© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

das Gorillamännchen eine durchschnittliche Schädelkapazität von 510 ccm, das Schimpansemännchen nur eine solche von 420. Die Größenunterschiede der erwachsenen Schädel verhalten sich nach Messungen, die ich im hiesigen anatomischen Institut[18]) und im Zoologischen Museum zum Teil an denselben Schädeln, welche Selenka vorgelegen hatten, anstellen konnte, im Durchschnitt wie 19 zu 13 (Basilarlänge in cm). Daraus ergibt sich folgendes: Nimmt die Größe des Schädels etwa um ein Drittel ab, so fällt das Hirnvolumen nur um ein Fünftel bis ein Sechstel. Bei Hundeschädeln mit entsprechender Basilarlänge (18 und 12 cm) fällt das Hirnvolumen um ein Viertel bis ein Drittel (105 und 75 ccm), beim Wildhund fast um die Hälfte (115 und 60 ccm). Betrachten wir gar die Verhältnisse beim Menschen, so stehen die Anthropologen heute im allgemeinen auf dem Standpunkt, daß von einer irgendwie regelmäßigen Abnahme des Hirngewichts bei Abnahme der Körperlänge keine Rede sein kann[19]). Das scheint also in der Tat für meine Annahme zu sprechen, und die eigentümliche Tatsache, daß große Hunde eine Abnahme, kleine Hunde eine sichere Zunahme der Schädelkapazität in der Domestikation erfahren haben, wäre damit erklärt.

Indessen halte auch ich selbstverständlich meinen Beweis für nicht zwingend, und es kann einzig und allein die Untersuchung des Hirns in großem Maßstabe und an reichem, kritisch verarbeitetem Material den sicheren Entscheid bringen, wie ja überhaupt den vorstehenden Untersuchungen nur der Wert einer provisorischen Orientierung beizumessen ist.

Eine Hypothese zur Bearbeitung des Problems der Geschlechtsdifferenzierung bei Metazoen.

Vorgetragen am 12. März 1912
von S. Gutherz.

Hierzu 1 Textfigur.

Von zahlreichen Biologen wird gegenwärtig das Problem der Sexualität mit außerordentlichem Eifer bearbeitet. Nur auf einen kleinen Ausschnitt dieses gewaltigen Forschungsgebietes möchte

---

[18]) Ich danke dem Direktor des Instituts, Herrn Geh. Rat Professor Dr. Waldeyer für die gütigst erteilte Erlaubnis, die Schädel messen zu dürfen.

[19]) Marchand, Über das Hirngewicht des Menschen, Biol. Centralbl. Bd. XII, 1902, und: Buschan, Gehirn und Kultur. Wiesbaden, Bergmann, 1906.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ich heute Ihre Aufmerksamkeit lenken: auf die Frage nach dem Wesen der Geschlechtsdifferenzierung.

Geschlechtsdifferenzierung definieren wir als die Entstehung der Anlage des männlichen bzw. weiblichen Geschlechtes in der Ontogenese eines Individuums[1]). Im besonderen wird sich die Untersuchung hier auf zwei Fragen zu richten haben: erstens auf die Feststellung des Punktes der Ontogenese, in dem die Geschlechtsdifferenzierung erfolgt, zweitens auf die Feststellung der die Geschlechtsdifferenzierung bewirkenden Faktoren. Sind diese beiden Fragen beantwortet, so darf unser Problem als gelöst betrachtet werden.

Was die Untersuchungsmethodik betrifft, so können wir uns einmal der einfachen Beobachtung bedienen: hier nimmt gegenwärtig die cytologische Untersuchung zweifellos die erste Stelle ein. Sodann findet das biologische Experiment Anwendung, wobei eine wichtige Unterscheidung zu beachten ist. Das Experiment kann die normalen Bedingungen der Entwicklung unberührt lassen und nur durch eine geschickte, planmäßige Anordnung derselben in den Ablauf des Geschehens einen Einblick zu gewinnen suchen. Das Experiment kann aber auch die natürlichen Bedingungen abändern, und das ist bei allen Versuchen, eine willkürliche Geschlechtsbestimmung zu erzielen, der Fall. Wird man nun auch im allgemeinen geneigt sein, aus derartigen Experimenten bei positivem Ausfall einen Schluß auf den natürlichen Ablauf der Geschlechtsdifferenzierung zu ziehen, so ist ein solcher Schluß doch durchaus nicht stets zulässig. Da es uns aber heute gerade um den normalen Prozeß der Geschlechtsdifferenzierung zu tun ist, so wollen wir die Experimente der zweiten Art ganz bei seite lassen.

Vier Tatsachenreihen sind uns gegenwärtig bekannt, die für das Problem der Geschlechtsdifferenzierung von größter Bedeutung sind; drei von ihnen sind erst Errungenschaften der letzten Jahre.

Ein erstes Tatsachengebiet hat uns die Zellforschung erschlossen. Es hat sich bei einer ganzen Anzahl von Metazoen, namentlich bei Insekten, gezeigt, daß die Chromatinbeschaffenheit der Geschlechter eine verschiedene ist und daß diese Verschiedenheit durch eine Differenz der Spermatozoen hervorgerufen wird. Um

[1]) Genauer gesagt, handelt es sich hier um die Geschlechtsdifferenzierung ersten Grades. Näheres siehe bei Gutherz, S., Über den gegenwärtigen Stand der Heterochromosomen-Forschung usw. Sitz.-Ber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, 1911, Nr. 5, p. 257. — Unter dem Begriff der Ontogenese sind im obenstehenden Satze auch die vor der Befruchtung gelegenen Entwicklungsstadien, die sich also an den Geschlechtszellen abspielen, verstanden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nur den einfachsten Fall zu erwähnen, so finden wir bei zahlreichen Objekten, daß die stets gerade Chromosomenzahl des Weibchens eins mehr als diejenige des Männchens beträgt und daß das unpaare Chromosom des Männchens sich in der Samenentwicklung als Heterochromosom erweist, indem es in einer der Reifungsteilungen ungeteilt in die eine Tochterzelle übergeht und so einen Chromatindimorphismus der Spermatozoen bedingt. Die beiden verschiedenen Spermatozoensorten treten ihrer Entstehungsweise gemäß in genau der gleichen Zahl auf. Wir wissen jetzt, auf Grund der Kenntnis fast sämtlicher in Betracht kommender Stadien, mit Gewißheit, daß beide Spermatozoensorten zur Befruchtung gelangen und allein für die verschiedene Chromosomenkonstitution der Geschlechter maßgebend sind, da sämtliche reife Eizellen den gleichen (höheren) Chromosomensatz empfangen.

Nur für ganz wenige Objekte (Echiniden nach Baltzer) ist ein Chromatindimorphismus befruchtungsbedürftiger Eizellen beschrieben worden, denen dann Spermatozoen von gleichförmiger Beschaffenheit gegenüberstehen. Dieser Fall, der bisher in der Literatur vereinzelt dasteht, darf wohl noch nicht dem gesicherten Bestande der Cytologie zugerechnet werden.

Mit dem Nachweise eines fast lückenlosen Entwicklungszyklus für die Geschlechtschromosomen — so hat man die den Chromatindimorphismus der Spermatozoen bedingenden Heterochromosomen treffend bezeichnet — ist sichergestellt, daß in derartigen Fällen das Geschlechtsschicksal eines Spermatozoon bereits festgelegt ist: ein Spermatozoon mit höherer Chromosomenzahl z. B. kann nur in ein weibliches Individuum übergehen. Freilich ist damit, wie wir bald des näheren erörtern werden, noch nicht gezeigt, daß im Spermatozoon die Geschlechtsdifferenzierung bereits vollzogen, d. h. die Anlage des künftigen Geschlechtes in allen ihren Faktoren gegeben ist; es könnte dies der Fall sein, aber es bestehen noch andere Möglichkeiten. Um uns vorsichtig auszudrücken, wollen wir daher in diesem und ähnlichen Fällen nur sagen: die Geschlechtszellen, in unserem Falle die Spermatozoen, haben eine bestimmte Geschlechtstendenz gewonnen.

In neuester Zeit ist unsere Kenntnis der Geschlechtschromosomen in sehr wesentlicher Weise vertieft worden: es wurde in mehreren Fällen gezeigt, daß hier die Geschlechtschromosomen sicher nicht die ersten Faktoren der Geschlechtsdifferenzierung darstellen. Damit gelangen wir zu einer zweiten sehr bedeutungsvollen Tatsache. Als Beispiel wollen wir die Chromatinverhältnisse gewisser parthenogenetischer Eier von amerikanischen Phylloxeriden, die durch Morgan bekannt geworden sind, kurz betrachten. Diese Eier bringen teils Weibchen, teils Männchen hervor. Ist letzteres

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Fall, so findet bei der Bildung der nur in der Einzahl auftretenden Polzelle ein eigentümlicher Chromatinprozeß statt: es wird ein Heterochromosom aus dem Ei eliminiert, so daß die für das männliche Geschlecht charakteristische Chromosomenkonfiguration entsteht. Da nun die männchen- bzw. weibchenproduzierenden Eier bereits längst vor dem Reifungsprozesse durch ihre verschiedene Größe deutlich gekennzeichnet sind, so folgt das Heterochromosom hier offenbar einem zeitlich vorgeordneten Faktor, kann also nicht selbst den ersten Faktor der Geschlechtsdifferenzierung enthalten.

Das Beispiel der Phylloxeriden demonstriert uns zugleich eine dritte, für das Geschlechtsbestimmungsproblem grundlegende Tatsache, die schon seit längerem bekannt ist: das Vorkommen zweier verschieden großer Eisorten, deren Größe mit dem Geschlecht verknüpft ist. Hierher gehören außer den Aphiden die Rotatorien und die Gattung *Dinophilus*[1]). Es handelt sich hier also um verschiedene Geschlechtstendenz unter den Eizellen.

Eine letzte wichtige Tatsachengruppe verdanken wir der Mendelforschung: die Fälle der sogenannten geschlechtsbegrenzten Vererbung. So wurden auf dem Wege der Bastardierung für einen Schmetterling, den Stachelbeerspanner, und für einige Vogelarten Eizellen von zweierlei Geschlechtstendenz, für die Taufliege (*Drosophila ampelophila*) Spermatozoen von zweierlei Geschlechtstendenz nachgewiesen, und zwar treten die Geschlechtszellen mit verschiedener Geschlechtstendenz in ungefähr gleicher Zahl auf. Ich möchte noch bemerken, daß die Autoren bei der Deutung ihrer Experimente die Geschlechtsdifferenzierung als Mendelprozeß auffaßten. Das Ergebnis der Experimente bleibt aber unverändert, wenn man diese Annahme nicht teilt. Auf die Interpretation des Geschlechtsdifferenzierungsvorganges als alternativen Vererbungsprozesses gehe ich deshalb nicht näher ein, weil ein zwingender Beweis für diese Auffassung bisher nicht vorliegt und manches gegen sie spricht.

Ziehen wir das Gesamtfazit aus den soeben vorgetragenen vier Tatsachenreihen, so ergibt sich die höchst wichtige Feststellung, daß bei zahlreichen Tieren die Geschlechtsdifferenzierung im be-

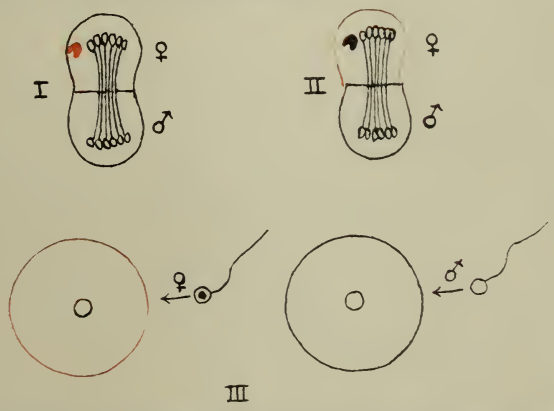
[1]) Nach Shearer (Quart. Journ. of microscop. Science, Vol. 57, 1912) dringen bei *Dinophilus gyrociliatus* die Spermatozoen bereits in die Ureier ein und nur ein Teil der schließlich gebildeten Oocyten empfängt einen Samenkern: diese Oocyten allein erfahren ein größeres Wachstum und werden zu weibchenproduzierenden Eiern. Sollten sich diese Angaben bestätigen, so stände die Größendifferenz der Eier von *Dinophilus* in Abhängigkeit von der Befruchtung, man könnte also nicht von einer verschiedenen Geschlechtstendenz der unbefruchteten Eizellen reden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fruchteten Ei bereits vollzogen ist. Über den eigentlichen Vorgang der Geschlechtsdifferenzierung konnte aber noch nichts Sicheres ermittelt werden.

Welchen Weg wird die Forschung nunmehr einzuschlagen haben? Von vornherein erscheint es am aussichtsreichsten, die cytologische Methode mit dem biologischen Experiment zu kombinieren, man geht so gewissermaßen von einer Gleichung mit möglichst wenigen Unbekannten aus.

Cytologisch am besten bekannt ist der Fall, in dem ein Chromatindimorphismus der Spermatozoen besteht; er sei daher einer näheren Analyse unterworfen. In unserer Figur stellen Schema I und II diejenige Reifungsteilung der Samenentwicklung dar, in der das Geschlechtschromosom ungeteilt in die Tochterzelle übergeht, Schema III die Befruchtung zweier Eizellen, von denen die eine ein Spermatozoon mit Heterochromosom, die andere ein Spermatozoon ohne solches empfängt.



Schema zur Analyse des Geschlechtsdifferenzierungsprozesses bei Chromatindimorphismus der Spermatozoen.

Die nächstliegende und einfachste Annahme ist die, daß im Geschlechtschromosom die Faktoren der Geschlechtsdifferenzierung gelegen sind (Schema I, das Geschlechtschromosom rot gehalten). In Schema II ist angenommen, daß das Geschlechtschromosom einem zeitlich vorgeordneten Faktor folgt, der in der einen aus der Reifungsteilung hervorgehenden Tochterzelle entstanden ist (dieselbe ist rot umrissen). Der in Schema III dargestellte Fall scheint ferner zu liegen, ist aber prinzipiell von Fall II nicht verschieden: hier ist der dem Geschlechtschromosom vorgeordnete Faktor in die Oogenese verlegt, es entstehen so zwei Eisorten mit verschiedener Geschlechtstendenz (das Ei mit weiblicher Tendenz ist rot um-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

rissen); jetzt können nur bestimmte Eier mit bestimmten Spermatozoen (nämlich solchen der gleichen Geschlechtstendenz) in Verbindung treten, es wird sogenannte selektive Befruchtung angenommen. Die selektive Befruchtung in Schema III entspricht der Auswahl, die in Schema II das Geschlechtschromosom unter den beiden Tochterzellen sozusagen trifft.

Wie man sich in Schema II und III die Faktoren der Geschlechtsdifferenzierung vorzustellen hat, ob der zeitlich vorgeordnete Faktor gleichzeitig den wesentlichen Faktor darstellt oder nur gewissermaßen eine vorbereitende Rolle spielt, während der wesentliche Faktor im Geschlechtschromosom gelegen ist, darüber ist noch nichts auszumachen.

Schema III stellt die Hypothese dar, auf welche ich Ihre Aufmerksamkeit lenken möchte. Ihre Prüfung scheint mir die gegenwärtig wichtigste Aufgabe für eine Bearbeitung des Problems der Geschlechtsdifferenzierung zu sein. Handelt es sich doch um die Entscheidung darüber, ob unser Problem eine einheitliche Lösung zulassen wird oder nicht[1]). Läßt sich diese Hypothese ausschließen, so ist damit gezeigt, daß in dem von uns betrachteten Falle, dem Falle des Chromatindimorphismus der Spermatozoen, die Geschlechtsdifferenzierung auf die Samenentwicklung allein beschränkt ist (Schema I und II). Da nun, wie wir wissen, anderseits für eine Reihe von Organismen verschiedene Geschlechtstendenz der Eizellen festgestellt ist, so käme eine einheitliche Lösung nicht mehr in Betracht. Fällt die Prüfung dagegen zugunsten unserer Hypothese aus, so kann noch auf eine einheitliche Lösung gehofft werden.

Der Wege, unsere Hypothese einer Prüfung zu unterziehen, sind mehrere. Einer davon ist bereits beschritten worden, freilich ließ der betreffende Autor, der Amerikaner Moenkhaus, sich hierbei nicht von unseren theoretischen Überlegungen leiten. Moenkhaus, dessen Arbeit 1911 erschienen ist[2]), experimentierte an der Taufliege, *Drosophila ampelophila*. Er fand, daß das Sexualverhältnis dieser Spezies ein variables Merkmal darstellt, das durch Selektion eine Züchtung in verschiedener Richtung zuläßt.

Unter Sexualverhältnis verstehen wir das Zahlenverhältnis der männlichen und weiblichen Individuen einer Spezies. Ich möchte aber scharf be-

---

[1]) Bei diesem Satze wird der Fall der Honigbiene, der offenbar eine Sonderstellung einnimmt (vgl. Gutherz, l. c., p. 265, Anm.), stillschweigend ausgenommen.

[2]) Moenkhaus, W. J., The effects of inbreeding and selection on the fertility, vigor and sex ratio of *Drosophila ampelophila*. Journ. of Morphol., Vol. 22, 1911.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tonen, daß für das Problem der Geschlechtsdifferenzierung nur das primäre Sexualverhältnis von Bedeutung ist, d. h. das Sexualverhältnis sämtlicher befruchteter Eier. Das Sexualverhältnis des Menschen z. B., das durch Hinzurechnung der Totgeburten und gar der Fehlgeburten stark abgeändert wird, also sehr bedeutende sekundäre Verschiebungen aufweist, ist für unsere Frage, streng genommen, unbrauchbar.

Moenkhaus macht es wahrscheinlich, daß in seinen Experimenten das primäre Sexualverhältnis vorliegt. Es gelang ihm, Stämme von *Drosophila* zu züchten, die einen sehr starken Weibchenüberschuß zeigten, sowie solche, bei denen die Männchen an Zahl ungefähr den Weibchen gleichkamen (in der Natur besitzt *Drosophila* ungefähr das Sexualverhältnis 88, d. h. 88 Männchen auf 100 Weibchen). Wurden nun Weibchen und Männchen aus den Kulturen mit extremem Sexualverhältnis untereinander gekreuzt, so zeigte sich, daß fast ausschließlich das Weibchen einen Einfluß auf das Sexualverhältnis der Nachkommen ausübt. Moenkhaus zieht aus diesem Ergebnis den Schluß, daß bei *Drosophila* höchstwahrscheinlich das Geschlecht bereits vor der Befruchtung durch das Weibchen determiniert wird. In unserer Ausdrucksweise wäre das Resultat so zu formulieren: die Eizellen von *Drosophila* besitzen verschiedene Geschlechtstendenz.

Nun ist aber für *Drosophila* ein Chromatindimorphismus der Spermatozoen festgestellt (Stevens), überdies auch die verschiedene Geschlechtstendenz derselben durch Bastardierungsexperimente erwiesen (Morgan), da *Drosophila* geschlechtsbegrenzte Vererbung des Männchens zeigt.

Erkennen wir daher die Untersuchungen von Moenkhaus als stichhaltig an, so wäre unsere Hypothese — wenigstens für *Drosophila* — bewiesen. Ich glaube jedoch, daß die Moenkhaus'schen Ergebnisse noch der Bestätigung an einem größeren Untersuchungsmaterial bedürfen; immerhin zeigen sie, daß unsere Hypothese beachtenswert ist, und fordern dazu auf, in dieser Richtung weiterzuarbeiten.

Ich möchte noch auf einen anderen Weg zur Prüfung unserer Hypothese hinweisen. Bereits das Auftreten eines primären Sexualverhältnisses, das nicht genau gleich 100 ist, macht eine Mitwirkung der Eizellen bei der Geschlechtsdifferenzierung sehr wahrscheinlich. Da die Spermatozoen mit verschiedener Geschlechtstendenz in genau gleicher Zahl entstehen, so muß, wenn die Verteilung der verschiedenen Spermatozoen auf die Eier einfach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeitsrechnung folgt, für ein größeres Beobachtungsmaterial das Sexualverhältnis genau gleich 100 sein. Finden Abweichungen hiervon statt und will man die Geschlechtsdifferenzierung allein auf Rechnung der Spermatozoen setzen, so wird man zu der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

äußerst gezwungenen Annahme geführt, daß die Spermatozoen mit der einen Geschlechtstendenz zum Teil weniger lebenskräftig sind. Viel näher liegt die Annahme, daß die Abweichungen vom Sexualverhältnis 100 auf Rechnung der Eizellen zu setzen sind, die bei Befruchtung eine Auswahl unter den Spermatozoen treffen.

Wichtig erscheint es auch, das Sexualverhältnis unter den Nachkommen eines einzigen Pärchens festzustellen. Ergäben sich hier starke Abweichungen von dem nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung zu erwartenden Zahlenverhältnis, so wäre ein weiterer Hinweis auf eine Mitwirkung der Eizellen gegeben. Im besonderen wäre es zu empfehlen, Insekten zu untersuchen, die ihre Eier einzeln und nicht zu rasch ablegen, wie die durch besonders deutliche Geschlechtschromosomen ausgezeichnete Hemipterenart *Protenor belfragei*, so daß man das Geschlecht jedes einzelnen abgelegten Eies ermitteln könnte.

Ich bin am Ende meiner Ausführungen angelangt. Konnte auch über den eigentlichen Prozeß der Geschlechtsdifferenzierung noch nichts Sicheres mitgeteilt werden, befinden wir uns hier vielmehr noch im Stadium der Vorarbeiten, so werden Sie doch den Eindruck gewonnen haben, daß mancherlei Ansätze zu Fortschritten bereits vorhanden sind und das Problem, wenn auch langsam, der Lösung entgegengeht.

Übersicht über die afrikanischen Schleichenlurche (*Amphibia apoda*).

Mit einer Bestimmungstabelle.

Von Dr. Fritz Nieden (Berlin).

Bei meinen Arbeiten über die Kriechtierfauna von Deutsch-Ostafrika hatte ich im Laufe dieses Winters Gelegenheit, auch die afrikanischen Formen der fußlosen Amphibien durchzuarbeiten. Von diesen Tieren besitzt das Kgl. Zool. Museum in Berlin eine ziemlich reichhaltige Sammlung, namentlich von Exemplaren aus verschiedenen deutschen Schutzgebieten. An Mitteilungen über die Verbreitung von Schleichenlurchen in größeren, zusammenhängenden Gebieten Afrikas lagen bisher nur vor:

1. für Deutsch-Ostafrika die kurze Liste der dort gefundenen Arten in Tornier's „Kriechtiere Deutsch-Ostafrikas", dem damaligen Stande unserer Kenntnisse von diesen Tieren entsprechend nur wenige Stücke von vereinzelten Fundorten aufführend, und

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 1912

Autor(en)/Author(s): Gutherz S.

Artikel/Article: Eine Hypothese zur Bearbeitung des Problems der Geschlechtsdifferenzierung bei Metazoen. 179-186