

das Wesen der Buntblättrigkeit. Ver. Phys. Med. Ges. Würzburg 50, 47 (1917a).

30. NOACK, K. L.: Entwicklungsmechanische Studien an panaschierten Pelargonien. Ein Beitrag zur Theorie der Periklinalchimären. Jb. Bot. 61, 409 (1922).

31. NOACK, K. L.: Vererbungsversuche mit buntblättrigen Pelargonien. Ver. Phys. Med. Ges. Würzburg 49, 45 (1924).

32. NOLL, F.: Die Pfropfbastarde von Bronvaux. Sitzsber. Niederrhein. Ges. Nat.- u. Heilk. A 38 (1905).

33. RASMUSON: Über die Möglichkeit von Chimärenbildung bei Reben. Mitt. Biol. Reichsanst. Land- u. Forstwirtschaft. 16, 1.

34. RENNER, O.: Eiplasma und Pollenschlauchplasma als Vererbungsträger bei den Oenotheren. Z. Abstammungslehre 27, 235 (1922).

35. ROTH, L.: Untersuchungen über den periklinal bunten Rassen von *Pelargonium zonale*. Z. Abstammungslehre 45, 125 (1927).

36. RUDLOFF, C. F.: Zur Kenntnis der *Oenothera purpurata* Klebahn und *Oenothera rubricaulis* Klebahn. Z. Abstammungslehre 52, 191 (1929).

37. SEELIGER, R.: Die Weißdornmispel von Anzig. Ber. dtsh. bot. Ges. 44, 506 (1926).

38. STRASBURGER, E.: Meine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde. Ber. dtsh. bot. Ges. 27, 511 (1909).

39. SCHERZ, W.: Beiträge zur Genetik der Buntblättrigkeit. Z. Abstammungslehre 45, 1 (1927).

40. WEISS, F. E.: On the leaf-tissues of the graft

Crataegomespilus Asnieresii and *Crataegomespilus Dardari*. Mem. Manc. Lit. a. Phil. Soc. 69, 73 (1925).

41. WEISS, F. E.: Note on the *Crataegomespilus* of Saujon. Mem. Manc. Lit. a. Phil. Soc. 47, 89 (1930).

42. WEISS, F. E.: The problem of graft hybrids and chimeras. Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. 3, 232 (1930).

43. WINKLER, H.: Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Ber. dtsh. bot. Ges. 25, 568 (1907).

44. WINKLER, H.: *Solanum tubingense*, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. dtsh. bot. Ges. 26, 595 (1908).

45. WINKLER, H.: Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde. Z. Bot. 1, 342 (1909).

46. WINKLER, H.: Über die Nachkommenschaften der Solanum-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Z. Bot. 2, 1 (1910).

47. WINKLER, H.: Über das Wesen der Pfropfbastarde. Ber. dtsh. bot. Ges. 28, 116 (1910).

48. WINKLER, H.: Untersuchungen über Pfropfbastarde. I. Die unmittelbare gegenseitige Beeinflussung der Pfropfsymbionten. Jena 1912.

49. WINKLER, H.: Die Chimärenforschung als Methode der experimentellen Biologie. Sitzsber. physik.-med. Ges. Würzburg 95, 119 (1913).

50. WINKLER, H.: Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Z. Bot. 8, 417 (1916).

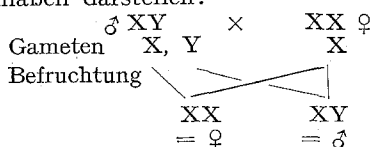
51. TYÖZYMBURÖ, TANAKA: Bizzarria-a clear case of periclinal-chimera. J. Genet. 18, 77 (1927).

(Aus dem Zoologischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität, Münster i. W.)

Syn-, pro- und metagame Geschlechtsbestimmung im Tierreich.

Von **Carl Koswig**.

In einem an dieser Stelle erschienenen Aufsatz über die Bedeutung des Y-Chromosoms im Tierreich sagten wir, die Mehrzahl der Tiere sei getrenntgeschlechtig, d. h. von jeder Art gibt es männliche und weibliche Individuen. Die etwa gleiche Zahl, in der Männchen und Weibchen auftreten, hängt meist mit der Existenz eines Geschlechtschromosomenmechanismus zusammen: Das eine Geschlecht ist heterogametisch, es besitzt ein X- und ein Y-Chromosom und bildet daher zwei Sorten von Keimzellen: solche in denen das X-Chromosom und ebenso viele, in denen das Y-Chromosom enthalten ist. Das andere Geschlecht ist homogametisch, es besitzt zwei X-Chromosomen und bildet nur eine Sorte von Keimzellen, die alle ein X-Chromosom enthalten. Schematisch kann man daher die Paarung von Männchen und Weibchen einer Art, bei der die Geschlechtsbestimmung durch einen Heterochromosomenmechanismus erfolgt, folgendermaßen darstellen:



Wir haben stillschweigend in unserem Schema das Männchen als heterogametisch angesehen, wie es ja tatsächlich in der Mehrzahl der bisher analysierten Fälle auch ist. Das Weibchen bildet lauter X-Eier, die Entscheidung darüber, ob sich aus einem von ihnen ein männlicher oder ein weiblicher Nachkomme entwickelt, wird erst in dem Moment gefällt, in dem sich der weibliche Vorkern mit seinem einen X-Chromosom mit dem vom väterlichen Spermium mitgebrachten männlichen Vorkern, der in 50% der Fälle ein X-, in 50% ein Y-Chromosom enthält, vereinigt. Im ersteren Fall entsteht eine XX-Zygote, also von weiblicher Konstitution, im letzteren Fall entwickelt sich das befruchtete Ei mit der männlichen Chromosomengarnitur XY. In allen Fällen, in denen die eine Sorte von Eiern, die ein homogametes Weibchen erzeugt, von zwei Sorten von Spermien des heterogameten Männchens befruchtet werden, wird im Moment der Befruchtung über das Geschlecht der Zygote entschieden. Wenigstens gilt das für den Normalfall, wenn die Entwicklung des unreifen Eies, seine Befruchtung und die Embryogenese unter den für die betreffende Art normalen Verhält-

nissen erfolgt. Wir werden weiter unten noch davon zu sprechen haben, daß im Experiment auch noch bei Formen mit eigentlich syngamer Geschlechtsbestimmung progam und metagam in diese eingegriffen werden kann.

Nun gibt es aber im Tierreich eine ganze Reihe von Fällen weiblicher Heterogamie. So hatten alle bisher genetisch (bzw. zytologisch) untersuchten Weibchen bei Schmetterlingen und Vögeln die Konstitution XY (oder XO). Bei diesen Formen ist bereits vor der Vereinigung des mütterlichen mit dem väterlichen Vorkern über das Geschlecht des neuen Individuums entschieden. Doch ist bei diesen Formen der Normalfall der, daß, ebenso wie bei männlicher Heterogamie gleich viele X- und Y-Spermien gebildet werden, männlich (durch ein X-) und weiblich (durch ein Y-Chromosom) determinierte Eier in gleicher Zahl entstehen, beide Geschlechter treten also auch bei Formen mit weiblicher Heterogamie im 1:1-Verhältnis auf. Allerdings kann man im Experiment Bedingungen herstellen, unter denen das X- oder das Y-Chromosom häufiger als in 50% der Fälle in den Richtungskörper wandert. So gelang es SEILER bei dem Schmetterling *Talaeporia tubulosa* z. B., durch Hitze die Zahl der Weibchen zu erniedrigen, weil unter den veränderten Bedingungen das X-Chromosom häufiger als normalerweise bei der Reduktionsteilung im Ei verblieb. Im Fall der *Talaeporia* wurde also zwar das Geschlechtsverhältnis verschoben, indem durch äußere Beeinflussung in den normalen Verteilungsmechanismus der Geschlechtschromosomen störend eingegriffen wurde. Es wurde aber nicht ein durch den Ablauf der Reduktionsteilung bereits geschlechtlich in bestimmter Richtung determiniertes Ei nachträglich noch geschlechtlich umgestimmt und das erst wäre bei Formen mit weiblicher Heterogamie progame Geschlechtsbestimmung im eigentlichen Sinne. Bei Schmetterlingen und Vögeln wird daher auch gar nicht von progame, sondern von thelyo-syngamer (HARMS) Geschlechtsbestimmung gesprochen, der Unterschied zu den Formen mit arrhenosyngamer Geschlechtsbestimmung infolge männlicher Heterogamie ist nur ein zeitlicher, indem nicht erst die Zygote, sondern schon das unbefruchtete Ei durch den X-Chromosomenmechanismus geschlechtlich determiniert ist. Eine Parallele zu den Versuchen von SEILER wären z. B. die Experimente von AGNES BLUHM, die durch Außeneinflüsse — Alkoholisierung der Väter — bei Mäusen das Geschlechtsverhältnis verschieben konnte, indem eine Sorte von Spermien, nämlich die mit einem X-Chromosom,

stärker geschädigt wurden als die andere Sorte, die Y-Spermien. So entsteht ein Überwiegen der Männchen in der Nachkommenschaft alkoholierter Mäuse.

Außer der echten syngamen (d. h. genetischen) Geschlechtsbestimmung bei männlicher oder bei weiblicher Heterogamie gibt es noch einen anderen Modus, bei dem durch die Befruchtung über das Geschlecht entschieden wird: Aus den befruchteten Eiern der Bienenkönigin oder der Weibchen anderer Hymenopteren entstehen Weibchen, aus den unbefruchteten dagegen Männchen. Die befruchteten Eier — ob Besamung eintritt, hängt von der Mutter ab, die ihr bei der Befruchtung mit Spermium gefülltes Receptaculum seminis bei Ablage eines Eies öffnen oder geschlossen lassen kann — entwickeln sich, wie die meisten Tiere mit der diploiden Chromosomenzahl, die unbefruchteten Eier werden durch haploide Parthenogenese zu Männchen. HARMS bezeichnet die Geschlechtsbestimmung der Hymenopteren als eusyngam.

Doch wenden wir uns nunmehr der progame Geschlechtsbestimmung zu. Das bekannteste Beispiel dafür liefert ein kleiner Ringelwurm, *Dinophilus apatris*. Die Weibchen bilden zwei verschiedene Sorten von Oocyten, wenig wachsende und stark an Größe zunehmende. Diese Wachstumsverschiedenheiten finden in Oocyten statt, wie schon gesagt wurde, d. h. also an Zellen, die noch den vollen diploiden Chromosomensatz, der bei allen Zellen der gleiche sein muß, besitzen. Aus den kleinen Oocyten entwickeln sich, nachdem später Befruchtung stattgefunden hat oder auch parthenogenetisch, wenn keine männlichen Tiere vorhanden sind, immer Männchen, aus den großen werden stets Weibchen. Die geschlechtliche Determinierung der jungen Eizellen erfolgt also lange vor der Befruchtung und jedenfalls nicht durch einen Heterochromosomenmechanismus, denn große und kleine Oocyten haben ja den gleichen diploi-

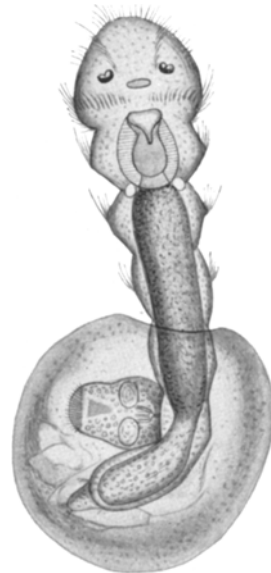


Abb. 1. *Dinophilus apatris* Weibchen und das kleine Männchen beim Verlassen des Cocons (nach NACHTSHEIM).

den Chromosomenbestand wie jede andere Zelle des mütterlichen Körpers. Welcher Art die das Oocytenwachstum regulierenden Einflüsse sind, ist nicht bekannt.

Bei Arten mit normalerweise syngamer Geschlechtsbestimmung und zwar solchen mit weiblicher Homogametie kann durch einen experimentellen Eingriff die geschlechtliche Diffe-

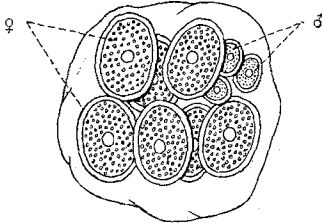


Abb. 2. Cocon eines *Dinophilus* mit großen, weiblich determinierten und kleinen männchenliefernden Eiern.

renzung progam beeinflusst werden, wie die Überreifeversuche RICHARD HERTWIGS an *Rana temporaria* gezeigt haben. Alle reifen Eier eines homogametischen Froschweibchens haben ja die gleiche haploide Chromosomengarnitur: Sie besitzen ein X-Chromosom und einen Satz von Autosomen. Erst dadurch, daß sie von einem X- oder einem Y-Spermium befruchtet werden, wird entschieden, ob aus ihnen ein Weibchen oder im letzteren Fall ein Männchen wird. Dadurch nun, daß man die Eier überreif werden läßt, indem man dem brünstigen Weibchen erst verspätet ein Männchen zusetzt, werden in den normalerweise bis zum Moment der Befruchtung geschlechtlich undeterminierten Eizellen die männlichen Potenzen so stark aktiviert bzw. die weiblichen so sehr unterdrückt, daß es jetzt ganz gleichgültig ist, ob das Ei von einem männchenbestimmenden Y- oder von einem weibchenbestimmenden X-Spermium befruchtet wird: Aus beiden Sorten von Zygoten entstehen Männchen, auch aus den 50%, die zwei X-Chromosomen besitzen und daher eigentlich Weibchen werden sollten.

Als metagam bezeichnen wir die Geschlechtsbestimmung erstens dann, wenn durch außerhalb der Erbfaktoren liegende Einflüsse genotypisch gleiche Individuen oder Zellkomplexe eines Individuums erst nach erfolgter Befruchtung männlich oder weiblich determiniert werden und zweitens dann, wenn ein genetisches Männchen durch Außeneinflüsse in ein phänotypisches Weibchen oder umgekehrt ein durch die Heterochromosomenkonstitution weiblich determiniertes Tier phänotypisch zu einem Männchen wird. Für diese letztere experimentell ausführbare Ge-

schlechtsbestimmung hat WITSCHI kürzlich ein Beispiel bei einer amerikanischen Froschart, *Rana sylvatica*, beschrieben. Von einem Laichsatz wurde ein Teil der Larven unter normalen Temperaturverhältnissen gezüchtet. 100 der Frösche waren Weibchen, 96 Männchen, also das erwartete 1:1-Verhältnis. 115 Larven wurden der maximal ertragbaren Temperatur von 32° C ausgesetzt. Kein einziges Tier war ein echtes Weibchen, 53 waren Umwandlungsstadien zu Männchen, 62 waren voll männlich. Wir müssen schließen, daß trotz weiblicher Chromosomenkonstitution (XX) bei der Hälfte der Larven die latenten männlichen Potenzen durch die Hitzebehandlung so gefördert wurden, daß sie über das genotypisch bestimmte Geschlecht obsiegen konnten.

Bei dem pelagisch lebenden marinen Pfeilwurm (Sagitta) kann man schon im ungefurchten Ei einen bestimmten Plasmabezirk erkennen, der später in die Urgeschlechtszelle gelangt. Sie teilt sich in zwei und diese in vier Zellen. Jede von ihnen erhält den für Sagitta typischen vollen diploiden Chromosomensatz, eine gleicht also der anderen genotypisch völlig. Zwei von ihnen



Abb. 3. *Bonellia viridis*, Weibchen (nach LACAGE-DUTHIERS aus Claus-Grobben).

gelangen jedoch in den sogenannten Rumpfabschnitt, die zwei anderen in den Schwanz des Pfeilwurms. Die vorderen werden zu Oogonien, die ins letzte Körpersegment verlagerten zu Spermatogonien. Die Sagitta ist also ein Zwitter. Ihre Geschlechtszellen stammen aber alle von einer Zelle ab und sind durch erbgleiche Teilungen auseinander entstanden. Wir müssen daher schließen, daß ihre Lage im Rumpf oder im Schwanz, also außerhalb der Urgeschlechts-

zellen liegende, metagam wirkende Einflüsse, sie zu männlicher oder weiblicher Entwicklung bestimmen.

Von metagam Einflüssen hängt offenbar auch die geschlechtliche Differenzierung bei einigen Saugwürmern (Trematoden) ab. Die Mehrzahl der Trematoden sind zwittrig, jedes Individuum besitzt einen funktionsfähigen männlichen und weiblichen Geschlechtsapparat. Bei manchen Arten nun, z. B. dem in den Federfollikeln von Vögeln schmarotzenden *Collyrichum faba* sitzen in einer gemeinsamen Cyste immer zwei aus einem Ei stammende Zwillinge zusammen, von denen das eine, kleinere, ein Männchen mit nur noch rudimentärem weiblichen Apparat, das größere aber ein funktionsfähiges Weibchen mit rückgebildeten männlichen Geschlechtsorganen ist. Die Zwillinge sind also genetisch identisch und wir müssen metagame Einflüsse dafür verantwortlich machen, daß sie im Zusammenhang mit ihrem verschieden starken Wachstum sich geschlechtlich verschieden differenzieren. Ihre bisexuellen Potenzen demonstrieren dabei beide Geschlechter durch ihren Rudimentärhermaphroditismus. Bei einigen Trematoden endlich, den zu der pathogenen Gattung *Schistosomum* gehörenden Arten, kommt es mit der Einführung eines Heterochromosomenmechanismus zu syngamer Geschlechtsbestimmung.

Das bekannteste Beispiel für metagame Geschlechtsbestimmung liefert schließlich ein Wurm aus dem Verwandtschaftskreis der Anneliden (Ringelwürmer): *Bonellia viridis*. Die Weibchen der *Bonellia* sind so groß wie eine Pflaume und haben einen sehr langen, am Ende gegabelten Rüssel. Die Männchen sind winzig klein, nur wenige Millimeter lang und leben im Uterus der Weibchen. Aus den befruchteten Eiern gehen freischwimmende Larven hervor. Nach einiger Zeit sinken sie zu Boden, setzen sich fest und werden zu Weibchen. So verhalten sich aber nur diejenigen Larven, die während ihrer freischwimmenden Lebenszeit nicht auf ein altes Weibchen treffen, denn dann setzen sie sich an dem Rüssel des erwachsenen Tieres fest und werden zu — Männchen.

Offenbar wird also in diesem Fall das Geschlecht metagam bestimmt in Abhängigkeit von irgendeinem Stoff, den die Rüssel der alten Weibchen ausscheiden. BALTZER, dem wir viele sinnreiche Versuche über die Geschlechtsbestimmung der *Bonellia* verdanken, fand nun aber, daß von den jungen, „indifferenten“ Larven nicht alle von der Anheftung an den Rüssel eines reifen Weibchens Gebrauch machten, wenn

ihnen dazu die Möglichkeit gegeben wurde und andererseits auch nicht alle Larven sich zu Weibchen entwickelten, wenn ihnen keine Anheftungsmöglichkeit gegeben wurde. BALTZER meint daher, es könnte bei *Bonellia* primär eine

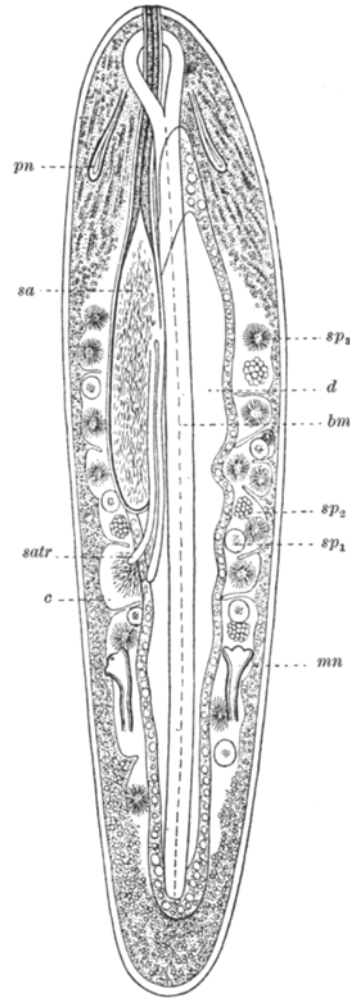


Abb. 4. *Bonellia viridis*, geschlechtsreifes Männchen, vergrößert.

pn = Protonephridien
sa = Samenschlauch
satr = Samentrichter
c = Leibeshöhle
sp₁—sp₃ = Stadien der Spermiogenese
d = Darm
bm = Bauchmark
mn = Metanephridien
(nach BALTZER aus Goldschmidt).

syngame Geschlechtsbestimmung geben, die aber sekundär durch die Wirkung des Rüsselstoffes metagam leicht beeinflussbar sei. HERBST kam durch die Angabe BALTZERS von der gelegentlichen Entstehung von Männchen ohne Rüsselparasitismus auf einen genialen Gedanken: Sollte etwa das Auftreten dieser Männchen auf

Veränderungen der Wasserstoffionenkonzentration in den Kulturschalen zurückzuführen sein? Diese Vermutung lag deswegen nahe, weil die „Ausnahme“-Männchen in den Zuchten immer

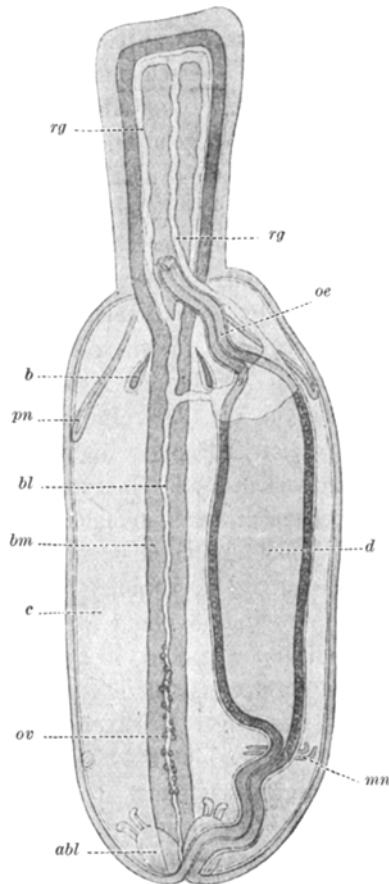


Abb. 5. Junges Bonelliaweißchen, vergrößert-

- rg = Rückengefäß
 oe = Ösophagus
 b = Borste
 pn = Protonephridium
 bl = Blutgefäß
 bm = Bauchmark
 c = Leibeshöhle
 ov = Ovarium
 abl = Qualblasen
 d = Darm
 mn = Metanephridium
 (nach BALTZER aus Goldschmidt).

erst sehr spät, nach langer Haltung auftreten. Und in dieser Zeit kann das Seewasser infolge der Atmung der Tiere kohlenstoffreicher geworden sein und damit sich der p_H -Wert nach

der sauren Seite verschoben haben. Die Versuche gaben HERBST in glänzender Weise recht: Er erhielt in Seewasser, das durch Kohlen- oder Salzsäure angesäuert war, von 170 Larven $95 \pm$ stark vermännlichte (bzw. Intersexe), 12 Weibchen, 26 undifferenzierte Larven. 30 Larven waren indifferent gestorben. Die Zahl der Vermännlichungen ist viel größer als in der entsprechenden männchenreichsten Zucht BALTZERS, so daß HERBST in einem zahlenmäßigen Vergleich „einen überzeugenden Beweis für die Wirkung des erniedrigten p_H -Wertes“ feststellen kann. In späteren „sauren“ Kulturen konnte HERBST bis zu 91,6% der indifferenten Larven ohne Wirkung des Rüsselstoffes vermännlichen und eigenartiger Weise gelang ihm das gleiche bei 78,33% der Larven auch dann, wenn sie in nicht angesäuertem, aber künstlichem Seewasser etwa 18 Stunden lang geschwenkt wurden.

HERBST stellt die Hypothese auf, daß durch die erniedrigten p_H -Werte ebenso wie durch die Wirkung des Rüsselstoffes die Oxydationsprozesse in den Larven vermindert werden. Dadurch würde deren Stoffwechsel den männlichen Typus annehmen; da die Männchen im Uterus der Weibchen, also an einem relativ sauerstoffarmen Ort leben, ist es wohl denkbar, daß die Männchen sich von den Weibchen physiologisch u. a. durch einen geringeren Oxydationsstoffwechsel unterscheiden.

Jedenfalls sind wir wohl bei keinem anderen Tier mit metagameter Geschlechtsbestimmung, deren Kausalanalyse, der Zurückführung auf physikalische und chemische Einflüsse näher als bei *Bonellia*. Von hier aus dürfen wir noch manche Aufklärung für das Geschlechtsbestimmungsproblem überhaupt erhoffen.

Literaturverzeichnis.

Der Raumbeschränkung wegen seien hier nur die folgenden zusammenfassenden Darstellungen mit eingehendem Literaturnachweis genannt:

HARMS, J. W.: Körper und Keimzellen. 2 Bde. 1926. Berlin.

WITSCHI, E.: Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Tieren in Handbuch der Vererbungswissenschaft 2 (1930).

Ferner zum Bonelliaproblem: BALTZER, F., Verh. Deutsche Zool. Ges. 1928.

HERBST, C.: Sitzungsber. Heidelberger Ak. d. W. Math.-nat. Abt. 1929 und 1930.

Die **Deutsche Gesellschaft für Züchtungskunde** (Sitz Göttingen) hält ihre diesjährige Wintertagung am Sonntag, dem 1. Februar, 18 Uhr, zu Berlin im Meistersaal, Köthener Straße 38, ab. Es werden sprechen: Professor Dr. HONCAMP, Rostock,

über „Aufgaben, Möglichkeiten und Grenzen der landwirtschaftlichen Fütterungslehre“ und Professor Dr. GOLDSCHMIDT, Berlin-Dahlem, über das Thema: „Gibt es eine Vererbung erworbener Eigenschaften?“