Sitzungsberichte

der

mathematisch-physikalischen Klasse

der

Bayerischen Akademie der Wissenschaften

zu München

1921. Heft II

Mai- bis Juli- und November- u. Dezembersitzung

München 1922

Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften

in Kommission des G. Franz'schen Verlags (J. Roth)

Über den Einfluss der Überreife der Eier auf das Geschlechtsverhältnis von Fröschen und Schmetterlingen.

Von **Richard Hertwig.**

Vorgetragen in der Sitzung am 4. Dezember 1920 und 2. Juli 1921.

Durch frühere Untersuchungen, die zum Teil von mir, zum Teil von meinen Schülern Kuschakewitsch und Witschi stammten und über die ich in einem Aufsatz des biologischen Zentralblatts zusammenfassend berichtet habe, war festgestellt worden, daß hochgradig überreife Eier bei Fröschen ausschließlich Männchen liefern, während bei Kulturen von normal reifen Eiern gleichviel Männchen und Weibchen entstehen. Die Versuche waren in folgender Weise angestellt worden. Um das normale Geschlechtsverhältnis zu gewinnen, wurde es einem Pärchen gestattet, einen Teil seiner Eier abzulegen, der zur Aufzucht verwendet wurde. Dann wurden Männchen und Weibchen getrennt und im Kühlen aufbewahrt. Nach einem Zwischenraum von 60—90 Stunden wurde der im Uterus verbliebene Rest künstlich befruchtet. Dabei ergab sich die schon hervorgehobene völlige Veränderung des Sexualverhältnisses.

Es gilt nun, die Ursachen ausfindig zu machen, welche der auffallenden Erscheinung zu Grunde liegen. Daß Veränderungen der Spermatozoen nicht in Frage kommen, hatte ich schon früher durch Versuche festgestellt; ich hatte mir Frösche aus der Umgegend von Florenz, wo die Fortpflanzung von Rana esculenta, mit der ich vornehmlich arbeitete, einige Wochen früher als in München eintritt, zuschicken lassen; ich verschaffte mir ferner Frösche aus der Umgebung Münchens

von Orten, an denen das Laichgeschäft begonnen, und andererseits von Orten, wo es noch nicht eingesetzt hatte, und konnte nun bei der künstlichen Befruchtung desselben normal reifen Eimaterials Samen von ganz verschiedenem Alter verwenden, ohne daß dadurch irgend eine Änderung der Sexualitätsziffer herbeigeführt worden wäre. Es konnte sich somit ausschließlich um Veränderungen in den Eiern handeln. Es war dies schon aus allgemeinen Erwägungen wahrscheinlich. Die Spermatozoen sind zur Zeit der Befruchtung Zellen, die ihren Entwicklungsgang vollkommen abgeschlossen haben; sie bestehen hauptsächlich aus Kernsubstanz, enthalten wenig Mitochondrien und fast gar kein Protoplasma. Erhebliche Veränderungen ihrer Beschaffenheit sind damit fast ausgeschlossen. Denn diese setzen eine Wechselwirkung von Kern und Protoplasma voraus, für welche die Vorbedingungen nicht gegeben sind. Anders die Eizellen! Sie sind reich an Protoplasma und Dottersubstanz, haben ihre Reifung noch nicht beendet, sondern verharren in der Zeit der Überreife auf dem Stadium der zweiten Richtungsspindel; sie bieten somit für Veränderungen die günstigsten Vorbedingungen. Daß erhebliche Veränderungen infolge von Überreife eintreten, geht auch daraus hervor, daß Eier, die längere Zeit im Uterus verbleiben, nach einigen Tagen — die Zeit hängt von der Außentemperatur ab — ihre Befruchtungsfähigkeit verlieren, während das gleiche für die in den Geschlechtswegen verbleibenden Spermatozoen nicht gilt. Wenigstens sprechen die oben mitgeteilten Erfahrungen dagegen.

Veränderungen am Ei könnten progamer und metagamer Natur sein, könnten vor oder nach der Befruchtung eintreten. Wir wollen zunächst die Möglichkeit progamer Veränderungen besprechen, über die ich mich schon in meiner früheren Veröffentlichung ausführlich geäußert habe. Beim damaligen, aber auch beim jetzigen Stand des Sexualitätsproblems liegt es nahe, an eine Beeinflussung des Reifungsprozesses zu denken. Einmal wird letzterer in seinem Ablauf durch die Überreife behindert. Bei den *Amphibien* verharren die Eier, solange sie im Uterus sind, auf dem Stadium der zweiten Richtungsspindel.

Der zweite Richtungskörper wird erst gebildet, wenn die Eier ins Wasser geraten und zwar nach kurzer Zeit, wenn die Befruchtung eintritt, erheblich verlangsamt, wenn die Befruchtung unterbleibt. Weiterhin wissen wir aus den Untersuchungen über geschlechtsbestimmende Chromosomen, daß die Reife der Geschlechtszellen ein kritisches Stadium darstellt, daß auf ihm in der Regel über das Geschlecht entschieden wird. Das gewöhnliche Verhalten ist, daß die Geschlechtsbestimmung vom männlichen Geschlecht ausgeht und durch den Verlauf der Reifeteilungen der Spermatozoen bedingt wird, indem zweierlei Spermatozoen gebildet werden, Weibchen erzeugende mit einem x Chromosom und Männchen erzeugende ohne dasselbe. Das Männchen ist dann heterogamet, das Weibchen muß dagegen homogamet sein, es müssen alle Eier das x Chromosom enthalten. Wir kennen aber auch Fälle, in denen das umgekehrte Verhältnis vorliegt, das Weibchen digamet ist und zweierlei Eier erzeugt, Eier mit und Eier ohne geschlechtsbestimmendes Chromosom, welches man dann zweckmäßiger Weise als das y Chromosom bezeichnet. Das Männchen würde dagegen homogamet sein und nur Spermatozoen erzeugen, die sämtlich das y Chromosom enthalten. Vor 10 Jahren war als einziger Fall von weiblicher Digametie das Ei der *Seeigel* beschrieben worden; die Angabe hat sich jedoch als irrtümlich herausgestellt. Dagegen ist inzwischen in einer jeden Zweifel ausschließenden Weise Digametie für *Schmetterlinge* nachgewiesen worden.

Leider wissen wir zurzeit nichts Sicheres über geschlechtsbestimmende Chromosomen bei *Amphibien*. Die wenigen Untersuchungen, die bisher veröffentlicht worden sind, behaupten Digametie des Männchens; sie haben keine allgemeine Anerkennung gefunden. Ich selbst habe keine genaueren Untersuchungen angestellt. Die Befunde, welche ich bei der mikroskopischen Geschlechtsprüfung meines Untersuchungsmaterials (ausschließlich junger Fröschchen und Froschlarven) gemacht habe, haben mir keine Anhaltspunkte für die Annahme von geschlechtsbestimmenden Chromosomen, sei es für das männliche, sei es für das weibliche Geschlecht, ergeben.

Sollte in der Tat Digametie des Männchens vorliegen, so würden schwierig zu erklärende Verhältnisse vorliegen. Es würden dann unter normalen Verhältnissen alle gereiften Eier das x Chromosom enthalten, von den Spermatozoen dagegen nur die eine Hälfte. Wollte man nicht zu der ganz willkürlichen Hypothese seine Zuflucht nehmen, daß die Weibchen erzeugenden Spermatozoen, die Spermatozoen mit dem x Chromosom, von der Befruchtung ausgeschlossen werden, so müßte man annehmen, daß durch die unter Überreife erfolgende Richtungskörperbildung Eier geschaffen werden, welche auch bei Befruchtung mit Weibchen erzeugenden, somit ein x Chromosom enthaltenden Spermatozoen Männchen liefern. Da befruchtete Eier nur dann Männchen liefern, wenn sie nur 1 x Chromosom enthalten, dürfen Eier, die mit x Spermatozoen befruchtet werden, selbst kein x Chromosom enthalten; alle Eier müßten somit bei der Reifeteilung das ihnen normler Weise zukommende x Chromosom verloren haben. Damit würde sich eine neue Schwierigkeit ergeben. Denn wenn nun solche Eier mit Männchen erzeugenden Spermatozoen, d. h. Spermatozoen ohne x Chromosom, befruchtet werden, so würden Männchen entstehen, die im diploiden Kern gar kein x Chromosom enthalten und daher nur einerlei Spermatozoen erzeugen würden; diese würden auch bei Verwendung normal reifer Eier nicht die Möglichkeit haben, Weibchen zu erzeugen, sondern nur normale Männchen mit einem x Chromosom, das vom Ei herstammen würde. Die durch Überreife entstandenen Männchen würden somit von zweierlei Natur sein, die eine Hälfte würde die normale Chromosomen-Konstitution besitzen, die andere nicht, ein Unterschied, der bei der Züchtung einer Enkelgeneration zutage treten würde.

Einfacher würden sich die Folgen der Überreife bei Digametie des Weibchens erklären lassen. Dann müßte im diploiden Kern das männliche Geschlecht 2 y Chromosomen enthalten, das weibliche nur 1 y Chromosom. Die Reifeteilung des Eis müßte in der Weise verlaufen, daß sämtliche Eier bei der Reifeteilung das y Chromosom zurückbehalten. Da nun auch alle Spermatozoen mit dem y Chromosom ausgerüstet sind,

könnten bei der Befruchtung nur Eier mit 2 y Chromosomen, d. h. Männchen erzeugende Eier entstehen.

Für letztere Erklärung habe ich mich früher ausgesprochen. Ihr haben sich auch Goldschmidt (1921) und Seiler (1921) angeschlossen. Letzterer hat sogar versucht, für die Erklärung bei Schmetterlingen, für die er Digametie des Weibchens erwiesen hatte, Beweise beizubringen, indem er überreife Schmetterlings-Eier befruchtete und ihre Reifeteilungen auf ihren Chromosomenbestand prüfte. Er benutzte dazu die Psychide *Talaeporia*, deren Eier sich leicht schneiden lassen und auch sonst für die Untersuchung des Chromosomenbestandes günstige Verhältnisse bieten. Unter 247 Eiern, bei denen die Richtungsspindel beim Schneiden günstig getroffen wurde, ließ sich erkennen, daß in der Tat das y Chromosom während der Anaphase in 146 Fällen im Ei zurückbehalten wurde und in 101 Fällen in den Richtungskörper überwanderte. Die Richtigkeit unserer Annahme vorausgesetzt, würden die 146 Eier männlich, die 101 Eier weiblich determiniert sein. Das würde eine Sexualitätsziffer 144 (144 ♂ auf 100 ♀) ergeben, während sie unter normalen Verhältnissen 74 beträgt.

Würde die besprochene Erklärung von der Wirkung der Überreife richtig sein, so wäre eine Prüfung ihrer Berechtigung durch Zuchtversuche möglich. Es dürfte der Einfluß der Überreife sich nur bei Tieren mit weiblicher Digametie geltend machen, in allen übrigen Fällen, in denen männliche Digametie vorliegt, müßte er ausbleiben. Für solche Untersuchungen würden die Insekten ganz geeignete Untersuchungsobjekte bilden, da in einigen Ordnungen (*Orthopteren, Dipteren, Rhynchoten*) männliche, in anderen (*Lepidopteren*) weibliche Digametie herrscht. Ich habe daher begonnen, meine Untersuchungen nach dieser Richtung hin zu erweitern, wovon im folgenden noch die Rede sein soll.

Ich komme nun auf die zweite Möglichkeit, in der sich die Resultate der Überreife erklären lassen, zu sprechen, die Möglichkeit metagamer Beeinflussung. Wir müßten dann annehmen, daß die Richtungskörperbildung und die mit

ihr zusammenhängende Chromosomen-Verteilung durch die Überreife nicht verändert würde, daß sich aber nach der Befruchtung Einflüsse geltend machen, die durch die Überreife bedingt sind und die Wirkungsweise des normalen Chromosomen-Mechanismus abändern. Solche dem Chromosomen-Mechanismus übergeordnete Einflüsse könnten nur von dem Protoplasma ausgehen. Schon früher habe ich mit der Wirkung derartiger übergeordneter Faktoren gerechnet, da schon damals Beobachtungen vorlagen, daß ein weiblicher Chromosomenbestand in einen männlichen umgewandelt werden kann. Ein sicher festgestelltes Beispiel war schon damals bekannt, der Hermaphroditismus von *Rhabdonema nigrovenosum*. Das aus der Befruchtung resultierende Tier ist ein Weibchen mit 2 x Chromosomen; es gewinnt die Fähigkeit, außer Eiern auch Spermatozoen zu erzeugen, indem bei einem Teil der Geschlechtszellen das zweite x Chromosom entfernt wird. Wahrscheinlich erklären sich auch andere Fälle von Hermaphroditismus in gleicher Weise. Ein weiteres durch Beobachtung sicher gestelltes Beispiel von Veränderung des Chromosomen-Mechanismus durch Einflüsse, welche offenbar vom Protoplasma ausgehen, sind die *Aphiden*, bei denen im Laufe der parthenogenetischen Entwicklung die Weibchen erzeugenden Eier dadurch zu Männchen-Eiern werden, daß ein x Chromosom rückgebildet wird. Und noch ein drittes Beispiel von metagamer sexueller Umstimmung der Eier ist inzwischen durch Baltzer bekannt geworden, wenn auch über das Verhalten der Chromosomen in diesem Falle nichts festgestellt worden ist. Baltzer untersuchte *Bonellia viridis* und fand, daß die Eier dieses Tieres sich zu Weibchen entwickeln, wenn die Larven im Wasser frei herumschwimmen. Wenn sich aber die Larven auf dem Rüssel der Mutter festsaugen und so zu parasitischer Lebensweise übergehen, liefern sie Männchen. Wird die parasitische Lebensweise zu früh unterbrochen, so daß eine völlige sexuelle Umstimmung nicht erreicht ist, so entstehen Hermaphroditen verschiedenen Grades.

Es ist nun keineswegs notwendig, um die metagame

sexuelle Umstimmung der Eier zu erklären, anzunehmen, daß ein etwa vorhandenes zweites x Chromosom rückgebildet werden müsse; es würde vielmehr genügen, anzunehmen, daß eine Abschwächung seiner sexuellen Potenz herbeigeführt wird. Wir müssen mit einer derartigen Möglichkeit rechnen angesichts der so bedeutungsvollen Resultate, zu denen Goldschmidt bei seinen Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei *Lymantria dispar* gelangt ist. Beim Schwammspinner gibt es eine Menge verschiedener Rassen, die über die verschiedensten Erdteile verbreitet sind. Goldschmidt benutzte zu seinen Untersuchungen einheimische und japanische Rassen. Wählt man zu Erhebungen über Geschlechtsbestimmung Männchen und Weibchen, welche derselben Rasse angehören, so erhält man in jedem einzelnen Fall das normale Sexualitätsverhältnis 50 ♂ : 50 ♀. Kreuzt man dagegen Angehörige verschiedener Rassen miteinander, so treten Abweichungen von der Norm ein, die mehr oder minder ausgesprochen sind, je nachdem man die Rassen kombiniert. Bei manchen Kombinationen überwiegt der männliche, bei anderen der weibliche Einschlag der Zuchten. Überwiegt der männliche Einschlag, so erhält man 50 % normale Männchen, unter den 50 % Weibchen aber Tiere, die nach der männlichen Seite abgeändert sind. Ist die Steigerung der männlichen Präponderanz oder, um einen Ausdruck der Züchter zu benutzen, der männlichen Durchschlagskraft der einen Rasse nicht sehr hochgradig, so sind nur einige sekundäre Geschlechtscharaktere der Weibchen, vor allem die Färbung der Flügel nach der Richtung der Männlichkeit abgeändert. Ist die männliche Präponderanz erheblich gesteigert, so werden auch die Ovarien in Mitleidenschaft gezogen, indem sich Hermaphroditismus einstellt. Bei den höchsten Graden von Präponderanz endlich besteht die gesamte Kultur ausschließlich aus Männchen, von denen etwa 50 % an mancherlei Anklängen noch erkennen lassen, daß sie aus Weibchen-Eiern hervorgegangen sind. Durch geeignete Auswahl der Rassen kann man so eine Übergangsreihe intersexueller Formen von reinen Weibchen bis zu fort-

pflanzungsfähigen Männchen erzielen. Ebenso ist es möglich, eine fortlaufende Reihe in umgekehrter Richtung zu gewinnen, eine Reihe, die von Männchen zu Weibchen überleitet.

Bei der Erklärung seiner Befunde verzichtet Goldschmidt selbstverständlich auf die Annahme von Veränderungen im Chromosomen-Apparat, sondern sucht die Verhältnisse in der Weise verständlich zu machen, wie es oben geschehen ist, daß die männlichen und weiblichen Potenzen zwar innerhalb einer und derselben Rasse richtig aufeinander abgestimmt sind, um das normale Sexualverhältnis zu erzielen, daß aber verschiedene Rassen sich in dieser Hinsicht ganz anders verhalten, so daß bei relativ gesteigerter männlicher Potenz der einen Rasse das Resultat der Kreuzung mehr nach der männlichen Seite abgelenkt wird und umgekehrt. Machen wir Nutzanwendung auf die für Frösche festgestellten Ergebnisse, so würden wir auf die Annahme einer etwaigen Chromosomen-Rückbildung verzichten und uns mit einer Abschwächung der Sexualpotenz begnügen können, eine Abschwächung, die bei Fröschen durch Überreife herbeigeführt wird, wie bei Lymantria durch die Wahl geeigneter Rassen.

Es wäre noch in Erwägung zu ziehen, ob nicht auch Auslesevorgänge besonderer Art auf die Veränderung des Sexualitätsverhältnisses hinwirken könnten. Wir kennen Fälle, in denen ausschließlich Weibchen entstehen, weil die Männchen erzeugenden Spermatozoen befruchtungsunfähig sind. Da nach den oben schon mitgeteilten Befunden Veränderungen der Spermatozoen nicht in Frage kommen, so könnte man bei Fröschen nur daran denken, daß ein Seitenstück gegeben sei, Befruchtungsunfähigkeit der Weibchen-Eier. Dem widerspricht jedoch die Tatsache, daß in den meisten Überreifekulturen alle Eier sich befruchten ließen. Wir kennen ferner Fälle, freilich nur aus dem Pflanzenreich, in denen Eier und Spermatozoen befruchtungsfähig sind und trotzdem eine selective Befruchtung eintritt, weil zwischen Weibchen und Männchen erzeugenden Samenelementen eine Art Konkurrenz eintritt, die einen die anderen beim Erreichen ihres Ziels, der zu befruchtenden Eier,

überflügeln. Dergleichen Verhältnisse sind bei Pflanzen möglich, wo der Pollenschlauch einen weiten Weg von der Narbe des Griffels bis zur Fruchtanlage zurücklegen muß oder auch bei Wirbeltieren mit innerer Befruchtung, bei denen die Spermatozoen den langen Oviduct passieren, ehe sie das Ei erreichen. Aber auch dann könnten die Unterschiede nicht so groß sein, wie sie es bei den Amphibien sind; sie könnten angesichts des Umstandes, daß bei künstlicher Befruchtung jedes Ei mit Hunderten von Spermatozoen in unmittelbaren Kontakt gebracht wird, nur ganz geringfügiger Natur sein. Auch müßte sich eine selective Befruchtung bei Überreife des Samens bemerkbar machen.

Es ergibt sich schließlich noch eine letzte Möglichkeit, die Möglichkeit einer selectiven Entwicklung, daß alle Eier zwar in die Entwicklung eintreten, die Weibchen-Eier jedoch während der Entwicklung absterben. Wir wissen ja vom Menschen, daß die Sterblichkeit der männlichen Früchte eine größere ist, als die der weiblichen. Bei den Fröschen könnte infolge der Überreife das Gegenteil eintreten. Wir sind ferner durch die schönen Untersuchungen Morgans unterrichtet über die Existenz geschlechtsbegrenzter lethaler Faktoren, von Faktoren, die immer nur in einem Geschlecht wirksam werden und das Absterben desselben veranlassen. Dem widerspricht jedoch, daß einige Kulturen bekannt geworden sind, in denen sich alle Eier soweit entwickelten, daß das Geschlecht erkannt werden konnte. Auch hätten dann unter den frühzeitig abgestorbenen Larven wenigstens einige Weibchen vorhanden sein müssen, was nicht der Fall war. Freilich ist die Zahl derartig günstiger, bisher erzielter Überreifekulturen sehr gering. Mit dem Grad der Überreife wächst gewöhnlich auch der Grad der Sterblichkeit, so daß viele Larven schon auf sehr frühen Entwicklungsstadien zu Grunde gehen.

Die Auseinandersetzungen, welche ich hier gegeben habe, lassen erkennen, wie notwendig es ist, die von mir vor einem Jahrzehnt begonnenen Untersuchungen fortzusetzen. Dies war auch schon früher meine Absicht. Die Ausführung derselben

wurde jedoch lange Zeit verhindert, anfänglich durch persönliche Verhältnisse, später durch den Krieg, welcher mich der für die Untersuchungen nötigen Hilfskräfte beraubte. Als durch den Friedensschluß wenigstens einigermaßen normale Verhältnisse wieder eingekehrt waren, suchte ich im Frühjahr 1919 meine Arbeit wieder aufzunehmen, hatte dabei aber zunächst mit großen Schwierigkeiten zu kämpfen. Der vor dem Krieg bewilligte Neubau eines für Aquarien und Terrarien bestimmten größeren Glashauses mußte mit Rücksicht auf die enormen Kosten, die er infolge der allgemeinen Preissteigerung verursacht haben würde, unterbleiben. Der dafür in Aussicht genommene Umbau der bisher von mir benutzten Aquarien-Einrichtungen verzögerte sich leider infolge der durch die Räterepublik verursachten Wirren, so daß ich die begonnenen Untersuchungen die erste Zeit über unter den allerungünstigsten Bedingungen ausführen mußte. Hierzu kam — vielleicht im Zusammenhang mit der Ungunst der Kulturbedingungen stehend — die Ausbreitung einer Epidemie, die den größten Teil meiner Zuchten völlig vernichtete, einen anderen Teil so sehr dezimierte, daß nur eine geringe Zahl von Individuen übrig blieb. Dieselben ergaben zwar abermals eine Bestätigung, daß die Überreife-Kulturen nur aus Männchen bestehen, konnten aber zur Klärung der Frage nach den Ursachen der Geschlechtsumstimmung nichts beitragen. Um so günstiger gestalteten sich die Verhältnisse im Jahre 1920, so daß ich mich im folgenden ausschließlich mit ihnen befassen werde. Im gleichen Sommer begann ich auch meine Untersuchungen über die Wirkung der Überreife bei Schmetterlingen, wobei ich *Lymantria dispar* benutzte. Ich werde nun zunächst die Resultate meiner Froschkulturen besprechen, und dann die mit *Lymantria*-Material gemachten Erfahrungen.

Züchtungsversuche mit Rana esculenta.

Die Temperaturverhältnisse des Sommers 1920 zeichneten sich dadurch aus, daß der Anfang Mai außergewöhnlich heiße Tage brachte. Dies führte zu einem frühzeitigen Beginn der

Laichperiode von *Rana esculenta*, wie ich ihn früher nur ausnahmsweise beobachtet habe, so daß ich schon in der ersten Hälfte Mai mit meinen Untersuchungen beginnen konnte. Ich bezog mein Material ausschließlich von zwei kleinen Weihern unterhalb der Walchstädter Höhe. Für die Wahl des Fangorts waren die Erfahrungen des vorausgegangenen Jahres maßgebend. Ich habe schon in früheren Publikationen hervorgehoben, daß die Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei den Fröschen erheblich erschwert werden durch die weite Verbreitung eines Zustandes der Gonaden, den ich als Zustand der Indifferenz bezeichnet habe und auch in dieser Veröffentlichung so bezeichnen werde, den andere Forscher nach dem Vorgang Pflügers als Hermaphroditismus deuten. Der Zustand ist ausführlich von Witschi und Kuschakewitsch beschrieben und durch Abbildungen erläutert worden. Ich kann daher auf deren Arbeiten verweisen und brauche ihn hier nur so weit zu schildern, als es zum Verständnis des folgenden nötig ist.

Von Indifferenz spreche ich, wenn die Gonade einen langen dünnen Gewebsstreifen bildet, der sich über einen großen Teil der Niere erstreckt. In einer genauer untersuchten Kultur schwankte die Länge von 1.5—2.6 mm. Der Strang ist perlschnurartig angeschwollen, weil in ihm hintereinander gereiht kleine, von Flüssigkeit erfüllte Blasen liegen, die sekundären Genitalhöhlen. Ihre Zahl beträgt je nach der Länge der Stränge zwischen 5 und 14. Auf der rechten Seite des Fröschchens ist ihre Zahl im allgemeinen geringer, demgemäß auch die Gonade kürzer. Sind die Gonaden dagegen geschlechtlich differenziert, so kann man selbst ohne Lupenbetrachtung die Geschlechter mit größter Lichtigkeit auseinander halten. Die Hoden sind kurze gedrungene ovale Körper, welche auf den obersten Abschnitt der Niere beschränkt sind; die Ovarien dagegen bilden entweder lange zylindrische wurstförmige Stränge oder verschieden breite, lange und dicke, krausenartig gefaltete Platten, in denen man die Eier als Körnelungen erkennen kann. An manchen Fundorten herrscht Indifferenz der Gonaden. Dann

kann man auch bei ausmetamorphosierten Tieren, ja selbst Tieren, die überwintert haben und einen Teil des darauf folgenden Sommers infolge guten Futters herangewachsen sind, nicht entscheiden, ob man weibliche oder männliche Tiere vor sich hat. In anderen Fällen kann man schon an ganz jungen Larven, bei denen die Hinterbeine noch kurze Stummeln sind, mit aller Deutlichkeit das Geschlecht bestimmen.

Während an den meisten Fundstellen in der Umgebung Münchens, wie ich auf Grund vielfältiger Untersuchungen (teils Züchtung von Material, teils Aufsammlungen im Freien) behaupten kann, hochgradige Indifferenz der Gonaden herrscht, ist das Walchstädter Material frühzeitig sexuell differenziert, und daher zu Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung sehr geeignet, wenigstens der Hauptsache nach. Immerhin gibt es auch hier Ausnahmen. Wir werden sogar sehen, daß eine dieser Ausnahmen bei meinen Kulturen von besonderem Interesse geworden ist.

Es wäre wichtig, zu ermitteln, was Ursache zu dem so ganz verschiedenen Verhalten des Geschlechts-Apparats ist. Handelt es sich um erbliche Rassenunterschiede oder um Modifikationen, welche durch äußere Bedingungen, Temperatur, Ernährung und ähnliches bedingt sind? Goldschmidt hat die Vermutung aufgestellt, daß die Temperatur eine entscheidende Rolle spiele. Er ist zu dieser Auffassung gekommen auf Grund der von Pflüger gemachten Erhebungen über Rana temporaria. Pflüger ließ sich aus verschiedenen Gegenden Deutschlands junge Fröschchen schicken. Dabei stellte es sich heraus, daß das aus Königsberg stammende Material sexuell differenziert war, das Material dagegen, welches in Bonn und Lüttich aufgesammelt war, zum größten Teil aus „Hermaphroditen" bestand. Demnach würde niedere Temperatur die sexuelle Differenzierung begünstigen. Goldschmidt hat auch diese Konsequenz gezogen. Meine eigenen Erfahrungen lassen jedoch erkennen, daß die Verhältnisse nicht so einfach liegen. Ganz nahe den kleinen Weihern von Walchstadt finden sich ausgedehnte Torfstiche. Bei den in ihnen aufgesammelten Fröschchen

herrschte Indifferenz, desgleichen in den hoch gelegenen Torfstichen auf dem anderen Isarufer, ferner in der Umgebung von Dorfen bei Schleißheim und vielen anderen Orten. Die Torfgräben von Lochhausen lieferten dagegen wieder zur Untersuchung günstiges, sexuell frühzeitig differenziertes Material, während ein nur wenig entfernter Dorfweiher sich durch Indifferenz auszeichnete. Wie in den Walchstädter Weihern, so fanden sich auch unter den Lochhausener Fröschchen indifferente Formen, sogar in ziemlich bedeutender Zahl. Alles das macht es wahrscheinlich, daß die Temperatur keinen Einfluß ausübt, es deutet mehr auf Rassenunterschiede. Hiermit würde auch übereinstimmen, daß die Walchstädter und Lochhausener erwachsenen Frösche einen ähnlichen Habitus besitzen. Sie unterscheiden sich von Fröschen anderer Fundstätten dadurch, daß sie im Durchschnitt kleiner sind. Immerhin sind meine Erfahrungen nicht ausreichend, um die Ursachen der sexuellen Verschiedenartigkeit zu entscheiden. Klarheit kann somit nur durch ausgedehnte weitere Untersuchungen herbeigeführt werden, teils durch alljährliche Aufsammlungen, teils durch methodische Züchtungen. In letzter Hinsicht hoffe ich durch „Rasse"-Kreuzungen Aufschluß zu gewinnen.

Das zur Verwendung gelangende Material wurde auf 3 Ausflügen gesammelt, am 8. Mai, am 13. Mai und am 16. Mai. Von den am 8. Mai gesichteten 7 Copulae wurden 4 gefangen; sie gingen beim Fang auseinander, vereinigten sich wieder in der Gefangenschaft, um sich bald wieder von neuem zu trennen. Ich erhielt von dem Material nur eine einzige Copula, welche vom 13./5. an dauernd vereinigt blieb und schon nach 24 Stunden, also am 14./5. ablaichte. Ich erwähne diese Umstände zum Zeichen, daß am 8. Mai bei den Weibchen die ovariale Reife der Eier noch nicht erreicht war. Auch in der Folgezeit hatte die Untersuchung darunter zu leiden, daß Paarungen eintraten, einige Zeit bestanden und dann wieder auseinander gingen. Das meiste brauchbare Material erhielt ich vom 13. Mai, nächstdem vom 16. Mai, so daß um diese Zeit die Höhe der Geschlechtsreife erreicht war. Von den erzielten brauchbaren

Copulae wandte ich im ganzen 7 zu Kulturzwecken an; andere mußte ich mit Rücksicht auf die beschränkten Raumverhältnisse des Aquariums wegwerfen. Von diesen 7 Kulturen kamen zwei für die Überreife-Experimente nicht in Frage, da schon bei der ersten Eiablage der Uterus vollkommen entleert worden war. Ich habe sie gleichwohl benutzt, um wenigstens das Geschlechtsverhältnis der normalen Eiablage zu bestimmen. Von den übrigen 5 Kulturen lasse ich eine unberücksichtigt, da sie durch einen hohen Grad geschlechtlicher Indifferenz ausgezeichnet und auch dadurch wenig brauchbar war, daß die Überreife der zur künstlichen Befruchtung benutzten Eier nur etwa 48 Stunden betrug und somit so geringfügig war, daß keine klaren Ausschläge erzielt wurden. Es handelte sich um ein Pärchen, das vom zweiten Fang stammte, vom 13. Mai bis 20. Mai in Copula verharrte, ehe es zu laichen begann. So bleiben 4 Kulturen übrig, über deren Zuchtresultate ich im folgenden berichten werde. Drei von ihnen haben nur zu einer Bestätigung der früher gewonnenen Resultate geführt; ich kann sie daher summarisch abhandeln. Die vierte verlangt dagegen getrennte und ausführliche Besprechungen, da ihr Verlauf zu neuen Gesichtspunkten führte.

Überreife Kulturen 1—3. Von den Erstbefruchtungen (Normalbefruchtungen) habe ich immer nur 100 Eier zur Aufzucht genommen. Ebenso habe ich es mit den beiden Kulturen gehalten, bei denen ein Überreifematerial nicht möglich war, da das Weibchen seinen Eiervorrat vollkommen erschöpft hatte. In allen Fällen war sehr frühzeitig eine scharfe Unterscheidung von Männchen und Weibchen möglich; die folgende Liste gibt somit 5 Geschlechtsbestimmungen. Bei den 3 Kulturen, bei denen eine Überreifekultur möglich war, gebe ich ebenfalls das Geschlechtsverhältnis an, zugleich das zeitliche Intervall zwischen erster und zweiter Befruchtung.

	Normalbefruchtung		Zeitintervall	Überreife Befruchtung
I.	49 ♂ 44 ♀	93 %	—	—
II.	49 ♂ 41 ♀	90 %	—	—
III.	38 ♂ 41 ♀	79 %	77 Stunden	431 ♂ 1 ♀
IV.	45 ♂ 47 ♀	92 %	68 „	202 ♂ 12 ♀
V.	45 ♂ 4 J. 45 ♀	94 %	72 „	40 ♂
Gesamt	226 ♂ 4 J. 218 ♀	90 %		673 ♂ 13 ♀

Zu den Kultur-Resultaten habe ich keine Bemerkungen zu machen außer einigen Worten über die beobachtete Sterblichkeit. Diese ist bei den Normalbefruchtungen eine ganz geringfügige. Bei den Überreifekulturen dagegen war die Sterblichkeit eine sehr hohe, auch bei der Kultur III, der ersten Überreifekultur. Die hohen Zahlen derselben erklären sich daraus, daß mir zur Überreife-Befruchtung ein enormes Eimaterial zur Verfügung stand. Bemerkenswert ist, daß bei 68 Stunden Uberreife eine nicht unbeträchtliche Zahl von ♀ noch nachgewiesen werden konnte.

Überreife Kultur 4. Da die vorangegangenen Kulturen ergeben hatten, daß schon bei relativ geringen Graden der Überreife die Entwicklungsfähigkeit der Eier stark gelitten hatte, wurde für diese vierte Zucht ein Intervall von 67 Stunden gewählt. Das betreffende Pärchen hatte sich am 18./5. gepaart und begann am 19./5. 2 Uhr zu laichen. In der Zeit von 2—5 Uhr hatte es einige Hundert Eier abgesetzt, als es getrennt wurde. Da frühere Versuche, durch eine normale Paarung eine zweite Befruchtung zu erzielen, zu ungünstigen Resultaten geführt hatten, wurde am 22./5. früh 9 Uhr sofort die künstliche Befruchtung ausgeführt.

I. Normalkultur. Ein nicht unbedeutender Prozentsatz der Eier entwickelte sich nicht, so daß im Laufe des fünften und sechsten Tages 58 (ca. 15 %) abgestorbene Eier entfernt wurden. Der Rest entwickelte sich in tadelloser Weise. Wie bei den früheren Kulturen wurden 100 Eier als Kontrollkultur im Zuchtaquarium bei höherer Temperatur gezüchtet, der Rest als Reservekultur bei Zimmertemperatur und mäßiger Fütte-

rung, aber täglichem Wasserwechsel gehalten. Für die Reservekultur wurde die Verlustquote nicht bestimmt. Von der Kontrollkultur (warme Kultur) gelangten im ganzen 94 Tiere zur Untersuchung; von ihnen wurden am 7. Juli 46 Tiere abgetötet, da nach den bei anderen Kulturen gemachten Erfahrungen man erwarten konnte, daß sich bei ihnen das Geschlecht leicht würde bestimmen lassen. Dies stellte sich jedoch als ein Irrtum heraus. Die zur Untersuchung gelangenden Larven hatten sämtlich gut entwickelte Hinterbeine, viele hatten auch schon die Vorderbeine entwickelt. Aber alle besaßen noch den indifferenten Charakter der Geschlechtsdrüse, einen mehr oder minder lang gezogenen, perlschnurartig angeschwollenen Strang von 1.5—2.6 mm Länge. Ich versuchte eine Unterscheidung der beiden Geschlechter dadurch zu ermöglichen, daß ich unter der Lupe bei einem großen Teil der Tiere die Länge der Geschlechtsdrüse auf beiden Seiten ausmaß, um festzustellen, ob sich auf diese Weise nicht das Material in zwei Gruppen werde abteilen lassen, eine Gruppe mit längeren Gonaden, die man als Anfänge von Ovarien hätte deuten können, und eine Gruppe mit kürzeren Geschlechtssträngen, die ich hätte als Männchen in Anspruch nehmen können; zwischen den Extremen in der Größe gab es aber alle Übergänge, sowohl was die Maße selbst anlangt, als auch die Zahl der perlschnurartigen Anschwellungen. Eine Unterscheidung wurde außerdem dadurch erschwert, daß im allgemeinen die Geschlechtsdrüse der linken Seite länger ist und zahlreichere Anschwellungen hat als die der rechten Seite. Auch die mikroskopische Untersuchung auf Querschnitten führte zu keinen Resultaten. Ich hatte die längste und kürzeste Geschlechtsanlage ausgewählt und beide geschnitten, konnte aber keine Unterschiede im histologischen Aufbau erkennen.

Unter diesen Umständen entschloß ich mich, den Rest der Normalkultur bis zur Metamorphose weiter zu kultivieren und zu füttern. Die Metamorphosekultur wurde in kleinen Partien in der Zeit von August und September abgetötet, ein kleiner Rest von 7 Tieren zur Überwinterung gebracht und bis zum

Juli 1921 gefüttert. Die vor der Überwinterung abgetöteten Tiere zeigten noch keine ausgeprägten Geschlechtsverhältnisse. Bei den am meisten differenzierten Formen waren die Gonaden walzenförmig, durchsetzt von Eiern, so daß man sie für Ovarien erklären konnte. Doch fanden sich in der Peripherie einige Blasen, wie sie aus Rückbildung und Resorption von Eiern entstehen und wie sie auftreten, wenn ovarienähnliche Gonaden sich zu Hoden umgestalten. In anderen Fällen bestand die gesamte Gonade bis auf einen kleinzelligen Rest in der Axe der Drüse aus derartigen, durch Rückbildung von Eiern entstandenen Blasen. Zwischen diesen beiden Extremen ergaben sich Mittelformen, je nachdem die aus Degeneration von Eiern entstandenen Blasen oder die unversehrten Eikeime überwogen. Offenbar war somit das untersuchte Material im Ausdifferenzieren der Geschlechtsdrüsen begriffen, ohne daß sich jedoch zahlenmäßig entscheiden ließ, wie viele Tiere sich zu ♀, wie viele zu ♂ würden differenziert haben. Darüber ließ das überwinterte Material keinen Zweifel. In ihm befand sich 1 Tier mit Hoden und 6 Tiere mit mächtigen, in charakteristischer Weise krausenartig gefalteten Ovarien.

II. Überreife-Kultur. Zur Überreife-Kultur stand mir ein sehr reiches Material von Eiern, die im Uterus geblieben waren, zur Verfügung. Ich beschloß daher, 3 verschiedene Arten der Besamung anzuwenden. Eine erste Partie wurde in der von mir seit Anfang meiner Untersuchung angewandten Methode besamt: die Eier wurden in einer dünnen Schicht auf dem Objektträger befestigt und über sie und zwischen die einzelnen Eier hinein eine an Samenfäden reiche wässerige Samenflüssigkeit mit einer Pipette eingespritzt. Bei einer zweiten Partie wurde die Samenflüssigkeit stark verdünnt. Es geschah dies, um Polyspermie zu vermeiden, falls infolge hochgradiger Überreife eine solche zu befürchten sein sollte. Bei einer dritten Partie wurden die mit Eiern nur in dünner Schicht bedeckten Objektträger in eine verdünnte Spermaflüssigkeit eingetaucht. Die zweite und dritte Methode lieferten keine guten Resultate. Von 567 Eiern blieben 485 unbefruchtet, während von den

nach meiner gewöhnlichen Methode besamten Eiern nur 56 unbefruchtet blieben, und 445 Eier sich entwickelten. Ich konnte die Kultur demgemäß mit insgesamt 527 Larven beginnen, von denen einige 40 durch einen Unglücksfall verloren gingen, ca. 20 abstarben, so daß die Kultur beim Einsetzen der Larven in die Zuchtaquarien aus mehr als 500 Tieren bestand. Von diesen wurden am 7. Juli, also ungefähr um dieselbe Zeit, in der die erste Abtötung aus der Normalkultur erfolgte, 77 Individuen abgetötet, der Rest weiter gezüchtet, teils bis zur Metamorphose, teils über dieselbe hinaus in Futterkultur. Ein kleiner Teil (8 Individuen) wurde überwintert und bis in den Sommer 1921 weiter gezüchtet.

Die Untersuchung des so gewonnenen umfangreichen Materials führte zu sehr interessanten Resultaten. Unter den 77 Kaulquappen der Probeabtötung vom 7. Juli befanden sich 39 ♂ und 38 Indifferente. Letztere entsprachen offenbar den Individuen, die ihrer ursprünglichen Konstitution nach bestimmt waren, Weibchen zu liefern. Denn sowohl bei meinen Kulturen wie auch bei dem im Freien aufgesammelten Material konnte ich häufig feststellen, daß die Männchen schon deutlich differenziert waren, während die Weibchen noch auf dem Zustand der Indifferenz verharrten.

Mit Rücksicht darauf, daß die gleichzeitig abgetöteten Kaulquappen der Normalkultur sämtlich indifferent waren und die Abtötung der Spätbefruchtung ebenfalls noch keine vollkommen einwandfreie Geschlechtsbestimmung zuließ, entschied ich mich, auch das überreife Material bis zur Beendigung der Metamorphose, zum Teil sogar über diese Zeit hinaus in Futterkultur weiter zu züchten und von Zeit zu Zeit Abtötungen vorzunehmen. Einen kleinen Rest ließ ich einwintern und tötete ihn nach reichlicher Fütterung im Juni 1921 ab. Die Ergebnisse waren folgende:

Von den ausmetamorphosierten, zum Teil gut gefütterten und im Herbst 1920 abgetöteten jungen Fröschchen waren 313 ♂ 45 J. Dieselben verteilen sich auf die beiden Befruchtungen A mit verdünntem Sperma, B mit stärkerem Sperma in

annähernd gleicher Weise: A 64 ♂ 5 J, B 249 ♂ 40 J. Von den 8 überwinterten Tieren hatten 7 kräftige Hoden und eines stark entwickelte, in viele krausenartige Falten gelegte Ovarien. Während die erste Abtötung, wenn wir die indifferenten Formen als Weibchen rechnen, das normale Sexualitätsverhältnis 50 ♂ zu 50 ♀ ergeben hatte, hatte sich im Laufe der Kultur dasselbe verschoben zu 700 ♂ : 100 ♀, wobei die Weibchen jedoch sich noch nicht voll entwickelt hatten. Letzteres war aber im Jahre 1921 der Fall. Die Resultate lassen daher nur die eine Deutung zu, daß zu den 50 % ♂, die sich bei der ersten Abtötung ergeben hatten, weitere Männchen sich im Laufe der Kultur hinzu gesellt hatten, die aus nachträglicher Umbildung von Indifferenten hervorgegangen waren. Mit dieser Auffassung stimmt auch aufs beste überein, daß unter den im Herbst 1920 abgetöteten Männchen sich nicht wenige Formen fanden, bei denen der Hoden im Begriff stand, sich aus der indifferenten Keimdrüse heraus zu differenzieren. Besonders beweisend waren für diese Deutung die Fälle, in denen auf der rechten Seite schon ein deutlicher Hoden entwickelt war, während auf der linken Seite die Gonade noch Übergänge zur Indifferenz erkennen ließ. Ich bin schon bei meinen früheren Untersuchungen darauf aufmerksam geworden, daß die Gonaden der rechten Seite fast stets nicht nur, wie oben erwähnt, etwas kleiner, sondern auch in der Entwicklung weiter fortgeschritten sind.

Wenn ich mich nun zur Beurteilung der besprochenen Resultate wende, so kann nach meiner Ansicht zweierlei nicht zweifelhaft sein.

1. Die Überreife beschleunigt die Differenzierung der Hoden. Während es bei der Normalkultur noch über die Zeit der Metamorphose hinaus nicht möglich war, mit Sicherheit Männchen und Weibchen zu unterscheiden, ist es bei Überreife schon auf einem frühen Stadium möglich, wenigstens für die Hälfte der Kultur typische Hoden nachzuweisen. Dies entspricht einer Erfahrung, die ich wiederholt gemacht habe, daß bei normal gezüchtetem Froschmaterial die eine

Hälfte der Individuen schon Hoden hatte, die andere Hälfte — offenbar die Hälfte, welche bestimmt ist, Weibchen zu liefern — noch Indifferenz der Drüse aufwies.

2. Die Resultate der besprochenen Kultur widerlegen außerdem die früher von mir vertretene Deutung von der Wirkung der Überreife; daß durch sie Veränderungen in dem Verlauf der Eireife bedingt waren, daß die Weibchen das heterogamete Geschlecht repräsentieren, daß bei der Eireife das Geschlechtschromosom in den Richtungskörper gerate und daher nur Männchen erzeugende Eier ohne y Chromosom übrig bleiben. Wäre diese Auffassung richtig, so müßten in den Überreifekulturen sämtliche Eier gleich von Anfang an männlich determiniert sein, und zwar in einer die Gesamtheit gleichmäßig erfassenden Weise, was bei der uns beschäftigenden Kultur nicht der Fall war. Im Gegenteil, noch auf einem ziemlich vorgerückten Stadium lassen sich zweierlei Larven unterscheiden, von denen die einen unzweifelhaft aus Männchen-Eiern etammen, die anderen von Eiern, die von Haus aus bestimmt waren, Weibchen zu liefern und erst im Laufe der Embryonal-Entwicklung, also metagam, eine Umstimmung erfahren haben. Dieses Verhalten erinnert an die Vorkommnisse, die wir für manche hermaphrodite Tiere kennen (*Rhabdonema nigrovenosum*), bei denen zunächst homogamete Weibchen entstehen, bei denen im Laufe der Entwicklung die Möglichkeit, Hoden zu erzeugen, dadurch geliefert wird, daß in einem Teil der Geschlechtszellen das eine von den beiden x Chromosomen in Verlust gerät. Und so möchte ich das Verhalten auch deuten. Ich nehme an, daß das männliche Geschlecht bei den Fröschen heterogamet ist, wie es auch, wenn auch auf Grund nicht ganz einwandfreier Beobachtungen für Frösche und andere *Amphibien* und für *Wirbeltiere* überhaupt behauptet wird. Demgemäß müssen bei der Befruchtung zweierlei Eier zu gleichen Teilen entstehen, sogenannte Männchen-Eier mit einem x Chromosom und Weibchen-Eier mit 2 x Chromosomen. Letztere erfuhren in meinem Experiment unter dem Einfluß der Überreife im

Laufe der Entwicklung eine Umstimmung, sei es, daß das zweite x Chromosom ganz rückgebildet oder in seiner Wirkung abgeschwächt wurde. Ich halte es für wahrscheinlich, daß die Einflüsse, welche die Umstimmung des Chromosomen-Apparats bedingen, vom Protoplasma ausgehen, wie das ja auch für Hermaphroditen gilt und nicht nur für diese, sondern auch für Tiere, wie die Daphniden, Aphiden, bei denen im Laufe ihrer Generationsfolge ebenfalls eine geschlechtliche Umstimmung, ein Übergang vom weiblichen zum männlichen Geschlecht sich vollzieht. In dieser neuen Deutung meiner Überreife-Befunde werde ich nun weiterhin bestärkt durch meine Untersuchungen über

die Wirkung der Überreife bei Schmetterlingen.

Zu denselben war ich durch die oben schon kurz referierten Überlegungen veranlaßt worden.

Durch die schönen Untersuchungen Seilers über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Schmetterlingen war nachgewiesen worden, was schon auf Grund von Mendel-Forschungen in hohem Grade wahrscheinlich geworden war, daß hier im Gegensatz zu den meisten bisher untersuchten Tieren das weibliche Geschlecht heterogamet, das männliche Geschlecht homogamet ist. Bei anderen Insekten, so z. B. den neuerdings so viel untersuchten *Dipteren* ist es bekanntlich umgekehrt. Wäre meine frühere Deutung der Überreife-Experimente richtig, so müßten sich ihnen gegenüber *Schmetterlinge* und *Dipteren* ganz verschieden verhalten. Bei Schmetterlingen müßten dieselben Erscheinungen wie bei Fröschen eintreten, bei *Dipteren* müßte dagegen die Überreife der Eier keinen Einfluß ausüben.

Aus diesen Erwägungen heraus habe ich zunächst begonnen, meine Überreife-Experimente auch auf Schmetterlinge auszudehnen. Ich wurde dabei in liebenswürdigster Weise von Herrn Prof. Goldschmidt vom Kaiser Wilhelms-Institut für Biologie unterstützt, der mir unter anderen zwei Gelege von Lymantria dispar (Aomori- und Gifu-Rasse) zusandte, wofür

ich ihm hier meinen besten Dank sage. Ich werde über meine Untersuchungen nur summarisch berichten, da ich in ihnen nur Vorversuche erblicke, denen ich erst in diesem Jahr ausgedehntere Experimente habe folgen lassen.

Die Schmetterlinge, was wohl von allen Insekten gilt, haben im Vergleich zu den Fröschen für Überreife-Versuche den großen Nachteil, daß man bei ihnen nicht zwei zeitlich erheblich unterschiedene Befruchtungen, eine Normalbefruchtung und eine Spätbefruchtung erzielen kann. Man kann nur in der Weise vorgehen, daß man frisch geschlüpfte Schmetterlinge zum Teil sofort, zum Teil erst nach 2, 3, 4 usw. Tagen sich paaren läßt und aus einer größeren Zahl von Kulturen das Mittel zieht, um auszuschließen, daß etwaige individuelle Schwankungen im Sexualverhältnis einen störenden Einfluß ausüben. Man muß ferner ein sehr umfangreiches Material zu seiner Verfügung haben, um frisch geschlüpfte Weibchen mit überreifen Männchen, überreife Weibchen mit normal reifen Männchen und schließlich überreife Weibchen mit überreifen Männchen paaren zu können. Diesen Anforderungen genügte das von mir im Jahre 1920 benutzte Material nicht. Auch hatte ich bei den beschränkten Raumverhältnissen des Münchener Zoologischen Instituts nicht die Möglichkeit, alle Raupen eines Geleges aufzuziehen, sondern war genötigt, bei individuenreichen Gelegen eine starke Reduktion der Zahl vorzunehmen. Immerhin kann ich heute schon folgendes mitteilen.

Ich führe zunächst die Zuchtresultate von 5 normalen Gelegen an; sie ergeben annähernd gleichviel Weibchen wie Männchen. Es findet sich zwar, abgesehen von Kultur 2, ein Überschuß von Weibchen; derselbe ist aber so gering, daß er in das Bereich der Fehlerquellen fällt.

1.	10 ♀	8 ♂
2.	16 ♀	19 ♂
3.	11 ♀	9 ♂
4.	10 ♀	10 ♂
5.	19 ♀	13 ♂
Gesamt	66 ♀	59 ♂

Bei den Überreifekulturen gebe ich in der zweiten Spalte, wie viel Tage die Überreife betrug.

1.	2 Tage	47 ♀	28 ♂
2.	4 „	34 ♀	22 ♂
3.	5 „	26 ♀	17 ♂
4.	5 „	39 ♀	11 ♂
5.	5 „	15 ♀	20 ♂
6.	6 „	7 ♀	
	Gesamt	168 ♀	98 ♂

Aus der voranstehenden Aufstellung läßt sich mit Sicherheit entnehmen, daß Überreife keinesfalls eine Begünstigung des männlichen Geschlechts zur Folge hat wie bei den Fröschen. Eher kommt man zu dem entgegengesetzten Resultat. Im Gesamten ist die Zunahme der Weibchen eine sehr beträchtliche; sie führt zu einer Sexualitätsziffer 55 (55 ♂ auf 100 ♀). Die Begünstigung des weiblichen Geschlechts erhellt am meisten aus der Kultur 6 mit 6 Tage Überreife. Die Kultur war durch Überreife sehr geschädigt. Vom ganzen über 100 Eier enthaltenden Gelege schlüpften nur 20 Räupchen aus, von denen 12 beim Verlassen der Eihüllen zu Grunde gingen oder ohne zu fressen bald danach abstarben. Von den 8 übrigen Tieren starb ein krüppelhaftes Tier noch nachträglich. Die 7 übrigen wuchsen langsam heran und ergaben ausschließlich Weibchen. Auffallend in der Aufstellung sind noch zwei Punkte, 1. daß in der ersten Kultur, trotzdem nur eine Überreife von 2 Tagen vorlag, die Zahl der Weibchen eine so bedeutende war; 2. das Überwiegen der Männchen in der fünften Kultur, trotzdem die Überreife 5 Tage betrug. Ich kann für beides keine Erklärung geben. Ich möchte nur hervorheben, daß in den Tagen, in denen das Schlüpfen der Schmetterlinge vor sich ging, eine besonders hohe Temperatur herrschte, was einen ungünstigen Einfluß auf den Ablauf der Kulturen zur Folge hatte. Ich habe daher in diesem Jahre die Kulturversuche mit Lymantria an einem sehr viel umfangreicheren Material und unter wechselnden, genau beobachteten Außenbedingungen wiederholt.

So unerwartet mir auch das bei den Schmetterlings-Kulturen erzielte Ergebnis kam, so ist es nach meiner Meinung gleichwohl nicht schwer, die Resultate der Frosch- und Schmetterling-Experimente auf eine gemeinsame Formel zurückzuführen. Voraussetzung ist dabei, daß im Gegensatz zu der früher von mir vertretenen Auffassung und abweichend von den Schmetterlingen bei den Fröschen das Weibchen das homogamete Geschlecht ist, was ja nach dem früher Mitgeteilten eine große Wahrscheinlichkeit für sich hat. Man würde dann den allgemeinen Satz aufstellen können, daß Überreife die Bildung des heterogameten Geschlechts begünstigt, d. h. eine Veränderung des homogameten Geschlechts zu Gunsten des heterogameten verursacht. Es würde sich in beiden Fällen um eine Rückbildung oder Abschwächung des zweiten geschlechtsbestimmenden Faktors, in den vorliegenden Fällen des x Chromosoms handeln. Bei gleichzeitiger Anwesenheit zweier Geschlechtschromosomen würde durch Überreife das Protoplasma des Eies die Fähigkeit gewinnen, das zweite Geschlechts-Chromosom so zu beeinflussen, daß es in seiner Wirkungsweise abgeschwächt wird oder sogar der Rückbildung verfällt, ein Vorgang, der vielleicht geeignet ist, auf die Entstehung morphologischer, geschlechtsbestimmender Einrichtungen ein Licht zu werfen.

Im Anschluß an die voranstehenden Mitteilungen möchte ich noch zwei weitere Punkte kurz berühren.

In meinen früheren Veröffentlichungen hatte ich auf Grund theoretischer Erwägungen die Möglichkeit ins Auge gefaßt, daß Frühreife, d. h. vorzeitiger Eintritt des Follikelsprungs und verfrühter Übertritt des Eies in den Ovident einen geschlechtsbestimmenden Einfluß ausüben könne. Durch meine Untersuchungen der letzten Jahre bin ich von dieser Vermutung zurückgekommen. Ich hatte beim allerersten Beginn der Fortpflanzungsperiode Froschmaterial aufsammeln lassen. Dabei stieß ich auf 5 Paarungen, bei denen die Umklammerung des Männchens 3 Wochen lang dauerte und dann resultatlos endigte. In zwei Fällen ergab dann die Untersuchung, daß die Ovarien degeneriert waren. Ich halte es für wahrscheinlich, daß diese

Degeneration eine Folge einer verfrühten Umklammerung und der dadurch bedingten Zirkulationsstörungen, nicht die Ursache des resultatlosen Verlaufs gewesen ist. Doch sind weitere Untersuchungen hierüber erwünscht. Wenn verfrühte Umklammerungen auf die Eier schädigend wirken, dann ist ein von ihnen ausgehender geschlechtsbestimmender Einfluß sehr unwahrscheinlich. In gleichem Sinn spricht eine weitere Erfahrung. Bei den zahlreichen, von ihrem ersten Anfang an beobachteten Umklammerungen, die später zu Eiablagen führten, war die Dauer derselben sehr verschieden, sie schwankte im allgemeinen zwischen 24 und 48 Stunden, offenbar, weil die ovariale Reife in den einzelnen Fällen eine verschiedene war. In einem Falle dauerte sogar die Copula 8 Tage, ehe die Eiablage begann. Auf das Geschlechtsverhältnis hatten diese Unterschiede in der Leichtigkeit, mit der der Follikelsprung und der Übertritt der Eier in den Uterus erfolgte, keinen Einfluß.

Der zweite Punkt, den ich noch besprechen möchte, bezieht sich auf die Frage, ob das in dem Uterus des Weibchens enthaltene Material aus einer gleichmäßig gemischten Masse sexuell verschiedenartig differenzierter Eier besteht oder ob eine Art Sonderung oder Schichtung vorhanden ist. Es wäre ja denkbar, daß zunächst die Weibchen-Eier aus dem Ovar übertreten und daher die unteren Abschnitte des Uterus vorwiegend erfüllen, daß dagegen die Männchen-Eier den oberen Abschnitt einnehmen und daher zuletzt entleert werden. Eine solche Schichtung der Eier würde bei Homogametie des Weibchens gar nicht in Frage kommen, sie ist aber auch sonst sehr unwahrscheinlich. Denn man erhält das Sexualverhältnis 50 ♂ : 50 ♀, gleichgiltig, ob man ein Pärchen völlig oder nur die ersten Hundert Eier ablaichen läßt. Im letztern Falle müßte ja das Sexualverhältnis der ersten Eiportion nach der weiblichen Seite verschoben sein. Der Sicherheit halber habe ich jedoch die Frage noch besonders geprüft. Ich züchtete das Material der ersten Eiablage und die zuletzt abgelegten Eier, ohne das Laichgeschäft zu unterbrechen, also ohne Beeinflussung durch Überreife, getrennt auf. In beiden Portionen war

das Sexualverhältnis vollkommen das gleiche. Ich bin daher zur Auffassung gelangt, daß nur die Beeinflussung der in den Uterus übergetretenen Eier eine Veränderung der geschlechtsbestimmenden Faktoren herbeizuführen vermag.

Literatur.

F. Baltzer, Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, Bd. 22, 1914.

Richard Goldschmidt, Die Spermatogenese eines parthenogenetischen Frosches nebst Bemerkungen zur Frage, welches Geschlecht bei den Amphibien das heterozygotische ist. Arch. f. Zellf., Bd. 15, 1921.

Ders., Untersuchungen über Intersexualität. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 23, 1919.

Ders., Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin 1920.

Rich. Hertwig, Über den gegenwärtigen Stand des Sexualitätsproblems. Biol. Zentralbl., Bd. 32, 1912.

S. Kuschakewitsch, Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana esculenta. Festschrift f. R. Hertwig, Bd. 2, 1910.

F. Levy, Über die Chromatinverhältnisse in der Spermatocytogenese von Rana esculenta. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 86, 1915.

J. Seiler, Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Arch. f. Zellf., Bd. 13, 1914.

Ders., Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre, Bd. 18, 1917.

Ders., Experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung bei Talaeporia tubulosa Retz. Arch. f. Zellf., Bd. 15, 1921.

W. W. Swingle, The accessory chromosome of the frog. Biolog. Bull., Bd. 33 (zitiert nach Goldschmidt).

E. Witschi, Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana temporaria. Arch. f. mikr. Anal., Bd. 85, 1914.

Ders., Studien über die Geschlechtsbestimmung bei Fröschen. Ebenda, Bd. 86, 1914.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der mathematisch-physikalischen Klasse der Bayerischen Akademie der Wissenschaften München

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: 1921

Autor(en)/Author(s): Hertwig Wilhelm Karl Theodor Ritter von

Artikel/Article: Der Einfluß der Überreife der Eier auf das Geschlechtsverhältnis von Fröschen und Schmetterlingen 269-294