund vor, bei der Vereinigung der Chromosome hiervon eine Ausnahme zu machen. Die väterlichen Chromosome sind daher bei der Konjugation als männlich, die mütterlichen als weiblich zu bezeichnen und die Konjugation gleicht diesen geschlechtlichen Gegensatz aus und wird dadurch zur Ursache ihrer Trennung bei der Reduktion. Nach der Schaudinn-Hartmann'schen Auffassung müßte nun jedes väterliche und jedes mütterliche Chromosom selber wieder aus zwei geschlechtlich dauernd verschiedenen Substanzen zusammengesetzt sein, die in ihrem Gleichgewichtsverhältnis gestört das Chromosom bald zu einem männlichen bald zu einem weiblichen stempeln würden. Zugunsten dieser Annahme läßt sich aber keine Beobachtung anführen und Hartmann dürfte wohl selbst nicht geneigt sein, diese Konsequenz zu ziehen, da er ja die Vorstellung von dem ständig vorhandenen Dualismus der Kernsubstanz auf Beobachtungen an ganzen Kernen, nicht einzelner Chromosome basierte, und das trophische Chromatin als weib-

liche Substanz dem „männlichen" Centrosom bezw. Blepharoplast entgegen stellte.

Besser mit den beobachteten Tatsachen in Einklang steht meiner Meinung folgende Vorstellung. Es gibt nicht zwei verschiedene, dauernd getrennt in den Zellkernen vorhandene geschlechtliche Kernkomponenten, sondern nur eine Art Kernsubstanz mit der Fähigkeit, in männlicher oder weiblicher Richtung zu reagieren. Diese als männlich und weiblich zu bezeichnenden Zustandsänderungen der Kerne bezw. der Chromosome werden bei der Befruchtung durch die Kern- und Chromosomkonjugation ausgeglichen und dieser Ausgleich ist seinerseits wieder die Ursache der Chromosomentrennung bei der Reduktionsteilung [1]). Der Befruchtungsprozeß wirkt also auch nach dieser modifizierten Sexualitätstheorie regulatorisch, indem er zwei verschiedene mit dem Lebensprozeß auf die Dauer zufolge ihrer Einseitigkeit nicht vereinbare Extreme ausgleicht. In der Fähigkeit, in zwei verschiedenen, entgegengesetzten Richtungen, der männlichen und der weiblichen, zu reagieren, hätten wir eine Grundeigenschaft aller lebenden Substanz (der Chromosome, der ganzen Kerne, des Zellplasma der Gameten und der höheren biologischen Einheiten, der Organe und der ganzen vielzelligen Individuen) zu erblicken [2]).

Es ist nun der Beweis für die Richtigkeit dieser hier kurz dargelegten Anschauung anzutreten. Dabei wollen wir folgendermaßen verfahren. Zunächst soll uns die Frage beschäftigen, wie eine geschlechtliche Differenzierung bei denjenigen Gebilden zustande kommt, bei denen eine solche sicher erwiesen ist. Nachdem wir dann einen Einblick in die Ursachen der geschlechtlichen Differenzierung gewonnen haben, wollen wir uns auf Grund dieser Erfahrung die Frage vorlegen, ob nicht auch dieselben Ursachen, die dort geschlechtsdifferenzierend wirken, auch die Kerne und die Chromosomen in verschiedener, weiblicher oder männlicher Richtung beeinflussen können und ob stets dort, wo eine Kern-

---

1) Hier sei an einen aus der Physik wohlbekannten Vorgang erinnert, wo zwei mit + und — Elektrizität geladene Körper sich zuerst anziehen und dann nach ihrer Vereinigung und dem Ausgleich ihres elektrischen Potentials sich wieder abstoßen. Doch sei ausdrücklich betont, daß es uns fernliegt, aus dieser Ähnlichkeit etwa den Schluss ziehen zu wollen, daß auch bei der Chromosomenkonjugation elektrische Kräfte im Spiele wären.

2) Es sei hier auf die von van Beneden und Minot vertretene Lehre vom Hermaphroditismus der diploiden Keime hingewiesen, der wir uns in mancher Hinsicht anschließen, weil ja auch nach unserer Ansicht die mütterliche Kernkomponente als weiblich, die väterliche als männlich zu bezeichnen ist. Unhaltbar wurde diese Theorie van Beneden's erst durch ihre Verknüpfung mit der sogenannten Ersatztheorie, die besagt, daß das Ei durch die Reduktion der männlichen, das Spermatozoon sich umgekehrt der weiblichen Kernkomponente erledige und dadurch seinen rein weiblichen bezw. männlichen Charakter gewinne. Van Beneden und Minot nehmen eben auch einen dauernd bestehenden geschlechtlichen Dualismus der Kernsubstanz an; daher erklären sich die Schwierigkeiten, die ihre Hypothese, wie O. Hertwig mit Recht hervorhebt (1920), unhaltbar gemacht haben.

bezw. Chromosomenverschmelzung stattfindet, die Bedingungen für eine solche Differenzierung vorher gegeben waren. Bei einer Bejahung dieser Fragen können wir dann wenigstens den Wahrscheinlichkeitsschluß ziehen, daß auch die Kerne und Chromosomen im Augenblick ihrer Konjugation geschlechtlich verschieden sind, während wir ja diesen Nachweis aus Gründen, die bereits auf S. 52 erörtert wurden, zur Zeit wenigstens direkt nicht führen können.

## Das Problem der Geschlechtsdifferenzierung oder der Geschlechtsbestimmung.

Zunächst wird es zweckmäßig sein, einen kurzen Überblick über die verschiedenen Formen zu geben, in denen geschlechtliche Gegensätze im Organismenreich hervortreten. Wie wir schon auf S. 52 gesehen haben, dürfen wir wohl mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß alle Gameten, die miteinander kopulieren, geschlechtlich verschieden sind. Denn auch die Isogameten zerfallen in 2 Gruppen, in weibliche, + und in männliche — Formen. Viel erheblicher und auffälliger sind die geschlechtlichen Unterschiede bei der Mehrzahl der Organismen, die als Fortpflanzungszellen die sogenannten Anisogameten bilden. Hierbei sind die äußerlich erkennbaren sexuellen Verschiedenheiten zwischen weiblichen und männlichen Fortpflanzungszellen in der Reihe der Organismen in sehr wechselndem Grade ausgebildet und haben namentlich bei den vielzelligen Tieren zu dem morphologisch so scharf ausgeprägten Unterschied von Ei- und Samenzellen geführt, von denen die Eier zu den größten, die Spermatozoen zu den kleinsten Zellen des tierischen Organismus gehören.

Bei den mehrzelligen Organismen können wir neben den sexuellen Plasmadifferenzen der Gameten noch andere sexuelle Unterschiede feststellen, wenn größere Zellkomplexe die Aufgabe, Eier oder Samenfäden zu bilden, übernehmen, und sich infolgedessen selber in weiblicher oder männlicher Richtung, wie wir sagen, differenzieren. So kommt es zur Bildung von weiblichen und männlichen Geschlechtsorganen. Hierbei kann man prinzipiell zweierlei Art derselben unterscheiden, je nachdem die Geschlechtsorgane von diploiden oder haploiden Zellen gebildet werden. — Bei den niedriger organisierten Pflanzen entstehen die Gameten in den Antheridien und den Archegonien, wie wir die Geschlechtsorgane der haploiden Generation, des Gametophyten oder des „Haplonten", nennen. Die aus der Vereinigung der Gameten entstehende diploide Generation, der „Diplont" ist bis zu den Moosen und isosporen Farnen hinauf geschlechtlich indifferent. Erst bei den heterosporen Farnen (z. B. *Selaginella* und *Marsilia*) und weiter bei allen Phanerogamen setzt auch im diploiden Sporophyten eine geschlechtliche Differenzierung ein. Hiermit tritt eine zweite Art von Geschlechtsorganen auf. Wir finden von jetzt ab nicht mehr Isosporen in Isosporangien, sondern Makro- und Mikrosporen in Makro- und Mikrosporangien (bezw. Embryosack-

und Pollenmutterzellen in Frucht- und Staubblättern). Aus ihnen entsteht ein männlicher oder weiblicher Gametophyt resp. Haplont.

Wenden wir uns nun zu den Verhältnissen bei den Tieren, so werden hier, wie bei den höheren Pflanzen, Geschlechtsorgane aus diploiden Zellen gebildet. Es ist in gewisser Beziehung erlaubt, die Hoden und Ovarien den Frucht- und Staubblättern der genannten Pflanzen gleichzusetzen, denn sowohl bei den Tieren wie bei den höheren Pflanzen spielt sich dort der Reduktionsprozeß ab, der diploidkernige Zellen zu haploidkernigen macht; in dem Ovarium und Makrosporangium entstehen so weibliche, im Hoden und Mikrosporangium männliche Haplonten. Der einzige Unterschied zwischen Tieren und Pflanzen ist der, daß bei den Tieren die haploiden Zellen direkt ohne weitere Zellteilungen selbst zu den Gameten werden, bei den Pflanzen dagegen erst ein ungeschlechtlicher Vermehrungsprozeß eine haploide Zellgeneration entstehen läßt, an deren Ende es zur Produktion der Ei- und Samenzelle kommt. Nichtsdestoweniger können wir, ebenso wie es bei den Tieren ohne weiteres bei den Hoden und Ovarien geschieht, auch bei den Pflanzen die Makro- und Mikrosporangien bezw. die Frucht- und Staubblätter als Geschlechtsorgane des Diplonten bezeichnen, wenn wir Geschlechtsorgan einen jeden Zellkomplex nennen, der geschlechtlich differenzierte Zellen, die aber selbst noch nicht Gameten zu sein brauchen, hervorbringt. Auch geschlechtlich differenzierte Zellen können sich eben, wie die pflanzlichen Sporen zeigen, längere Zeit ungeschlechtlich fortpflanzen, d. h. ohne den Geschlechtsakt der Befruchtung sich vermehren.

Zu diesen sogenannten primären Geschlechtscharakteren, wie sie durch die Gonaden repräsentiert sind, treten bei den meisten Tieren nun noch Organe, die teils zur Ausführung der Geschlechtsprodukte dienen, teils in noch entfernterer Beziehung zum Fortpflanzungsakt stehen, aber auch in weiblicher oder männlicher Richtung differenziert sind. Ihre Gesamtheit wird mit dem Namen „sekundäre Geschlechtscharaktere“ bezeichnet. In besonders ausgeprägten Fällen sind schließlich sehr viele Organe eines Individuums nach den Geschlechtern unterscheidbar, so bei manchen Säugetieren und Insekten, am meisten aber wohl bei dem Wurm *Bonellia viridis*. Bei diesem weichen die Männchen nicht nur durch ihren Zwergwuchs, sondern auch sonst in ihrer ganzen Organisation so auffällig von den Weibchen ab, daß ihre Zugehörigkeit zur Spezies *Bonellia* lange Zeit unbekannt geblieben war.

Nach unserer Darlegung umfaßt also das Sexualitätsproblem eine ganze Reihe von geschlechtlichen Differenzierungen, die sich ganz gut in eine aufsteigende Stufenleiter anordnen lassen, nämlich männliche und weibliche Gameten (Samenfäden, Eier) — Geschlechtsorgane des Haplonten (Antheridien und Archegonien) — männliche und weibliche ganze Haplonten — Geschlechtsorgane des Diplonten (Hoden, Ovar, Makro- und Mikrosporangien) — sekundäre Geschlechtscharaktere — männliche und weibliche ganze Diplonten. Je höher ein Organismus

phylogenetisch entwickelt ist und je komplizierter sein Bau ist, um so mehr Bestandteile sind entweder in männlicher oder in weiblicher Richtung differenziert.

## Erklärungsversuche der in verschiedenster Weise sich äußernden sexuellen Unterschiede verschiedener Ordnung.

Es besteht nun die schwierig zu beantwortende Frage, ob und inwieweit es möglich ist, eine einheitliche Erklärung der Genese dieser verschiedenen, offenbar phylogenetisch allmählich und nacheinander entstandenen Differenzierungen zu geben, die nur das Gemeinsame haben, daß sie alle mit der geschlechtlichen Fortpflanzung in Beziehung stehen.

Nach den Forschungsergebnissen des letzten Jahrzehntes hängt das Geschlecht einer Zelle, eines Organes oder eines ganzen Individuums einmal von dem Vorhandensein gewisser vererbbarer, im Idioplasma lokalisierter, geschlechtsdifferenzierender Faktoren ab, die aber zu ihrer Realisierung, wie alle anderen erblichen Anlagen, des Einflusses äußerer Faktoren bedürfen. Ob eine Pflanze weiß oder rot blüht, bestimmt einmal ihr idioplasmatischer Aufbau, zweitens die während der Entwicklung wirksamen Außenfaktoren, wie z. B. bei der Primel die Temperatur, und ebenso entscheidet darüber, ob eine Zelle oder ein Organ männlich oder weiblich wird, einmal der Besitz von männlichen oder weiblichen geschlechtsdifferenzierenden Genen und zweitens der Einfluß äußerer Faktoren.

### a) Die Bedeutung äußerer Faktoren für die Geschlechtsbestimmung.

Außer den direkten Einflüssen der Außenwelt besprechen wir hier auch die inneren Faktoren im weiteren Sinne, das heißt: solche, welche vom Standpunkt der einzelnen Zelle aus betrachtet ebenfalls als äußere bezeichnet werden müssen. Hierher gehören also noch alle so überaus zahlreichen und mannigfaltigen Beziehungen, in denen die einzelne Zelle zu allen übrigen Zellen und zum Ganzen des übergeordneten Organismus steht. Während früher der Einfluß der äußeren Faktoren in diesem erweiterten Sinne vielleicht etwas überschätzt, ist er namentlich in neuerer Zeit ungebührlich vernachlässigt worden.

Bei den Einzelligen ist bisher über die Ursachen der geschlechtlichen Differenzierung der ganzen Gameten nur wenig bekannt. So ist es noch nicht gelungen, durch Veränderung der äußeren Kulturbedingungen entweder nur weibliche oder männliche Gameten zu erzielen. Wenn es überhaupt zur Produktion von geschlechtlich an Stelle von ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Zellen kommt, so treten stets beiderlei Sorten von Gameten auf. Doch sprechen die Untersuchungen von Popoff (1908) dafür, daß das Sexualitätsverhältnis durch äußere Einflüsse modifiziert werden kann, indem z. B. in der Kälte viel mehr Mikrogameten gebildet werden, als bei höheren Temperaturen bei sonst

gleichen Außenbedingungen. R. Hertwig (1912) hält es für wahrscheinlich, daß durch Kälte manche sexuell indifferente Tiere veranlaßt werden, Makrogameten zu bilden, welche bei Wärme Mikrogameten geliefert haben würden. — Bei den mehrzelligen Organismen kann es dagegen wohl keinem Zweifel unterliegen, daß eine wichtige Ursache der so oft extremen geschlechtlichen Differenzierung in Eier und Samenfäden die verschieden gute Ernährung in den Keimorganen ist, wobei wir nur an die mannigfaltigen Nähreinrichtungen für die Eizellen in den Ovarien zu denken brauchen. Und auch in den sogenannten Zwitterdrüsen müssen es letzten Endes doch äußere (Lage- und Ernährungs-) Unterschiede sein, die einzelne Urgeschlechtszellen zu weiblichen, andere zu männlichen stempeln. So haben Ancel und Buresch es wahrscheinlich gemacht, daß in der Zwitterdrüse der Pulmonaten die gleichen Urgeschlechtszellen zu Eiern oder Samenfäden heranwachsen, je nachdem sie mit einer sogenannten Nährzelle in Verbindung treten oder nicht.

Geeignete Objekte für den experimentellen Nachweis, daß äußere Faktoren, wie gute oder geringere Ernährung von großer Bedeutung für die Differenzierung von weiblichen oder männlichen Geschlechtsorganen sind, liefern uns die monözischen Moose und Farne. Zahlreiche Beispiele lehren, daß die Produktion weiblicher Geschlechtsorgane (Archegonien) einen besseren Ernährungszustand der Pflanze voraussetzt, als die der männlichen, der Antheridien, wie Oscar Schultze (1903) das Ergebnis zahlreicher Einzeluntersuchungen zusammenfassend hervorhebt. So erhielt Prantl, als er Sporen der Farne *Osmunda* und *Ceratopterus* auf stickstoffreie Nährlösungen aussäte, anstatt hermaphroditer nur Prothallien mit männlichen Geschlechtsorganen; doch wurden nachträglich neben den Antheridien auch noch Archegonien gebildet, wenn später salpetersaures Ammoniak der Nährlösung hinzugesetzt wurde. Umgekehrt wurden Prothallien mit nur weiblichen Geschlechtsorganen bei sehr stickstoffreicher Nährlösung gezüchtet. Durch eine andere Art der Versuchsanordnung konnte Klebs (1896) gemischtgeschlechtliche Prothallien von Moosen und Farnen in getrenntgeschlechtliche, mit nur männlichen Geschlechtsorganen umwandeln, indem er durch mangelhafte Beleuchtung den Ernährungsprozeß hemmte.

Was hier über die Abhängigkeit der Geschlechtsorgane der Haplonten von äußeren Faktoren gesagt wurde, das gilt ebenso auch für die Geschlechtsorgane, die der Diplont bei den höheren monözischen Pflanzen in Form der weiblichen und männlichen Blüten bildet. Bei den einhäusigen Kürbissen und Gurken gelingt es dem Experimentator verhältnismäßig leicht, durch wechselnde äußere Bedingungen, wie die Intensität der Belichtung oder den Feuchtigkeitsgehalt oder die Düngung die Produktion entweder von weiblichen oder von männlichen Blüten nach Belieben zu fördern oder ganz zu unterdrücken, und so aus der gemischtgeschlechtlichen Pflanze scheinbar eine getrenntgeschlechtliche

zu machen. Bei der monözischen Maispflanze läßt sich, um noch ein anderes Beispiel anzuführen, durch Ersatz der schwefelsauren Magnesia in der Nährlösung durch unterschwefelsaure die Bildung weiblicher Blüten leicht unterdrücken.

Aber auch die Produktion ganzer in weiblicher oder männlicher Richtung differenzierter Haplonten und Diplonten ist gar nicht selten von äußeren, nicht idioplasmatisch bedingten Faktoren abhängig. Wenn bei den heterosporen Farnen aus einer Makrospore ein weiblicher Gametophyt mit Archegonien, aus einer Mikrospore ein morphologisch recht verschieden aussehendes männliches Prothallium mit Antheridien hervorgeht, die ganze haploide Generation somit geschlechtlich differenziert ist, so ist die Ursache zweifellos in dem verschiedenen Gehalt an Nährmaterialien zu suchen, welche die Makro- und Mikrosporen zu ihrer Entwicklung mitbekommen haben. Ebenso sind einige Fälle bei Tieren aus verschiedenen Stämmen bekannt, wo durch die verschiedene Größe der Eier der gesamte Diplont, d. h. also das sich aus dem betreffenden Ei entwickelnde tierische Individuum, geschlechtlich in weiblicher oder männlicher Richtung differenziert ist. Das bekannteste Beispiel liefert der von Korschelt (1882), später von Malsen (1906) und Nachtsheim (1919) untersuchte Archiannellide *Dinophilus*. Dieser Wurm legt Kokons ab, in welchen neben großen Eiern sich auch auffallend kleinere befinden. Die einen entwickeln sich nach der Befruchtung zu Weibchen, die anderen zu den durch geringere Körpergröße ausgezeichneten Männchen. In diesem Fall kann die Befruchtung keinen Einfluß mehr auf das Geschlecht des sich bildenden Wurms ausüben. Denn schon ehe sie erfolgt, haben die Eier im Ovarium ihre über das Geschlecht entscheidende Größe erreicht, und zwar entstehen sie nach den neuesten Untersuchungen von Nachtsheim (1914) durch Verschmelzung mehrerer Ovozyten, wobei zur Bildung eines Weibcheneies wahrscheinlich mehr Ovozyten notwendig sind als zur Bildung eines kleineren Männcheneies. Ähnliche Verhältnisse sind auch bei einigen Aphiden nachgewiesen worden. Bei Phylloxera und den Rotatorien zum Beispiel werden beim Eintritt ungünstiger Ernährungsverhältnisse von einzelnen parthenogenetischen Weibchen größere „weibliche", von anderen kleinere „männliche" Eier gelegt, so daß auch hier schon vor der Bildung der Richtungskörper und der sich mit ihr vollziehenden Chromosomenverteilung darüber entschieden und an der Eigröße zu erkennen ist, ob sich ein Männchen oder ein befruchtungsbedürftiges Phylloxeraweibchen bilden wird.

Durch die soeben angeführte Beobachtung wurden Beard, v. Lenhossek und O. Schultze in zusammenfassenden Abhandlungen, die sie im Jahre 1903 über das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen veröffentlichten, zu der in ihrer Verallgemeinerung irrtümlichen Auffassung geführt, „daß die Bestimmung des Geschlechts ein Vorrecht des mütterlichen Organismus ist und daß diese Bestimmung schon vor der Befruchtung im Ei vollzogen erscheint".

Wenn wir schließlich noch die Ursachen für die Differenzierung der

sekundären Geschlechtscharaktere in weiblicher oder männlicher Richtung betrachten, so können wir auch hier in zahlreichen Fällen einen Einfluß nicht idioplasmatisch bedingter Faktoren konstatieren. Sehr beweisend ist der Fall der bereits erwähnten, durch ihren Geschlechtsdimorphismus ausgezeichneten *Bonellia*. Nach den trefflichen Untersuchungen von Baltzer (1914) ist das befruchtete Ei und die ganz junge Larve noch geschlechtlich indifferent. Wenn nun die indifferente, im Wasser umherschwärmende Larve Gelegenheit zu parasitischer Lebensweise am Rüssel eines alten Weibchens findet, sich an ihm festsetzt und gewisse Substanzen (Baltzer nennt sie direkt geschlechtsbestimmende) aus dem Wirtstier aufnimmt, so entwickelt sich aus ihr ein Männchen. Fehlt dagegen die Gelegenheit zum Parasitismus durch Mangel von weiblichen ausgewachsenen Tieren, sind die Larven also zu freier Lebensweise genötigt, so entstehen fast ausschließlich Weibchen. Gibt man den schwärmenden indifferenten Larven Gelegenheit zum Parasitismus, unterbricht man diesen aber, wie Baltzer es tat, vorzeitig, indem er die Larven künstlich vom Rüssel des Wirtstieres ablöste und sie freilebend weiterzüchtete, so entstehen Zwitter. Es hängt dabei von der Dauer des Parasitismus ab, ob bei diesem Experiment zweigeschlechtliche Hermaphroditen oder ob Gynandromorphe entstehen, bei denen zwar Keimorgane nur des einen Geschlechtes, daneben aber die sekundären Geschlechtsmerkmale beider Geschlechter als Mosaik gemischt vorhanden sind. Bei der künstlichen Ablösung vom Rüssel sind die einzelnen Organe in einem verschieden weit vorgeschrittenen Stadium geschlechtlicher Differenzierung. Die einen sind schon durch den Einfluß der vom Wirtstier gelieferten nährenden Substanzen stark männlich differenziert, bei anderen dagegen, die sich erst später entwickeln, hat die Differenzierung in männlicher Richtung noch nicht begonnen; fehlt bei ihrer Differenzierung der adäquate, in männlicher Richtung wirksame Reiz infolge der experimentellen Ablösung vom Wirtstier, so entwickeln sie sich in weiblicher Richtung. Besonders interessant ist der sich aus diesen Beobachtugen ergebende, von Baltzer gezogene Schluß, daß „die zu Männchen sich entwickelnden Larven alle Merkmale der Organisation des Weibchens besitzen; daß trotz der gewaltigen Verschiedenheit in geschlechtsreifem Zustand Männchen und Weibchen von *Bonellia* in ihrer Organisation fast durchweg homolog sind".

Ebenso wie bei *Bonellia* entwickeln sich bei der Mehrzahl der Tiere mit ausgeprägten sekundären Geschlechtsmerkmalen letztere zum großen Teil aus indifferenten Anlagen durch den Einfluß spezifischer Stoffe, die als Hormone bezeichnet und von den Keimdrüsen geliefert werden. Auch hier bestimmen also nicht idioplasmatisch bedingte Unterschiede, sondern gewisse chemische, im Körper produzierte Substanzen die Entwicklung in männlicher oder in weiblicher Richtung (Steinach 1912).

Aus den zahlreichen soeben angeführten Beispielen läßt sich erkennen, daß äußere, nicht idioplasmatisch bedingte Faktoren häufig eine

wichtige Rolle beim geschlechtlichen Differenzierungsprozeß spielen, und zwar erstreckt sich ihre Wirksamkeit auf alle die verschiedenen Formen und Grade, in denen sich, wie wir am Anfang des Kapitels dargelegt haben, die Geschlechtlichkeit äußern kann. Namentlich wirkt die reichere Ernährung entschieden in weiblich fördernder Richtung ein. Inwieweit sich aus der übereinstimmenden Wirkung ähnlicher äußerer Faktoren auf so verschiedene Gebilde wie Kerne und einzelne Zellen, ganze Organe der Haplonten und Diplonten und schließlich ganze Individuen der haploiden und der diploiden Entwicklungsphase Schlüsse auf einen gemeinsamen Angriffspunkt dieser äußeren Faktoren ziehen lassen, auf diese Frage werden wir noch später zurückkommen.

### b) Die Bedeutung innerer, auf der Zusammensetzung des Idioplasma beruhender Faktoren für die Geschlechtsbestimmung.

Eines der wichtigsten Ergebnisse der modernen Erbforschung scheint mir der Nachweis zu sein, daß die Entwicklung des Keims in weiblicher oder männlicher Richtung von einer besonderen Anlage der Erbsubstanz, einem Gen, abhängig ist. Der Nachweis konnte bisher schon an zahlreichen Vertretern des Organismenreiches, an Pilzen, Moosen, höheren Pflanzen und zahlreichen Tieren der verschiedensten Stämme erbracht werden, so daß an der allgemeinen Gültigkeit für sämtliche geschlechtlich differenzierte Lebewesen wohl kaum mehr zu zweifeln ist.

Die Untersuchungen von Blakeslee (1904, 1906), Burgeff (1914/15) und Kniep (1919) haben für verschiedene Pilze zu dem Ergebnis geführt, daß bei ihnen die Reduktionsteilung der Kerne geschlechtsdifferenzierend wirkt. Aus dem Diplonten entstehen weibliche und männliche Haplonten im Verhältnis 1 : 1. Kniep faßt seine Untersuchungen an dem isogamen Antherenbrand, *Ustilago violacea,* dahin zusammen, daß „bei der Keimung der Brandsporen zwei äußerlich gleiche, innerlich (physiologisch) aber verschiedene Sorten von Sporidien entstehen. Kopulation tritt nur ein, wenn beide Sorten zusammenkommen. Da die Brandsporen sicher nicht geschlechtlich verschieden sind, und da die physiologische Geschlechtsdifferenzierung schon gleich nach der Keimung nachweisbar ist, so folgt mit größter Wahrscheinlichkeit, daß sie bei der Reduktionsteilung zustande kommt.“ Wir dürfen annehmen, daß die beiden Sporidiensorten zwei verschiedene Gene enthalten, die bei der Reduktionsteilung voneinander getrennt worden sind.

Bei dem Schimmelpilz *Phykomyces nitens* hat Burgeff ebenso den Nachweis erbracht, daß aus dem geschlechtlich indifferenten Keimsporangium durch die Reduktionsteilung weibliche (+) und männliche (—) Mycelien entstehen. Als er nämlich *P. nitens* mit einer Mutante, der Varietät *piloboloides* kreuzte, erhielt er aus den Bastarddiplonten durch die Reduktionsteilung vier verschiedene Haplonten: *P. nitens* + und — und *P. piloboloides* + und —. Die primären Sexualcharaktere

dieses Pilzes werden also genau so vererbt, wie andere somatische Eigenschaften, sie werden nach den Mendel'schen Regeln aufgespalten und umkombiniert. Der Schluß ist daher nach dem gegenwärtigen Stand der Forschung gerechtfertigt, daß sie durch bestimmte Gene in den Kernen repräsentiert werden. Wir wollen sie mit den Buchstaben F und M bezeichnen und darunter idioplasmatisch in den Kernen lokalisierte Erbfaktoren verstehen, die in weiblicher bezw. männlicher Richtung geschlechtsdifferenzierend wirken können, wenn die adäquaten äußeren Entfaltungsbedingungen dafür vorhanden sind.

Für die Moose haben die grundlegenden Arbeiten Strasburger's (1909) zuerst nachgewiesen, daß die Kerne bei dem Prozeß der Geschlechtsdifferenzierung eine wichtige Rolle spielen. Es gibt hier eine ganze Anzahl Arten, deren Haplont nicht monözisch, sondern diözisch ist. Im Gegensatz zu den heterosporen Farnen läßt sich aber bei ihnen keinerlei im Diplonten erfolgende Differenzierung im Makro- und Mikrosporen beobachten. Trotzdem ist eine physiologische Verschiedenheit in geschlechtlicher Beziehung vorhanden. Denn aus der Hälfte der Sporen entwickeln sich weibliche, aus der anderen Hälfte männliche Moospflänzchen. Daß hier die physiologische Verschiedenheit der morphologisch gleichartigen Sporen durch die Reduktionsteilung zustande gekommen ist, kann aus Untersuchungen von Strasburger geschlossen werden. Denn wie dieser bei dem Lebermoos *Sphaerocarpus* festgestellt hat, gehen bei ihm aus ein und derselben Sporenmutterzelle zwei Sporen mit männlicher und zwei Sporen mit weiblicher Tendenz hervor. Die Geschlechtstrennung muß daher offenbar durch die Reduktionsteilung bewirkt worden sein.

Zu demselben Schluß sind ferner E. und E. Marchal (1911) durch ihre Regenerationsversuche mit diözischen Laubmoossporogonien geführt worden. Sie konnten zeigen, daß die durch Unterdrückung der Reduktionsteilung direkt aus dem Sporophyten gezüchteten diploidkernigen Moospflänzchen nicht mehr getrenntgeschlechtlich, sondern monözisch waren. Bei den diözischen Moosen und wahrscheinlich auch bei den diözischen Schachtelhalmen verläuft die Reduktionsteilung in Bezug auf die geschlechtsbestimmenden Faktoren nicht äquationell, sondern differentiell; es werden zweierlei genotypisch verschiedene Sorten von Sporen, weibliche und männliche, zu gleichen Teilen gebildet. Nennen wir wieder die das männliche und weibliche Geschlecht bestimmenden Faktoren M und F, so könnte man, wenn man die Verhältnisse bei den diözischen Moosen allein berücksichtigt, zu der Vorstellung gelangen, als ob durch die Reduktionsteilung die Faktoren M und F auf verschiedene Zellen verteilt würden. Denn es ist bisher trotz vieler Versuche nicht gelungen, durch äußere Faktoren das Geschlecht einer diözischen Moospflanze zu ändern.

In dieser Beziehung bieten uns aber die diözischen Schachtelhalme ein etwas abweichendes Verhalten dar. Bei ihnen kann der Experimentator, wie Noll (1907) gezeigt hat, durch verschiedene Ernährung

sowohl weibliche wie männliche, unter gewöhnlichen Bedingungen eingeschlechtlich diözische, auch zur Produktion von Geschlechtsorganen und Gameten des anderen Geschlechtes, damit also zur Monöcie bringen. Hier müssen also die beiden Faktoren M und F in jedem Individuum enthalten sein; im weiblichen überwiegt aber unter normalen Bedingungen der Faktor F, im männlichen umgekehrt der Faktor M. Während für einen monözischen Haplonten die Formel lauten würde M F, wobei M = F, so könnten wir für einen weiblichen Haplonten etwa die Formel Formel **M F**, wobei M < **F** ist, und für einen männlichen Haplonten die Formel M f, wobei M > f, aufstellen. Um die verschiedenen Resultate bei Moosen und Equiseten zu erklären, würde dann die naheliegende Annahme zu machen sein, daß bei den verhältnismäßig leicht geschlechtlich zu beeinflussenden Equiseten **F** und f in ihrer Potenz untereinander nicht sehr verschieden und sehr ähnlich der Potenz von M seien, während bei den diözischen Moosen **F** und f sehr stark voneinander und von dem Wert von M abweichen. Der bei der Befruchtung entstehende Diplont (Sporophyt) eines diözischen Mooses oder Equisetums hätte dann die Formel M **F** + M f und bei der Reduktionsteilung würden dann wieder zwei genotypisch verschiedene Sporen M **F** und M f entstehen.

Auch für viele Tiere hat die cytologische Erbforschung der letzten Jahre festgestellt, daß die Geschlechtsdifferenzierung durch idioplasmatisch fixierte Erbfaktoren bedingt ist. — In einer großen Anzahl genau mikroskopisch untersuchter Fälle unterscheiden sich männliche und weibliche Tiere durch den Chromosomenbestand ihrer Kerne. Bei den Insekten und Würmern sind nämlich die Weibchen mit zwei, die Männchen dagegen nur mit einem unpaaren Heterochromosom in ihren diploiden Kernen ausgestattet. Durch die Reduktionsteilung während der Spermiogenese wird das unpaare Chromosom nur einem Kern mitgegeben, so daß zwei Sorten von Samenfäden entstehen, solche mit und solche ohne ein Heterochromosom. Dagegen besitzen alle Eier nach der Reduktion ein Heterochromosom und geben mit denjenigen Samenfäden, die ebenfalls ein Heterochromosom haben, Weibchen, dagegen mit Samenfäden ohne das Heterochromosom Männchen.

Umgekehrt ist der Sachverhalt bei den Schmetterlingen. Bei ihnen ist das Männchen mit zwei Heterochromosomen, das Weibchen dagegen nur mit einem unpaaren Heterochromosom ausgestattet. Demzufolge entstehen durch die Reduktionsteilung nur eine Sorte von Samenfäden, dagegen zwei Sorten von Eiern, von denen nach der Befruchtung die Hälfte Männchen, die andere Hälfte Weibchen liefert. Also wirken hier geschlechtsbestimmend nicht Plasmaverschiedenheiten der Eier, wie bei *Dinophilus,* sondern Kern-, d. h. Idioplasmaverschiedenheiten, die durch die Reduktionsteilung geschaffen werden.

Ganz unabhängig von den cytologischen Ergebnissen hat in erfreulicher Übereinstimmung die experimentelle Vererbungswissenschaft ebenfalls zu dem Ergebnis geführt, daß von den beiden Geschlechtern das eine heterogamet, das andere dagegen homogamet sein muß. Hier fallen

ins Gewicht die Beobachtungen über die sogenannte geschlechtsgebundene Vererbung gewisser somatischer Eigenschaften. Von den zahlreichen schon bekannten Beispielen sei eines hier kurz besprochen.

Bei der Obstfliege, *Drosophila,* treten sehr häufig Mutationen auf, von denen einige besonders interessant sind, weil sie vorwiegend nur bei dem einen Geschlecht, dem männlichen, beobachtet werden. Während normalerweise die *Drosophila ampelophila* rote Augen und lange Flügel hat, fand Morgan (1910, 1911, 1913) bisweilen in seinen Kulturen weißäugige oder auch kurzflügelige Männchen, die er in zahlreichen Experimenten auf ihre Erblichkeitsfaktoren untersuchte. So kreuzte er z. B. ein normales, rotäugiges Weibchen mit einem weißäugigen Männchen und erhielt eine ausschließlich rotäugige $F_1$-Generation mit einem Geschlechtsverhältnis von 1 : 1. Er zog daraus die nach den Mendel'schen Regeln sich ergebende Folgerung, daß die rote Augenfarbe über die weiße dominierte. Überraschend war das Resultat der reziproken Kreuzung, weißäugiges Weibchen (das sehr selten auftritt) × normales rotäugiges Männchen. Morgan erhielt stets, so oft er die Experimente auch wiederholte, 50 Proz. rote Weibchen + 50 Proz. weiße Männchen. Dieses Ergebnis ist nur dann zu verstehen, wenn das Männchen das Gen für die rote Augenfarbe in seinen diploiden Zellen nur einmal besitzt, also in dieser Beziehung heterozygot ist. Es müssen demnach zweierlei Spermatozoen gebildet werden. Die einen enthalten den Faktor rot, und wenn sie ein Weibchen, das in Bezug auf den Faktor weiß homozygot ist, befruchten, so entstehen rotäugige Fliegen, da ja rot über weiß dominiert. Anders, wenn die zweite Art Spermatozoen, denen der Faktor rot fehlt, dieselben Eier befruchten. Dann werden nur weißäugige Nachkommen erzeugt. Auf diese Weise läßt sich gut erklären, warum die eine Hälfte der $F_1$-Generation rotäugig, die andere weißäugig ist; es bleibt aber noch die Frage zu beantworten, warum alle rotäugigen Tiere weiblich, alle weißäugigen männlich sind. Nach Morgan (13), Wilson (12), Goldschmidt (12) genügt hierzu eine einzige Annahme. — Auch bei *Drosophila* wurde, wie bei vielen anderen Insekten, cytologisch ein im männlichen Geschlecht unpaares Heterochromosom nachgewiesen. Wenn nun der Faktor für rotäugig, sowie für alle anderen nicht näher besprochenen, im Männchen von *Drosophila* im heterozygoten Zustand vorhandenen Gene, in eben diesem Heterochromosom lokalisiert sind, so wird uns der Mechanismus der geschlechtsgebundenen Vererbung ohne weiteres verständlich. Ein rotäugiges Männchen hat ein einziges x-Chromosom, und da in diesem der Faktor rot enthalten ist, besitzt es auch nur einmal dies Gen rot. Ein weißäugiges Weibchen hat zwei x-Chromosome, beide ohne den Faktor rot. Die Nachkommen werden zur Hälfte zwei x-Chromosome besitzen, und zwar ein väterliches x-Chromosom mit dem Gen rot, ein mütterliches ohne dasselbe. Es werden dies also rotäugige Weibchen sein, da rot über weiß dominiert. Die andere Hälfte wird nur ein mütterliches x-Chromosom, das den Faktor rot entbehrt, haben, und wird daher aus weißäugigen Männchen bestehen.

Bei der reziproken Kreuzung: rotäugige Weibchen × weißäugige Männchen sind natürlich alle Nachkommen rotäugig, da das homozygotische Weibchen jedem seiner Nachkommen einmal den dominanten Faktor rot liefert. Es folgt aus dieser Annahme weiter, daß ein weißäugiges Männchen niemals seiner männlichen Nachkommenschaft den Faktor für weiße Augen (bezw. das Fehlen von rot) vererben kann. So erklärt sich die besonders auffallende Erscheinung, daß das mutierte Männchen nur durch seine Töchter, nie durch seine Söhne, die betreffende neue Eigenschaft auf seine Enkel übertragen kann, von denen nur die männlichen Individuen diese neue Eigenschaft auch zur Schau tragen, während sie im weiblichen Geschlecht zwar genotypisch vorhanden, sich aber, weil rezessiv, gegen das ebenfalls anwesende unmutierte Gen phänotypisch nicht äußern kann. Nur bei der Kreuzung eines solchen heterozygoten Weibchens mit einem mutierten Männchen entstehen auch homozygote, mutierte Weibchen, die die neue Eigenschaft nun auch sichtbar zeigen.

Während noch eine Reihe von anderen Tieren, wie z. B. auch der Mensch, und von den höheren Pflanzen das diözische *Melandrium* (Baur 1912 und G. H. Shull 1914) sich in Bezug auf die geschlechtsgebundene Vererbung genau so wie *Drosophila* verhalten, liegen die Verhältnisse bei einigen Vögeln (Huhn, Kanarienvogel) und bei dem Schmetterling *Abraxas grossulariata* insofern umgekehrt, als hier die Vererbung gewisser somatischer Eigenschaften nicht an das männliche, sondern an das weibliche Geschlecht gebunden ist. So ist z. B. die Varietät *lacticolor* des Stachelbeerspanners, die den geschlechtsgebundenen Vererbungstypus zeigt, umgekehrt wie die weißäugige *Drosophila* häufig in weiblichen, selten dagegen in männlichen Exemplaren anzutreffen. Die Eigenschaft *lacticolor* vererbt sich von den Weibchen, wie Doncaster gezeigt hat, nur durch die Söhne auf die Enkel, von denen nur die weiblichen Exemplare in 50 % als Varietät *lacticolor* auftreten. Aus dieser Beobachtung ist zu schließen, daß umgekehrt wie bei *Drosophila* bei *Abraxas* das weibliche Geschlecht heterozygot in Bezug auf die Gene sein muß, die die geschlechtsgebundene Vererbungsweise zeigen.

Es ist nun von größtem Interesse, daß, ganz unabhängig von diesen durch das Vererbungsexperiment gewonnenen Resultaten, Seiler (1914, 1917) durch mikroskopische Beobachtung an Schmetterlingen den Nachweis erbracht hat, daß bei ihnen das weibliche Geschlecht ein unpaares Heterochromosom besitzt, also im Gegensatz zu den anderen Insekten und den Würmern das digametische ist. Wenn wir auch hier die Annahme machen, daß die Gene, die die geschlechtsgebundene Vererbungsform tragen, in dem Heterochromosom lokalisiert sind, so erklärt sich ohne weiteres das entgegengesetzte Verhalten, das zwischen *Abraxas* einerseits und *Drosophila* andererseits besteht. Es kann also wohl als Tatsache angesehen werden, daß die Gene für die somatischen Eigenschaften, die als geschlechtsgebundene vererbt werden, im Heterochromosom lokalisiert sind.

Weniger geklärt ist dagegen die Rolle, welche die Heterochromosomen bei der Geschlechtsdifferenzierung spielen. Als die Lehre Mendel's zu immer zahlreicheren Untersuchungen den Anstoß gab, tauchte auch der Gedanke auf, daß in den Heterochromosomen zugleich auch die Träger gewisser geschlechtsdifferenzierender Gene zu erblicken seien. Castle (1909) stellte zuerst die Hypothese auf, daß zwei in weiblicher und in männlicher Richtung wirksame Geschlechtsgene F und M ein mendelndes Paar bilden. Der Versuch aber, diese Gene in die Heterochromosomen zu lokalisieren, führte zu so unwahrscheinlichen Schlußfolgerungen, daß die Hypothese wieder verlassen werden mußte. Mehr Anklang fand bis vor kurzem die namentlich von Wilson (1911) vertretene Vorstellung, daß das ganze im Heterochromosom lokalisierte Chromatin oder doch wenigstens bestimmte Teile rein quantitativ bei der Geschlechtsdifferenzierung wirksam seien. Eine Dosis davon bewirkt nach seiner Meinung eine Entwicklung in männliche, 2 Dosen dagegen eine solche in weiblicher Richtung. Indessen ist auch diese Hypothese nicht mehr haltbar, seitdem Seiler bei den Schmetterlingen festgestellt hat, daß hier Eier mit 2 Heterochromosomen nicht ein Weibchen, sondern umgekehrt ein Männchen liefern.

Neuerdings nimmt daher Goldschmidt (1914) an, daß zwei verschiedene, in männlicher und weiblicher Richtung tätige Gene, M und F, an der Geschlechtsdifferenzierung beteiligt sind, daß diese aber nicht ein mendelndes Paar MF bilden, sondern daß je 2 M und je 2 F miteinander mendeln. Bei den Insekten und Würmern sind im weiblichen Geschlecht beide Faktorenpaare in homozygotem Zustand vorhanden, **MMFF**, wobei **F** über **M** dominiert. Beim Männchen dagegen ist das **F**-Paar in heterozygotem Zustand vertreten, als **Ff**, wobei f entweder das völlige Fehlen oder auch nur eine geringe Stärke gegen **F** bedeutet, MM ist nun über **Ff** dominant. Bei den Schmetterlingen ist nach Goldschmidt's Anschauung umgekehrt das Männchen in beiden Paaren homozygot **MMFF**, wobei **M** über F dominiert. Dem Weibchen kommt die Formel **M**mFF zu, wobei **M**m gegen **FF** rezessiv ist. Nimmt man nun noch ferner an, daß die Erbfaktoren, in denen beide Geschlechter homozygot sind, also MM bei den Insekten und Würmern, FF bei den Schmetterlingen, in einem gewöhnlichen Chromosomenpaar lokalisiert sind, die Gene aber, die bei dem einen Geschlecht im homozygoten, bei dem anderen im heterozygoten Zustand vertreten sind. also **Ff** bei den Insekten und Würmern, **M**m bei den Schmetterlingen, Bestandteile der Heterochromosomen sind, so lassen sich alle bisher bekannten Tatsachen der experimentellen und cytologischen Erbforschung miteinander in volle Übereinstimmung bringen.

Es ist nun von Interesse, daß wir auch bei einer ganz anderen Betrachtungsweise des Problems zu genau derselben Formulierung kommen, wie sie Goldschmidt gegeben hat. Wir gehen dabei von der wissenschaftlich gut begründeten Annahme aus, daß bei vielen diözischen Organismen der getrenntgeschlechtliche Zustand sich sekundär aus einem

gemischtgeschlechtlichen entwickelt hat. Dies ist wohl sicher zutreffend für die diözischen Moose, wo wir alle Übergänge von monözischen zu rein diözischen Formen finden, für die höheren Pflanzen, wo die diözischen Arten noch oft rudimentäre Organanlagen des anderen Geschlechtes aufweisen, und für viele höhere Tiere (z. B. zahlreiche Wirbeltiere), bei denen der Embryo auch Geschlechtsorgane des anderen Geschlechtes bildet, die erst später eine Rückbildung erfahren.

Wenn wir uns nun die Frage vorlegen, wie phylogenetisch die Entstehung des getrennt- aus dem gemischtgeschlechtlichen Zustand zu denken ist, so hätten wir also, um mit den Moosen anzufangen, zu erklären, wie aus einer monözischen Moospflanze mit der Formel MFMF für den Sporophyten, MF für den Gametophyten (S. 67), eine diözische wird mit der Formel **M F** M f für den Diplonten, **M F** für die weiblichen, M f für den männlichen Haplonten oder Gametophyten. Wie uns ein Vergleich beider Formeln zeigt, genügt also zur Entstehung eines diözischen Mooses nicht etwa eine Schwächung, resp. eine Stärkung von F allein für sich, sondern gleichzeitig muß F einmal zu **F**, das andere Mal zu f werden[3]). Erst dann würde die Reduktionsteilung anstatt der gleichen Haplonten mit der Formel M F = ⚥, die ungleichen mit der Formel **M F** = ♀ und M f = ♂ liefern und so aus einer monözischen eine diözische Moospflanze entstehen.

Das gleiche würde aber auch eintreten, wenn nicht am F-paar, sondern am M-paar analoge Veränderungen aufgetreten wären. Es würden dann die haploiden Moospflanzen von der Formel **M** F = ♂ und m F = ♀ entstehen. Welche von diesen beiden Alternativen im speziellen Fall realisiert ist, vermögen wir nicht zu sagen, für die Richtigkeit dieser Betrachtungsweise lassen sich aber sehr gut die bereits erwähnten Regenerationsversuche E. und E. Marchal's verwenden, die durch Unterdrückung der Reduktionsteilung aus diözischen Moosen wieder monözische Moospflänzchen züchteten, denen also die Formel M**F**Mf = MFMF (resp. **M** F m F = MFMF) zukommen würde.

Wenn wir uns jetzt von den Moosen den höheren Pflanzen und Tieren zuwenden, so lautet für die gemischtgeschlechtlichen Arten die Genformel des Diplonten ebenfalls MFMF, wobei M und F die gleiche Potenz haben. Nehmen wir jetzt weiter an, daß der gleiche Mutationsvorgang wie bei der Entstehung der diözischen Moose auch bei den höheren getrenntgeschlechtlichen Pflanzen und Tieren den Faktor F betroffen hat, so werden auch hier durch die Reduktionsteilung haploide

3) Am einfachsten ist die Annahme, daß durch einen Mutationsvorgang bei der Reduktionsteilung das Faktorenpaar FF nicht gleichmäßig, wie es für gewöhnlich der Fall ist, sondern zu ungleichen Hälften, im Extrem 2 F und 0 auf die beiden Tochterzellen verteilt wird. Die mehrfach beschriebene „Duplizität" des Heterochromosoms — so hat man nach Buchner bei Lokustiden und bei Blatta an jungen Spermatogonienkernen das Heterochromosom deutlich geteilt gesehen —, sind vielleicht noch ein Hinweis auf die Entstehung des Heterochromosoms aus zwei verschiedenen miteinander verschmolzenen Einzelchromosomen.

Zellen von der Formel MF und Mf gebildet. Während aber bei den Moosen der Diplont noch geschlechtlich indifferent ist und erst nach der Reduktionsteilung die Spore MF weibliche, die Spore Mf männliche Gametophyten oder Haplonten liefert, sind bei den höheren gemischtgeschlechtlichen Pflanzen und Tieren bereits vor der Reduktionsteilung die Sporenmutterzellen bezw. die Ovo- und Spermiocyten geschlechtlich differenziert, wie wir bereits dargelegt haben. Es entstehen also durch den von uns angenommenen Mutationsvorgang, und das ist ein wichtiger Unterschied gegenüber den Moosen, sowohl Eier wie Samenfäden (bezw. Pollenkörner) mit der Formel MF und Mf. Durch ihre Vereinigung ergeben sich folgende drei verschiedene Kombinationen: 1. MFMF, 2. MFMf, 3. MfMf. Davon entsprechen Nummer 1 und 2 genau den Erbformeln, wie sie Goldschmidt für das weibliche und männliche Geschlecht aufgestellt hat. Nummer 3 müßte der Formel nach ein Männchen sein, mit Nummer 1 gepaart würde es ausschließlich Individuen mit der Formel MFMf liefern und so sich nicht in seiner Nachkommenschaft erhalten. Tatsächlich ist uns von der Existenz eines solchen Männchens, das nur eine Sorte von Nachkommen liefert, nichts bekannt. Daß Nummer 1 MFMF ein Weibchen ist, ist ohne weiteres klar, dagegen müßte man nach unserer phylogenetischen Ableitung und den Verhältnissen bei den künstlich diploiden Moosen erwarten, daß Nummer 2 MFMf eigentlich wieder hermaphrodit sei. Wenn es sich tatsächlich als rein männlich erweist, so müssen wir die Hilfsannahme machen, daß Ff gegen FF eine Potenzabschwächung erfahren hat. Wenn wir aber von dieser noch ungeklärten Schwierigkeit absehen, so führt auch die evolutionistische Ableitung zu derselben Forderung, zu der Goldschmidt auf ganz anderem Wege gekommen ist, daß nämlich bei den höheren Pflanzen und Tieren das eine Geschlecht homo-, das andere digamet sein muß. Aber auch der zweite Typus, wo das weibliche Geschlecht das digamete ist, läßt sich leicht phylogenetisch ableiten. Wir brauchen nur anzunehmen, daß nicht an dem Faktor F, sondern an dem Faktor M sich der gleiche Mutationsvorgang abgespielt hat. Es werden dann weibliche und männliche Gameten mit der Genformel MF und mF gebildet, die die drei Kombinationen 1. FMFM, 2. FMFm, 3. FmFm liefern. Nummer 1 und 2 produzieren bei der Kreuzung stets ihresgleichen und entsprechen der Goldschmidt'schen Formel für Männchen und Weibchen bei den Schmetterlingen. Nummer 3, nach der Genformel ein Weibchen, gibt mit 1 gekreuzt dagegen nur Weibchen von der Formel FMFm, verschwindet dadurch völlig und ist daher auch nicht mehr nachzuweisen. Auch in diesem Fall müssen wir wieder die Hilfsannahme machen, daß Ff, das nach unserer Annahme aus FF entstanden ist, in seiner Potenz nicht gleich, sondern schwächer als FF ist[4]).

4) Es sei ausdrücklich darauf hingewiesen, daß bereits R. Hertwig (1912) ähnliche Überlegungen angestellt, wenn auch im speziellen nicht weiter ausgeführt hat. Er hält es für wahrscheinlich (S. 108), „daß ein genetischer Zusammenhang anzunehmen

## Das Zusammenwirken äußerer und innerer Faktoren bei der Geschlechtsbestimmung.

Nachdem wir auf den vorausgegangenen Seiten haben feststellen können, daß bald mehr äußere, bald innere erbliche Faktoren bei der Bestimmung des Geschlechts als ausschlaggebend in den Vordergrund treten, wollen wir uns jetzt noch mehr Klarheit über das Zusammenwirken beider zu verschaffen suchen. Wir beginnen wieder mit den gemischtgeschlechtlichen Pflanzenformen. Mag es sich bei ihnen um Haplonten (Moose, Farne) oder Diplonten (höhere Pflanzen) handeln, so halten sich nach unserer Annahme die Erbfaktoren M und F, die geschlechtsbestimmend in weiblicher oder männlicher Richtung wirken, das Gleichgewicht. Äußere Umstände in dem früher definierten Sinne wirken dadurch geschlechtsdifferenzierend, daß sie bald dem weiblichen, bald dem männlichen Faktor das Übergewicht verleihen oder einem allein zur Wirksamkeit verhelfen. Anders liegen dagegen die Verhältnisse bei den zahlreichen diözischen Haplonten und Diplonten. Hier ist in der einen Hälfte der Individuen das Gen F, in der anderen Hälfte das Gen M an Potenz dem anderen überlegen; hier können daher die äußeren Faktoren oft keinen geschlechtsbestimmenden Einfluß mehr ausüben, namentlich wenn die Potenzunterschiede sehr groß sind, oder gar ein Faktor ganz fehlt. Doch sind einige Fälle auch bei den idioplasmatisch verschiedenen diözischen Haplonten und Diplonten bekannt, wo äußere Faktoren trotzdem geschlechtlich umstimmend wirken können, wahrscheinlich weil der Potenzunterschied zwischen M und F nur gering ist.

Die Prothallien der Schachtelhalme entwickeln sich gewöhnlich diözisch; werden sie aber extrem ernährt, so zeigt sich, daß eine sehr gute Ernährung die Ausbildung von weiblichen an Stelle von männlichen, dagegen eine Unterernährung die Produktion von männlichen Sexualorganen an eigentlich weiblichen Vorkeimen zur Folge hat. Durch Entzug oder Darbietung von Phosphaten läßt sich diese geschlechtliche Umstimmung, wie Noll (1907) gezeigt hat, sicher erzielen.

---

ist zwischen der Reduktionsteilung, welche zur Differenzierung männlicher und weiblicher Sporen führt (Moose), und der Reduktionsteilung, welche Männchen und Weibchen erzeugende Spermatozoen bezw. Eier sondert". „Wie man sich diesen Zusammenhang vorstellen kann, lehren uns die heterogenen Farne, bei denen ein Unterschied zwischen Makro- 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 dem von ihm abstammenden Sporophyten zum Austrag kommen. Denn es würden zweierlei Mikrosporen (ev. auch zweierlei Makrosporen) gebildet werden und demgemäß auch zweierlei männliche (ev. 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."

Wird die in der Regel streng getrenntgeschlechtliche Lichtnelke *Melandrium* von dem Brandpilz *Ustilago violacea* infiziert, so kommt es unter der stofflichen Einwirkung des Pilzes zu einer weitgehenden Ausbildung der sonst ganz rudimentären Staubgefäße bei den weiblichen Pflanzen, die dadurch zu Hermaphroditen werden.

Aber nicht nur bei den Pflanzen, sondern auch bei den höheren Tieren sind mehrere hierher gehörende Beispiele bekannt. Sehr bemerkenswert sind die Versuche von R. Hertwig (XXVI 1907, 1912), der dadurch, daß er Froscheier durch Trennung der kopulierten Pärchen überreif werden ließ, und dann erst dieselben befruchtete, eine bedeutende Verschiebung des Sexualitätsverhältnisses 1 ♀ : 1 ♂, wie es für den Frosch als normal bezeichnet werden kann, nach der männlichen Seite erzielen konnte. In einigen Versuchen mit 90 Stunden überreifen Eiern erhielt R. Hertwig ausschließlich Männchen, während dieselben Versuchspärchen aus Eiern, die in normaler Reife abgelegt worden waren, beiderlei Geschlechter in annähernd gleichem Zahlverhältnis geliefert hatten. Leo Adler (XXVI 1917), der diese Versuche mit dem gleichen Ergebnis wiederholte, entdeckte an den Fröschen aus der Überreifekultur gleichzeitig eine kropfartige Mißbildung der Schilddrüse und eine Wucherung der Thymusdrüse. Da nun diese Organe sich frühzeitiger als die Geschlechtsorgane differenzieren, so ist es, wie Adler ausführt, möglich, daß die Veränderung an den genannten endokrinen Drüsen die primäre Folge der Eiüberreife darstellt, und daß die Hormone, die diese krankhaft veränderten Stoffwechselorgane absondern, ihrerseits einen geschlechtsdifferenzierenden Einfluß in männlicher Richtung auf die sich später entwickelnden Keimorgane ausüben.

Es verdient noch erwähnt zu werden, daß, wie schon Pflüger beobachtet, R. Hertwig und seine Schüler Kuschakewitsch (1911) und Witschi (1914) genau beschrieben haben, die jungen Fröschchen nach der Metamorphose noch häufig längere Zeit geschlechtlich indifferent oder sogar hermaphrodit sind, ein Zeichen, daß der Potenzunterschied der geschlechtsdifferenzierenden Erbfaktoren beim Frosch offenbar nicht sehr erheblich ist, und daher eine geschlechtliche Umstimmung bei ihnen leichter erfolgen kann, als bei der überwiegenden Mehrzahl der getrenntgeschlechtlichen Tiere, wo alle derartigen Versuche bisher ohne Erfolg geblieben sind (O. Schultze 1903).

Eine andere Möglichkeit, auf die R. Hertwig zur Erklärung seiner Überreifeversuche hinweist, ist die, daß durch die Überreife der Ablauf der Reifeteilung in dem Sinne verändert würde, daß an Stelle von 2 verschiedenen Sorten stets nur eine Sorte von Eiern entsteht und zwar solche, die ein Heterochromosom besitzen und damit zur Entwicklung von männlichen Tieren tendieren. Leider ist uns bisher nicht bekannt, ob beim Frosch das weibliche Geschlecht digamet ist, wie es diese Hypothese annimmt. Sollte sie aber zutreffen, so läge in den Versuchen von R. Hertwig kein Fall von Geschlechtsumstimmung, sondern nur von Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses vor dadurch.

daß eine Sorte von Gameten nicht zur Ausbildung gelangt, wie etwa in ähnlicher Weise bei den Aphidenmännchen eine Sorte von Spermien zugrunde geht. Einen sicheren Fall von experimenteller Verschiebung des normalen Geschlechtsverhältnisses durch Begünstigung einer der zwei nicht nur morphologisch sondern auch physiologisch untereinander verschiedenen Sorte von Pollenkörnern hat kürzlich Correns bei *Melandrium* veröffentlicht. (1919.)

Dagegen handelt es sich bei *Rhabditis nigrovenosa* wohl sicher um eine Art von Geschlechtsumstimmung. Dieser zur Gruppe der Nematoden gehörende Wurm kommt in zwei miteinander alternierenden Formen vor, einer freilebenden, die aus weiblichen und männlichen Tieren besteht, und einer parasitisch in der Lunge des Frosches lebenden Generation, die hermaphrodit ist. Boveri (1911) und Schleip (1911) haben unabhängig voneinander nachgewiesen, daß in der freilebenden Generation die Weibchen 2, die Männchen 1 Heterochromosom in ihren Kernen führen, und daß die schmarotzenden hermaphroditen Tiere ebenfalls 2 Heterochromosomen, also den für das weibliche Geschlecht charakteristischen Chromosomenbestand besitzen. Wenn diese, sonst durchaus weiblich gebauten Tiere in ihrem Ovar zeitweise Samenfäden anstatt Eier bilden, so muß ein Außenfaktor unbekannter Art, vielleicht die mit dem Parasitismus verknüpften besonderen Ernährungsverhältnisse, die Faktoren F in ihrer Potenz gegenüber den Faktoren M geschwächt haben. Tatsächlich haben Boveri und Schleip nachgewiesen, daß eines der beiden Heterochromosomen, nach unserer Annahme die Träger des Faktor F, bereits in den Spermiocyten ein abnormes Verhalten erkennen läßt und später bei der Samenreife ganz aus den Kernen eliminiert wird.

Bemerkenswert ist ferner, daß bei einer größeren Anzahl von Nematoden, worauf Maupas (1901) zuerst aufmerksam gemacht hat, die Zahl der Männchen eine ganz verschwindend kleine ist. Auf 1000 Weibchen kommt kaum 1 Männchen. Die Weibchen sind dann stets hermaphrodit, d. h. sie entwickeln zeitweise in ihren Ovarien Samenfäden. Man nennt infolgedessen diese Drüsen auch Zwitterdrüsen.

Ebenfalls durch den Besitz von Zwitterdrüsen sind viele Schnecken ausgezeichnet. In allen Follikeln werden Eier und Samenfäden dicht nebeneinander ausgebildet. Um eine Selbstbefruchtung zu verhindern, reifen dieselben jedoch zu verschiedenen Zeiten. Auf Grund vergleichend anatomischer Tatsachen nimmt man jedoch auch für diese Zwitter, ebenso wie für die erwähnten Nematoden an, daß hier der Hermaphroditismus nicht primär ist, sondern aus dem getrenntgeschlechtlichen Zustand hervorgegangen ist, indem bei gleichzeitigem Schwund der Männchen weibliche Tiere männliche Sexualprodukte entwickelten, daß also auch hier eine Potenzschwächung von F gegenüber M eingetreten ist.

Schließlich sei in diesem Zusammenhang noch einmal darauf hingewiesen, daß bei den im männlichen Geschlecht digameten Insekten und Würmern die eine Hälfte der haploiden Spermiden nach ihrer Erb-

formel MF sich eigentlich in weiblicher Richtung differenzieren sollte. Wenn dies nicht geschieht, so läßt es sich in der Weise erklären, daß die Entwicklung in männlicher Richtung unter dem vorangegangenen Einfluß des nicht reduzierten diploiden Kernes MMFf bereits so fest im Plasma fixiert ist, daß der Potenzunterschied zugunsten des F-Faktors, der durch die Reduktion herbeigeführt worden ist, sich nicht mehr in weiblicher Richtung geltend machen kann. So kommt es, daß das physiologische Verhalten dieser Zellen gerade das Entgegengesetzte von dem ist, was wir nach ihrer Erbformel erwarten sollten.

**Endergebnis der Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung.**

Nach unserem Überblick über die geschlechtsbestimmenden Ursachen sei jetzt noch einmal auf die schon am Anfang des Kapitels aufgeworfene Frage eingegangen, ob eine einheitliche Erklärung des ganzen Problems der geschlechtlichen Differenzierung überhaupt möglich ist, ob wir für alle die verschiedenen Gebilde — Zellen, Organe, ganze Individuen — auf die sich die geschlechtliche Differenzierung nach unserer Darlegung erstreckt, überhaupt die gleichen geschlechtsdifferenzierenden Gene anzunehmen berechtigt sind, wie es auf den vorangegangenen Seiten geschehen ist, oder ob es deren viele verschiedene gibt und wir damit auf eine einheitliche Lösung des Problems verzichten müssen. Soweit die Frage bisher überhaupt klar formuliert worden ist, wurde sie meist zugunsten der zweiten Alternative beantwortet. So nahm Goldschmidt (1911, 1914), der die primären und die sekundären Geschlechtsorgane bei den Schmetterlingen betrachtete, einmal je einen Erbfaktor für weibliche und männliche primäre Geschlechtsorgane F und M, außerdem aber noch ein zweites Faktorenpaar für weibliche und männliche sekundäre Geschlechtsorgane G und A an. Baur (1914) meint, daß die „Geschlechtstrennung im Diplonten und im Haplonten ganz verschiedene Dinge seien". Demgegenüber scheint uns eine einheitliche Lösung des Problems der Geschlechtsdifferenzierung doch möglich, ja geradezu geboten zu sein. Für sie fällt die Beobachtung schwer ins Gewicht, daß die Reduktionsteilung bei den verschiedensten Lebewesen genotypisch in gleicher Weise, mag es sich um Haplonten oder Diplonten handeln, in vielen Fällen geschlechtsdifferenzierend wirkt, und daß ebenso die Wirkung ähnlicher äußerer Faktoren sich so übereinstimmend bei der geschlechtlichen Differenzierung von einzelnen isolierten Zellen oder von ganzen vielzelligen Individuen äußert.

Ermöglicht wird aber eine solche einheitliche Lösung durch die einfache Annahme zweier geschlechtsdifferenzierend wirkender Gene M und F, die, in jedem Zellkern vorkommend, je nach dem Stärkeverhältnis untereinander und je nach der realisierenden Einwir-

kung nicht-idioplasmatischer Faktoren bald nur einzelne Zellen, bald ganze Zellkomplexe, bald ganze vielzellige Individuen zu männlichen oder weiblichen stempeln.

Nach dieser Auffassung ist für die Bildung der Gameten, um ein Beispiel anzuführen, ein einheitlicher Anlagekomplex in allen Zellkernen vorhanden, der sowohl die Spezialeigenschaften der für die betreffende Spezies charakteristischen Eier wie der Samenfäden umfaßt. So mag er z. B. ein Gen für die Größe und Form der Eizellen, ferner Gene für die Länge des Schwanzes und die Beschaffenheit des Perforatoriums des Samenfadens in sich bergen. Wenn nun der Faktor M für Männlichkeit in einer Urgeschlechtszelle zur Dominanz über den F-Faktor gelangt, so werden durch den M-Faktor die Faktoren für die männlichen Geschlechtscharaktere, dagegen nicht die des weiblichen Geschlechts zur Entfaltung veranlaßt *). Ja es ist noch nicht einmal nötig, für jede in den weiblichen und männlichen Geschlechtszellen zutage tretende Differenz verschiedene Gene anzunehmen, ist doch die Möglichkeit durchaus gegeben, daß ein und dasselbe Gen, je nachdem es von dem F- oder M-Faktor beeinflußt wird, verschiedene Außeneigenschaften hervorbringt.

Zu einer ähnlichen Vorstellung ist auch Lipschütz (1919) in seiner kürzlich veröffentlichten Schrift über die Wirkung der weiblichen und männlichen Hormone auf die sekundären Geschlechtscharaktere bei den Säugetieren und Vögeln, die von der Pubertätsdrüse abhängig sind, gekommen, wenn er sagt, daß bei der Vererbung der asexuellen Embryonalform „sowohl die für die Rasse charakteristischen weiblichen und männlichen Reaktionsmöglichkeiten übertragen werden", so daß wir „für die sekundären weiblichen und männlichen Geschlechtsmerkmale keine besonderen geschlechtsspezifischen oder sexuellen Erbfaktoren zu fordern brauchen". Je nachdem auf die asexuelle Anlage das weibliche oder männliche von der entsprechenden Pubertätsdrüse produzierte Hormon einwirkt, entstehen die weiblichen oder die männlichen sekundären Geschlechtscharaktere, wie die Kastrations- und Transplantationsversuche von Steinach, Lipschütz und Brandes gezeigt haben. Bemerkenswert ist, daß die transplantierte heterologe Keimdrüse mit ihren innersekretorischen Zellen nur auf diejenigen Geschlechtsmerkmale von Einfluß ist, die noch nicht sexuell ausdifferenziert sind, so daß das Entwicklungsstadium, auf dem die Operation vorgenommen wird, für das Endergebnis von großer Bedeutung ist.

Ebenso wie nun bei den sekundären Geschlechtscharakteren der Säugetiere die von außen auf die Zellen einwirkenden Hormone geschlechtlich differenzierend einwirken, so können auch im Inneren der Zellen

*) Durch diese Annahme wird auch aufs einfachste die wohlbekannte Erscheinung erklärt, daß die Anlagen für beide Geschlechter stets, wenn auch die einen nur latent, sowohl in den weiblichen wie in den männlichen Individuen vorhanden sind und von beiden in gleicher Weise vererbt werden.

die vom Kern unter dem Einfluß der Geschlechtsfaktoren F bezw. M, gebildeten Stoffe (Hormone) das indifferente Plasma in weiblicher oder männlicher Richtung differenzieren, so daß weibliche oder männliche Geschlechtszellen, weibliche oder männliche Pubertätsdrüsenzellen, und bei den Insekten mit ihren konkordanten Geschlechtscharakteren schließlich wohl alle Somazellen in geschlechtlich differenzierter Form entstehen.

Den experimentellen Beweis für die Richtigkeit dieser Anschauung hat Goldschmidt durch seine bedeutungsvollen Untersuchungen über die Intersexualität bei *Lymantria dispar* erbracht. Da bei diesem Schmetterling sowohl die Geschlechtszellen, als auch die primären und die sekundären Geschlechtscharaktere des einen Geschlechts in prinzipiell gleicher Weise in die des anderen übergehen können, so ist damit gezeigt, daß „Geschlecht wie sekundäre Geschlechtscharaktere zusammen nur alternative Differenzierungsmöglichkeiten des gleichen Materials sind", die von identischen geschlechtsdifferenzierenden Erbfaktoren beeinflußt werden.

Aber die Versuche von Goldschmidt gewähren uns noch weitere Einblicke in den Mechanismus und die Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Als Hauptergebnis seien hier zum Teil mit den Worten Goldschmidt's kurz folgende Tatsachen angeführt; wegen der Einzelheiten und der näheren Begründung muß auf die betreffenden ausführlichen Veröffentlichungen Goldschmidt's (1920 a und b) verwiesen werden.

Auf Grund zahlreicher Kreuzungsversuche mit verschiedenen *Lymantria*-Rassen schließt Goldschmidt, daß die Wirkung der geschlechtsdifferenzierenden Faktoren F und M, die in jeder Zelle vorhanden sind, und die er sich nach Art von Enzymen wirksam denkt, einmal von der Quantität und zweitens von der Relation derselben zu einander abhängt. Die Quantität ist nun bei den verschiedenen *Lymantria*-Rassen — es gibt „starke und schwache" — nicht gleich, so daß bei einer Kreuzung zweier verschieden starker Rassen die normale Relation, in der die Faktoren F und M zueinander stehen, gestört wird und „intersexuelle" Schmetterlinge verschiedenen Grades entstehen können, wobei „das Maß der Intersexualität proportional der Höhe dieser quantitativen Unstimmigkeit ist".

Das genauere Studium dieser Schmetterlinge hat ferner gezeigt, daß die intersexuelle Umwandlung nicht alle Organe eines Individuums gleichmäßig betrifft, sondern „daß eine ganz eigenartige Reihenfolge besteht, in der die einzelnen Organe mit zunehmender Intersexualität von dem einen nach dem anderen Geschlecht sich umwandeln". „Die Reihenfolge, in der die Organe intersexueller Individuen sich mit zunehmender Intersexualität in der Richtung auf das andere Geschlecht hin verändern, ist nämlich die Umkehr der Reihenfolge ihrer embryonalen bezw. larvalen Differenzierung. Das heißt, daß die Organe oder Teile von Organen, die in der Larve sich zuletzt ausbilden, die ersten sind, die die

Zeichen der Intersexualität, Umbildung in der Richtung auf das andere Geschlecht, erkennen lassen; und daß die Organe, die frühzeitig in der Larve sich differenzieren, die letzten sind, die (erst bei hohen Graden der Intersexualität) von der geschlechtlichen Umbildung betroffen werden."

## Die Ursachen für eine geschlechtliche Differenzierung der Kerne und Chromosomen.

Nachdem wir so die Ursachen kennen gelernt haben, die für eine geschlechtliche Differenzierung in Frage kommen, wollen wir uns jetzt wieder der Frage zuwenden, die wir uns bereits früher (S. 59) vorgelegt haben, ob nämlich auch die Kerne und die Chromosomen durch die Einwirkung der gleichen idioplasmatischen und der äußeren Faktoren geschlechtlich differenziert werden können. Untersuchen wir zunächst die Wirkung der Erbfaktoren F und M, so können wir folgendes feststellen. Bei den Insekten und Würmern gibt es zweierlei Sorten von Samenfäden, solche mit und solche ohne Heterochromosom, denen also nach unserer Annahme das über M dominante Gen **F** zur Hälfte eigen ist, zur Hälfte fehlt. Trotz des Besitzes des dominanten Genes **F** sind die Spermakerne der einen Sorte aber genau so männlich und nicht weiblich, wie die der anderen Sorte, wie ihr physiologisches Verhalten bei der Befruchtung deutlich zeigt. Ja nicht einmal für die durch unsere Hypothese geforderte männliche oder weibliche Tendenz der beiden konjugierenden Heterochromosomen ist der Besitz des M- resp. des F-Faktors entscheidend, konjugieren doch in den Ovocyten der Insekten und Würmer auch die beiden Heterochromosomen, die beide den Faktor F in gleicher Menge und Stärke besitzen. Diese beiden Beispiele genügen für den Schluß, daß die Erbfaktoren F und M nicht geschlechtsdifferenzierend auf die Kerne und Chromosome einwirken, sondern höchstens durch die Vermittlung des Protoplasmas eine solche Wirkung entfalten können, und damit kommen wir zu dem zweiten Faktor, den Außenbedingungen, unter denen das Protoplasma als das den Kern direkt umgebende Medium die entscheidende Rolle spielt.

Daß der Kern das Protoplasma beeinflußt, ist durch zahlreiche Beobachtungen schon längere Zeit bekannt, daß aber auch das Protoplasma seinerseits auf den Kern verändernd einwirkt, hierfür liegen erst durch die Forschungen der jüngsten Zeit wirklich positive Beweise vor. Namentlich ist an dieser Stelle auf die Beobachtungen hinzuweisen, die bei der Entstehung der Urgeschlechtszellen durch die Zuteilung bestimmter Plasmasubstanzen (Keimbahnkörper u. s. w.) während der Eifurchung gemacht worden sind. Bei *Ascaris megalocephala* und *Miastor* zeigt sich die Einwirkung des Protoplasma auf die Chromosomen besonders deutlich, indem, wie Boveri (1910) und Kahle (1908) gezeigt haben, das Ausbleiben der Diminution in den Urgeschlechtszellen unter dem Einfluß ganz bestimmter Plasmabestandteile erfolgt. Häufig ist bei den Insekten und einigen Crustaceen eine Läh-

mung der Teilungsgeschwindigkeit der Kerne in denjenigen Zellen, die den Keimbahnkörper bei der Furchung mitbekommen, festzustellen, derart, daß während die übrigen Embryonalzellen sich noch rasch vermehren, die späteren Keimzellen eine längere Ruhepause durchmachen. Einen bestimmenden Einfluß des Plasmas auf einzelne ganz bestimmte Chromosome haben wir bereits in unserer Arbeit erwähnt, als wir die Degeneration des einen Heterochromosoms in den Spermiocyten der hermaphroditen Generation der *Ascaris nigrovenosa* besprachen. Auch hier kann es keinem Zweifel unterliegen, daß das Zellplasma das Zugrundegehen des einen Chromosoms bewirkt.

Durch diese Beispiele ist gezeigt worden, daß tatsächlich der Kern und die Chromosomen unter dem Einfluß des Plasmas Veränderungen erleiden, daß also unsere Annahme, daß der Kern und die Chromosomen auch in geschlechtlicher Hinsicht durch das Plasma beeinflußt werden können, durchaus möglich erscheint.

Aber wir können auch noch wirkliche Argumente für die Richtigkeit dieser Anschauung beibringen. Zunächst das mehr indirekte, daß nämlich die Konjugation der Chromosomen, nach der in diesem Aufsatz vertretenen Anschauung also der Ausgleich der aufs höchste gesteigerten sexuellen Chromosomenverschiedenheiten, nur in den Geschlechtszellen, niemals in den Somazellen eintritt, und daß, wenn wir keine inäquale Kern- und Chromosomenteilung annehmen wollen, wofür keinerlei Beobachtungen vorliegen, nur die besonderen Protoplasmaverhältnisse der Keimzellen die Ursache sein können. Daß in den Sommereiern der Daphniden und Aphiden die Chromosomenkonjugation und -Reduktion ausbleibt, kann letzten Endes doch auch nur durch außerhalb des Kernes im Protoplasma gelegene Faktoren erklärt werden. Einen direkten Hinweis aber für die sexuell differenzierenden Einflüsse des Plasmas liefern die Beobachtungen und Experimente von Burgeff (1914) an *Phykomyces*. Nur die Kerne, die einmal den Einwirkungen des verschieden sexuell differenzierten Protoplasmas der Kopulationsäste unterworfen waren, kopulieren miteinander, während der Besitz der Erbfaktoren M oder F auch in diesem Falle für die Konjugationsfähigkeit der Kerne nicht ausschlaggebend ist (vergl. S. 52).

Nachdem somit gezeigt worden ist, daß nicht durch die Erbfaktoren F und M direkt, sondern nur auf dem Wege über das Protoplasma als Außenfaktor der Kern und die Chromosomen geschlechtlich differenziert werden können, sei jetzt noch kurz dargelegt, daß solche sexuell differenzierenden Einflüsse des Protoplasmas tatsächlich überall dort vorhanden bezw. vorstellbar sind, wo wir dieselben nach der Theorie von der Sexualität der Kerne und Chromosomen annehmen müssen.

Wir gehen dabei am besten von dem Stadium der Synapsis aus, wo wie S. 57 dargelegt wurde, die Konjugation der geschlechtlich verschiedenen Chromosomen ihre sexuellen Gegensätze ausgleicht und die Chromosomen und die Kerne, die durch die Reduktion entstehen, asexuell werden, falls dieser Ausgleich ganz erfolgt ist. Aber diese sexuell indifferenten

reduzierten Kerne der weiblichen bezw. männlichen Fortpflanzungszellen geraten nun sofort unter den verschiedenen Einfluß des Ei- bezw. Samenprotoplasmas und werden hierdurch genau wie die Kerne im Beispiel von *Phykomyces* wieder sexuell differenziert. Diese sexuelle Differenzierung in zwei verschiedenen Richtungen ist dann die Ursache der Kernverschmelzung bei der Befruchtung; aber nur in den Fällen, wo eine lange haploide Phase, also die Möglichkeit einer längere Zeit dauernden sexuellen Plasmaeinwirkung besteht, wie bei den konjugaten Algen, folgt auch die Chromosomenkonjugation der Kernverschmelzung unmittelbar, während in der Mehrzahl der Fälle, wo eine ausgeprägte diploide Entwicklungsphase vorhanden ist und die haploide Phase nur ganz kurz ist, die sexuelle Plasmawirkung nur den haploiden Kern, noch nicht aber die Chromosomen genügend geschlechtlich differenziert hat, sodaß die Chromosomenkonjugation nicht unmittelbar auf die Kernverschmelzung folgt. In allen Somazellen des vielzelligen Organismus bleibt diese vielmehr aus, nur in den Keimzellen, deren Plasma durch das Zusammenwirken der Erb- und Außenfaktoren in weiblicher oder männlicher Richtung sexuell differenziert worden ist, erfolgt sie, weil hier allein das sexuell differenzierte Plasma die von der Befruchtung her vorhandenen verschiedenen sexuellen Tendenzen der weiblichen mütterlichen und der männlichen väterlichen Chromosomen zu einer solchen Differenz steigert, daß die Konjugation und dadurch der Ausgleich ihrer sexuellen Unterschiede erfolgt*).

Für die Richtigkeit dieser Anschauung lassen sich die Ergebnisse verwerten, zu denen Haecker vor 25 Jahren bei seinen Studien über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanzen bei Cyclops gekommen ist. Bei diesem Copepoden bewahren die väterlichen und die mütterlichen Kernbestandteile in den ersten Furchungsstadien eine gewisse Selbständigkeit, die in der „Gonomerie" der Furchungskerne ihren Ausdruck findet, gleichzeitig aber auch in einem verschiedenen morphologischen Verhalten der väterlichen gegenüber den mütterlichen Chromosomen während der Teilung sich äußert, während in der Ruhe der Kernsaft der einen Kernhälfte sich dunkler färbt als der der anderen. Während nun bei fortschreitender Furchung diese Differenzen der beiden Kernhälften immer undeutlicher werden, treten sie, wie Haecker beschreibt, in den durch den Keimbahnkörper deter-

*) Hierbei muß die Voraussetzung gemacht werden, daß das weibliche Plasma der Ovozyte nur auf die mütterlichen Chromosomen, ihre weibliche Tendenz verstärkend einwirkt, die männliche Tendenz der väterlichen Chromosomen dagegen nicht in die weibliche umzuwandeln in der Lage ist. Einen Anhaltspunkt, daß eine sexuelle Umstimmung des einmal in einer bestimmten Richtung differenzierten Chromosoms oder ganzen Kernes nicht möglich ist, erblicke ich in dem Verhalten des Spermakerns in dem befruchteten Ei, der, obwohl er z. B. bei *Dinophilus* und *Saccocirrus* lange Zeit in dem Eiplasma verweilt, trotzdem nicht in weiblicher Richtung umgestimmt wird, wie sein Verhalten bei der Kernverschmelzung zeigt.

minierten Urgeschlechtszellen wieder scharf hervor. Die Chromatinsubstanz des diploiden Kernes ist auf ein lockeres und ein dichtes Fadenknäuel verteilt, und diese Erscheinung ließ sich, wie Haecker ausdrücklich hervorhebt, bei allen Urgeschlechtszellen sämtlicher untersuchter Embryonen regelmäßig feststellen. Wenn wir uns überlegen, welche Gründe für dieses verschiedene morphologische Verhalten der beiden von Vater und Mutter herstammenden Kernsubstanzen in Betracht kommen, so sind zunächst idioplasmatische Erbfaktoren (Gene) auszuschalten, dagegen sprechen folgende Tatsachen: erstens daß alle Embryonen regelmäßig die gleichen Unterschiede zeigen, und nicht nur die eine Hälfte, wie man erwarten müßte, wenn das Vorhandensein oder das Fehlen eines Geschlechtsfaktors (F oder M) hierbei eine Rolle spielte, und zweitens, daß die gesamte väterliche und mütterliche Kernsubstanz, nicht etwa einzelne Chromosomen, in den beiden Kernhälften sich verschieden verhalten. Aber auch die nächste Umwelt, das Eiprotoplasma, kann keinerlei differenzierende Wirkung auf die beiden Kernhälften ausüben, da es ja für beide identisch ist; als einzige Möglichkeit hierfür bleiben vielmehr nur die äußeren Faktoren übrig, die vor der Vereinigung auf den Ei- und den Samenkern eingewirkt haben, das verschieden geschlechtlich differenzierte Plasma der Ei- und der Samenzelle. Die morphologischen Unterschiede in dem Verhalten der mütterlichen und väterlichen Kernanteile sind demnach bei Cyclops geschlechtlich bedingte und es liegt hier der erste einwandfreie Fall vor, daß sexuelle Zustandsänderungen der Kerne und Chromosomen auch morphologisch sichtbar in Erscheinung treten. Bemerkenswert ist ferner, daß die sexuellen Unterschiede zwischen weiblichen und männlichen Kern in den Somazellen allmählich weniger deutlich werden, dagegen wieder besonders in den Urgeschlechtszellen, offenbar unter dem Einfluß des spezifischen Keimbahnplasmas, hervortreten, eine Tatsache, die aufs beste mit den soeben entwickelten theoretischen Anschauungen übereinstimmt.

## Schlußbetrachtung.

Wenn wir nunmehr am Schluß unserer Betrachtung über das Sexualitätsproblem noch einmal auf die eingangs gestellte Frage nach dem Wesen der Geschlechtlichkeit überhaupt zurückkommen, so können wir die Antwort am besten folgendermaßen formulieren: Geschlechtlich ist ein gegensätzlicher, als weiblich und männlich bezeichneter Zustand aller lebender Substanz, der durch äußere und idioplasmatische Faktoren veranlaßt in seiner extremen Ausbildung einen Ausgleich durch die Befruchtung erfordert und damit die Ursache für dieselbe wird. Die Fähigkeit in weiblicher und männlicher Richtung zu reagieren, ist eine biologische Grundeigenschaft, die durch das Vorkommen zweier auf das Plasma

geschlechtsdifferenzierend einwirkenden Gene F und M im Kern ermöglicht wird. Inwieweit wir die Wirksamkeit der Gene F und M nach Art von Enzymen nach dem Vorbilde von Goldschmidt anzusehen haben, was ferner chemisch-physikalisch diese „geschlechtlichen" Zustände der lebenden Substanz bedeuten, das vermögen wir heute noch nicht zu sagen; wohl aber können wir uns vielleicht eine Vorstellung machen, warum diese biologische Grundeigenschaft, zu deren Aufstellung wir gelangt sind, für den Dauerbestand des Lebens ebenso unerläßlich ist, wie etwa die Fähigkeit des Wachstums und der Vermehrung. Um nämlich dauernd fortbestehen zu können, muß eine jede Artzelle gegen extreme einseitige Bedingungen anpassungsfähig sein, sich aber andererseits auch gegen rasch wechselnde Extreme lebensfähig erweisen. Für die erste Forderung ist eine möglichst einseitige Anpassung, für die zweite dagegen die Erhaltung einer Mittelform notwendig. Um diesen beiden einander widerstrebenden Forderungen gerecht zu werden, existiert jede Artzelle in zwei Modifikationen, die dadurch voneinander verschieden sind, daß sie gegen gleichsinnig wirkende Extreme infolge innerer idioplasmatischer Ursachen (Besitz der Gene F oder M) verschieden reagieren. Sind diese beiden Modifikationen auf diese Weise geschlechtlich verschieden geworden, so erfolgt der Ausgleich ihrer geschlechtlichen Differenz bei genügender Spannung durch die Befruchtung und es werden wieder Mittelformen geschaffen, so daß bei einem plötzlichen Wechsel der äußeren Bedingungen eine erneute Anpassung möglich ist, während eine allzu einseitig angepaßte Art hierzu nicht mehr imstande wäre. So wird, um mit einem Ausspruch H. Spencer's zu schließen, „durch rhythmische Erzeugung und Wiederaufhebung gegensätzlicher Abweichungen die Fortdauer des Lebens der Spezies verbürgt".

Ich habe hier angenommen, daß die Faktoren F und M ursprünglich im haploiden Kernzustand nicht zusammen sondern auf 2 Formen getrennt vorkommen, die durch den Befruchtungsprozeß vereinigt bei der Reduktionsteilung ein mendelndes Paar bilden. Eine solche haploide Zelle könnte dann natürlich unter dem Einfluß extremer äußerer Bedingungen entweder nur männlich oder weiblich reagieren, eine geschlechtliche Umstimmung in entgegengesetzter Richtung wäre unmöglich. Im Gegensatz hierzu wird nun bekanntlich von der Mehrzahl der Forscher zurzeit angenommen, daß jede Geschlechtszelle die Potenzen für beide Geschlechter enthält. In den Fällen, wo die Reduktionsteilung geschlechtsbestimmend wirkt, muß dann die Formel für die Reduktionsprodukte FM und fM (resp. FM und Fm) lauten. Wie wir S. 67 dargelegt haben, sind wir bei den diözischen Moosen und den Equiseten zur Aufstellung dieser Formeln gelangt, erblicken in diesem Zustand aber keinen ursprünglichen, sondern einen aus der Formel FM, die für die monözischen haploiden Moose gilt, abgeleiteten, wie sich daraus ergibt, daß die diözischen Moose phylogenetisch unzweifelhaft auf die monözischen zurückgehen. Ich bin daher der Ansicht, daß sich vor dem haploiden FM-Zustand, wie er sich bei monözischen Moosen und Farnen findet, wo die Reduktionsteilung keinen geschlechtstrennenden Einfluß ausübt, ein noch ursprünglicherer liegt, indem F und M im haploiden Zustand auf 2 Kerne getrennt waren. Aus diesem primären Zustand hat sich dann der nächst höhere dadurch entwickelt, daß in der diploiden Zygote die Reduktion ausgeblieben ist. (Eine solche Tendenz zur Verdoppelung der Chromosomenzahl durch Ausbleiben der Reduktion können wir ja auch jetzt noch in dem Auftreten

der *Gigas*-Mutationen beobachten. Wäre uns die normale Stammform nicht bekannt, so würden wir auch die *Gigas*-Pflanze nicht als tetraploid, sondern als diploid und ihre Keimzellen haploid nennen.) Die neue eigentlich diploide, aber von uns, weil wir ihre Entstehung nicht kennen, als haploid bezeichnete FM-Form ist jetzt durch den gleichzeitigen Besitz der beiden Geschlechtsfaktoren in mancher Hinsicht gegen äußere Einflüsse besser angepaßt, indem das Zellplasma unter dem gleichzeitig, aber entgegengesetzt wirkenden Einfluß von F und M gleichsam neutral bleibt (wie etwa das neutrale Plasma der *Phykomyces*-Mycelien in Burgeff's Pfropfungsversuchen S. 51). Es würde so die Möglichkeit einer dauernden ungeschlechtlichen Entwicklung gegeben sein, falls nicht etwa extreme äußere Faktoren einwirken, die entweder nur den Faktor F oder M zur Wirksamkeit gelangen lassen und so eine geschlechtliche Differenzierung der Zelle bewirken. Um nun aber auf die anderweitigen Vorteile der Befruchtung, die wie wir gesehen haben (S. 55), für den höheren Organismus unzweifelhaft in der Amphimixis zweier im Genenbestand nicht völlig identischer Idioplasmen besteht, nicht verzichten zu müssen, produziert der vielzellige Organismus gleichsam künstlich solche einmal auf den M-, zum anderen auf den F-Faktor günstig wirkenden extremen Bedingungen in seinen männlichen und weiblichen Geschlechtsorganen und erreicht so, daß einzelne Zellen, die Geschlechtszellen, trotz des gleichen Genenbestandes FM in männlicher und in weiblicher Richtung sich differenzieren und dann im Befruchtungsakte zur diploiden Zygote sich vereinigen.

## Literaturverzeichnis.


Adler, Leo, Metamorphosestudien an Batrachierlarven. II. Der Einfluß überreifer Eier. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 43. 1917, u. Pflügers Arch. Bd. 183, 1920.

Ancel, P., Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia. Arch. Biol. 19. 1903.

Baltzer, F., Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei *Bonellia*. Mitt. d. zool. Stat. Neapel Bd. 22. 1914.

Baur, E., Ein Fall von geschlechtsbegrenzter Vererbung bei *Melandrium albrum*. Zeitschr. f. Abst. u. Vererb. Bd. 8. 1912. — Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2. Aufl. Berlin 1914.

Beard, J., The determination of sex in animal development. Zoolog. Jahrbuch Bd. 16. 1902 Heft 4.

van Beneden, E., Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Arch. d. Biologie T. 4. 1883.

Blakeslee, Sexual reproduction in the Mucorineae. Proc. Am. Acad. Vol. 40. 1904.

Boveri, Th., Die Potenzen der *Ascaris*-Blastomeren bei abgeänderter Furchung. Festschr. f. R. Hertwig. 1910.

— —, Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Verh. Phys.-Med. Ges. Würzburg 41. 1911.

Buchner, P., Praktikum der Zellenlehre. 1915. Berlin.

Buchtien, O., Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Equisetum. Cassel 1887.

Bugnion, E., Les cellueles sexuelles et la détermination du scoll. Bull. Soc. Vand. sc. nat. T. 66. 1910.

Buresch, J., Untersuchungen über die Zwitterdrüse der Pulmonaten. Arch. Zellforsch. 7. 1912.

Burgeff, H., Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit des *Phycomyces nitens*. Flora Bd. 107 u. 108. 1914/15.

Bütschli, O., Protozoa III. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 1887—89.

Castle, D. E., A Mendelian View of Sex-Heredity. Science U. S. Vol. 29. 1909.

Correns, C., Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiözischen Pflanzen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 26a. 1908. Heft 9.

— —, Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflußbarkeit. Ebenda Bd. 45. 1908.

Correns, C., Die Bestimmung u. Vererbung des Geschlechts. Berlin 1907. — Geschlechtsverteilung und Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen. Handwörterbuch der Naturwissensch. Jena 1913. — Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. Biolog. Zentralblatt Bd. 36. 1916. — Selbststerilität und Individualstoffe. Biol. Zentralblatt Bd. 33. 1913.

— —, Ein Fall von experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. — Fortsetzung der Versuche zur experim. Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wissensch. 1917 u. 1918.

Correns, C. und Goldschmidt, R., Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Berlin 1913.

Cuénot, Sur la détermiation du sexe chez les animaux. Bull. scient. de la France et de la Belgique T. 32. 1899.

Düsing, C., Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 19. 1886.

Enriques, P., La conjugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistenk. Bd. 9. 1907.

Goebel, Organographie der Pflanzen. II. Teil.

Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissensch. 2. Aufl. Leipzig 1913.

— —, Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen. I. u. II. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Bd. 7. 1911. Bd. 11. 1914 — Intersexualität und Geschlechtsbestimmung. Biolog. Zentralblatt Bd. 39. 1919. — Untersuchungen über Intersexualität. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. Bd. 23. 1920. — Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin. Bornträger. 1920.

Haecker, V., Über die Selbständigkeit der väterl. und mütterl. Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von *Cyclops*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46. 1895.

Harms, W., Experim. Untersuchungen über die innere Sekretion der Keimdrüsen und deren Beziehung zum Gesamtorganismus. Jena 1914.

Hartmann, M., Ergebnisse und Probleme der Befruchtungslehre im Lichte der Protistenforsch. Die Naturwissensch. 1918. — Über die dauernde rein agame Züchtung von *Eudorina elegans* und ihre Bedeutung für das Befruchtungs- und Todproblem. S.-B. d. kgl. Akad. d. Wiss. Berlin. Bd. 52. 1917. — Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Bd. 20. 1918.

Heape, Notes on the proportion of sexes in dogs. Proceed. of the Cambridge Philos. Society. Vol. 14 p. II.

Hertwig, G., Kreuzungsversuche an Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 91. 1918.

Hertwig, O., Allgem. Biologie, V. Aufl. Jena 1920. — Dokumente zur Geschichte der Zeugungslehre. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 90. 1917.

Hertwig, P., Abweichende Form der Parthenogenese bei einer Mutation von *Rhabdites pellio*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 93. 1920.

Hertwig, R., Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1905, 1906, 1907. — Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Ebenda. Bd. 2. 1906. Bd. 3. 1907. — Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems. Biol. Zentralblatt. Bd. 32. 1912.

Jennings, The effect of Conjugation in Paramaecium. Journ. Exp. Zool. Bd. 14. 1913.

Jollos, W., Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Zentralblatt. Bd. 36. 1916.

Issakowitsch, Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 69. 1906.

King, Helen, The sex ratio in hybrid rats. Biol. Bull. Vol. 21 Nr. 2. July 1911. — Temperature as a factor in the determination of sex in amphibians. Ibid. Vol. 18. Nr. 3. Feb. 1910. — Studies on sex-determination in amphibians. Ibid. Vol. 20. Nr. 4. March 1911.

Klebs, G., Über die Verhältnisse des männl. und weibl. Geschlechts in der Natur. Jena 1894. — Über einige Probleme der Physiol. der Fortpflanzung. Jena 1895. — Über die Fortpflanzungsphysiologie der niederen Organismen, der Protobionten. Spez. Teil: Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.

Kniep, H., Untersuchungen über den Antherenbrand *(Ustilago violacea)*. Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem. Zeitschr. f. Bot. Bd. 11. 1919. — Über morphologische u. physiolog. Geschlechtsdifferenzierung. Verhdlg. d. phys.-med. Ges. Würzburg 1919.

Kopeć, St., Experimentaluntersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen. Bull. Acad. Sc. Cracovie 1908. — Untersuchungen über Castration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33. 1911. — Über die Unabhängigkeit der Ausbildung sekundärer Geschlechtscharaktere von den Gonaden bei Lepidopteren. Zool. Anz. Bd. 43. 1913.

Korschelt, E., Über Bau und Entwicklung des *Dinophilus apatris*. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. 37. 1882.

Kupelwieser, H., Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 27. 1909.

Kuschakewitsch, S., Die Entwicklungsgesch. der Keimdrüsen von *Rana esculenta*. Festschr. f. R. Hertwig. Bd. 2. 1910.

Lenhossek, Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903.

Lipschütz, A., Die Gestaltung der Geschlechtsmerkmale durch die Pubertätsdrüsen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 27. 1909. — Die Pubertätsdrüsen und ihre Wirkungen. Bern 1919.

Malsen, H. von, Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Eibildung des *Dinophilus apatris*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69. 1906.

Marchal, Elie et Emil, Recherches éxperimentales sur la sexualité des spores chez les mousses dioiques. Mémoires couronnés publiés par la classe des Sciences Acad. roy. Belg. 1906. T. 1. — Aposporie et sexualité chez les mousses. Bull. Acad. roy. Belg. 1906 et 1907.

Maupas, M., Sur le déterminisme de la sexualité chez l'Hydatina senta C. R. Acad. Sc. d. Paris. T. 113. 1891. — Modes et Formes de reproduction chez les. Nématodes Arch. de Zool. expériment. Gén. 31. Sér. T. 8. 1900.

de Meijere, J. C. K., Über getrennte Vererbung der Geschlechter. Biol. Zentralbl. Bd. 30. Nr. 6, März 1910.

Meisenheimer, J., Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. Teil 1, 1909. Teil 2, 1912.

Mordwilko, A., Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse. Biol. Centralbl. Bd. 27 u. 29. 1907, 1909.

Morgan, Th., The biological signification and Control of sex. Science. N. S. Vol. 25 March 1907. — Sex-limited inheritance in *Drosophila*. Science Vol. 32. 1910. — Heredity and Sex. Columb. Univ. Press New-York 1913.

Nachtsheim, H., Das Problem der Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus*. Naturf.-Ges. Freiburg Bd. 21. 1914. — Die Analyse der Erbfaktoren bei *Drosophila* und deren cytologische Grundlage. Sammelreferat. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. Bd. 20. 1919.

Noll, F., Versuche über Geschlechtsbestimmung bei diözischen Pflanzen. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn. Jahrg. 1907.

Nußbaum, M., Die Entstehung des Geschlechts bei *Hydatina senta*. Arch. für mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 49. 1897. — Die Geschlechtsentwicklung bei Polypen. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. für Natur- u. Heilkunde zu Bonn. 1892.

Oudemans v. Th., Falter aus kastrierten Raupen. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. 12. 1899.

Papanicolau, G., Experimentelle Uutersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden. Biol. Zentralblatt Bd. 30. 1910.

Pflüger, E., Versuche der Befruchtung überreifer Eier. Arch. f. ges. Physiol. Bd. 29. — Über die d. geschlechtsbestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Ebenda. Bd. 29. 1882.

Poll, H., Zur Lehre von den sekundären Sexualcharakteren. Sitzungsberichte d. Gesellschaft Naturforsch.-Freunde. Berlin 1909.

Popoff, Die Gametenbildung und Konjugation von *Carchesium polypinum*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 89. 1908.

Potts, F. A., The modification of the sexual characters of the Hermit Crab caused by the Parasite Peltogaster. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 50. 1906.

Prantl, R., Beobachtungen über die Ernährung der Farnprothallien und der Verteilung der Sexualorgane. Bot. Zeitg. Jahrg. 39. 1881.

von Provazek, S., Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt. Bd. 21 1904.

Punett, Sex-determination in Hydatina, with some remarks on Parthenogenesis. Proc. of the Royal Soc. B. Vol. 78. 1906.

Schaudinn, F., Die Befruchtung der Protozoen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1905.

Schleip, W., Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Erg. u. Fortschr. d. Zool. Bd. 3. 1912.

Schultze, O., Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 63. 1903.

Seiler, Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. Bd. 18. 1917.

Shull, G. H., Reversible sex-mutants in Lychnis dioica. Bot. Gazette Vol. 52. 1911.

Spencer, H., Prinzipien der Biologie. 1876 und 1877.

Steinach, Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der inner-sekretorischen Funktion der Keimdrüsen. Centralblatt f. Physiol. Bd. 24. 1912. — Künstliche und natürliche Zwitterdrüsen und ihre analogen Wirkungen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 46. 1920. — Pubertätsdrüse und Zwitterbildung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 42. 1917.

Strasburger, E., Versuche mit diözischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biol. Zentralbl. Bd. 20. 1900. — Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Jena 1909. — Die geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 48 1910.

Tandler und Groß, Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Berlin. Springer. 1913.

Weismann, Das Keimplasma. Jena 1892.

Wilson, E. B., The sex-chromosoms. Arch. mikr. Anat. Bd. 87. 1911.

Witschi, E., Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana temporaria*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 85. 1914. — Studien über die Geschlechtsbestimmung bei Fröschen. Ebenda. Bd. 86. 1914.

Woltereck, R, Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden. Internat. Revue. Hydrobiologie. Bd. 4. 1911.

Woodruff, L., Two thousand generations of Paramaecium. Arch. f. Protistenkunde. Bd. 21. 1911.

— — and Erdmann, Rh., A normal periodic reorganisation process without cell fusion in Paramaecium. Jour. exp. Zool. Bd. 17. 1914.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: 41

Autor(en)/Author(s): Hertwig Günther

Artikel/Article: Das Sexualitätsproblem. 49-87