

Kuratoriums des Kaiser Wilhelm-Institutes in MÜNCHENBERG und in vielen anderen Organisationen an führender Stelle stand.

Praktisch züchterisch betätigte F. v. LOCHOW sich zuletzt vornehmlich in der Rindviehzucht und Forstpflanzenzucht. Durch zahlreiche Vorträge, Artikel und in Zusammenarbeit mit namhaften Fachleuten hat er auch hier außerordentlich befruchtend für die Allgemeinheit wirken können, zumal er sein Wissen in besonders eindringlicher und leichtverständlicher Form darstellen konnte. In den 20 Jahren seiner Zieckauer Tätigkeit ist es F. v. LOCHOW gelungen, durch eigene züchterische Arbeit eine Herde mit einem Durchschnittsmilchertrag von 6385 Liter mit 4,12% Fett zu schaffen. Über die Hälfte der Kühe sind im Rinderleistungsbuch eingetragen. Von jeher war er ein Verfechter der Leistungstheorie und nahm bei jeder Gelegenheit scharf Stellung gegen die noch vor nicht zu langer Zeit zu stark in den Vordergrund geschobene Zucht auf Form und Bewertung rein äußerlicher Merkmale.

Besonders hoch aber sind seine Arbeiten in der Forstpflanzenzüchtung zu werten. Es ent-

spricht seinem großen Idealismus und dem Streben für die Allgemeinheit, sich in so starkem Maße für eine wichtige Arbeit mit Zeit und geldlichen Opfern einzusetzen, die erst nach Generationen zu Erfolgen führen kann. F. v. LOCHOW stand auf dem Standpunkt, daß schon die Individualauslese mit Prüfung der Nachkommenschaften zu ganz erheblichen Züchtungserfolgen führen müsse. Von etwa 100 Elitekiefern werden Jahr für Jahr die Nachkommenschaften in vierfacher Wiederholung geprüft und so die besten Elitebäume ermittelt, deren Nachkommen dann die Grundlage zur Weiterzüchtung unter Ausschluß schädlicher Fremdbefruchtung bilden sollen. F. v. LOCHOW ist der einzige Privatmann, der sich mit dieser Züchtung beschäftigte. Mit staatlicher Unterstützung arbeiten auch nur ganz wenige Institute in dieser Richtung.

Reich und mannigfach war die Arbeit dieses Mannes. Manch guter Rat, manch neuer Gedanke hätte noch von ihm zum allgemeinen Nutzen ausgehen können. Die Pflanzenzüchtung und die deutsche Landwirtschaft haben einen ihrer Besten verloren.

## Geschlechtschromosomen im Pflanzenreich.

(Sammelreferat.)

Von **Friedrich Brieger.**

Eine Beziehung zwischen der Form oder der Zahl der Chromosomen einerseits und der Geschlechtsbestimmung andererseits, wie wir sie bei dem Auftreten von Geschlechtschromosomen finden, können wir nur bei solchen Formen erwarten, die getrenntgeschlechtlich (diözisch) sind und bei denen die Geschlechtsbestimmung erblich (genotypisch) festgelegt ist. Daher erscheint es angebracht, zuerst kurz auf die Art und Weise, in der bei diözischen Arten die sexuelle Differenzierung erblich determiniert sein kann, einzugehen.

### I. Genotypische Geschlechtsbestimmung.

Im Anschluß an CORRENS (zuletzt 1928) können wir einen scharfen Unterschied zwischen den eigentlichen *Geschlechtsanlagen* und den *Geschlechtsrealisatoren* machen. Beide sind, wie gleich hier hervorgehoben sei, genischer Natur, — wenn es auch nicht ausgeschlossen ist, daß einmal Fälle bekannt werden, in denen mit Sicherheit eine erbliche plasmatische Kompo-

nente (Plasmon) nachgewiesen wird, die einen Einfluß auf die Geschlechtsbestimmung ausübt.

Unter *Geschlechtsanlagen* verstehen wir die Gesamtheit derjenigen Gene, die die Art und Weise der Ausbildung der Geschlechtsorgane bedingen, also etwa die Zahl und Stellung, Form und Größe der Staubblätter und Fruchtblätter. Und zwar wollen wir alle die Erbfaktoren, die einen Einfluß auf die Ausbildung der männlichen Geschlechtsorgane haben, als die männlichen Potenzen *A* bezeichnen, und dementsprechend den Anlagenkomplex für die weiblichen Organe als *G*. In kaum einem Fall wissen wir etwas Näheres über die einzelnen Gene, aus denen diese beiden Komplexe zusammengesetzt sind, da sie sich fast stets im homozygoten Zustand befinden, und damit eine Mendelanalyse unmöglich ist. Wir müssen ferner durchaus mit der Möglichkeit rechnen, daß es Gene gibt, die zu beiden Komplexen zu rechnen sind. Das gilt, um einige Beispiele zu nennen, für Erbfaktoren, die die Ausbildung der Blütenorgane überhaupt unterdrücken oder zum mindesten den Zeit-

punkt der Blütenbildung allgemein bestimmen. Wir können diese Gene mit CORRENS in dem Genkomplex  $Z$  zusammenfassen.

Die Faktoren dieser drei Genkomplexe müssen in allen Pflanzen, die sich geschlechtlich fortpflanzen, vorhanden sein, in gemischtgeschlechtigen wie in getrenntgeschlechtigen, in der Haplophase wie in der Diplophase. Die Erbformel würde für die Haplophase lauten:  $AGZ$ , und für die fast immer homozygote Diplophase:  $AA GG ZZ$ .

Die Gesamtheit der Gene der Komplexe ist dann immer so ausbalanciert, daß sich die Tendenz zu weiblicher oder männlicher Entwicklung die Waage hält. *Die Komplexe sind neutral.*

Zu diesen Komplexen kommen dann bei den genotypisch diözischen Formen noch die eigentlichen Geschlechtsbestimmer, die *Realisatoren* oder *Differentiatoren*, wie sie genannt werden. Es sind dies in der Formulierung nach CORRENS zwei einander allele Gene, der Männlichkeitsbestimmer  $\alpha$  und der Weiblichkeitsbestimmer  $\gamma$ , die in ihrer entwicklungsphysiologischen Wirkung den Anlagekomplexen übergeordnet sind oder, wie wir uns mendelistisch ausdrücken würden, die epistatisch über die Anlage-Gene sind. Je nachdem ob der Männlichkeitsbestimmer oder der Weiblichkeitsbestimmer dominant ist, sind die Männchen oder die Weibchen der betreffenden Art heterozygot oder, wie wir auch sagen können, heterogam. Die beiden folgenden Faktorenschemata sollen diese Verhältnisse veranschaulichen:

## I

Heterozygotie des ♂ ♂: $(AA GG ZZ) \alpha\gamma$ ♀: $(AA GG ZZ) \gamma\gamma$	Heterozygotie des ♀ ♂: $(AA GG ZZ) \alpha\alpha$ ♀: $(AA GG ZZ) \alpha\gamma$
-------------------------------------------------------------------------------------	-------------------------------------------------------------------------------------

Als Beispiel einer strengen genotypischen Getrenntgeschlechtigkeit mit Heterozygotie des Männchen seien *Melandrium album* und *rubrum*, *Rumex acetosella*, *Bryonia dioica* u. v. a. genannt, Heterozygotie des Weibchens ist dagegen bei Pflanzen sehr selten. Sie ist mit Sicherheit bisher nur bei *Fragaria* nachgewiesen (vgl. CORRENS 1928).

Die genetische Formulierung, die HARTMANN (1928) vorgeschlagen hat, schließt sich an diese CORRENSschen Formeln an, mit dem Unterschied, daß HARTMANN die Existenz zweier Paare von Realisatorengen annimmt, ein Paar von Männlichkeitsbestimmern  $\alpha\alpha$  und ein anderes Paar von Weiblichkeitsbestimmern  $\gamma\gamma$ , während bei CORRENS der männliche Realisator und der weibliche Realisator zueinander allel sind. Wir können jedoch von dieser Komplikation hier absehen. Die tatsächlich zu beobach-

tenden Spaltungsverhältnisse entsprechen immer einer monofaktoriellen Spaltung, und zwar erhalten wir immer das Verhältnis 1:1, das für eine monofaktorielle Rückkreuzung charakteristisch ist.

Den Tatsachen wird jedoch auch eine andere mendelistische Formulierung gerecht, die weitgehend den Formeln von GOLDSCHMIDT (zuletzt 1929) und der amerikanischen Autoren (vgl. BRIDGES 1925, SHARP 1924, EMERSON 1924) entspricht. Wir können nämlich annehmen, daß der gesamte Anlagenkomplex ( $AA GG ZZ$ ) nicht neutral ist, sondern, daß die männlichen Anlagegene oder auch die weiblichen epistatisch sind, so daß der Gesamtkomplex als Ganzes eine männliche oder weibliche Potenz besitzt. In unseren Formeln wollen wir das dadurch zum Ausdruck bringen, daß wir die Formeln der Komplexe mit den Indices  $M$  oder  $F$  versehen:  $(AA GG ZZ)_M$  oder  $(AA GG ZZ)_F$ . Es ist eine rein formale Frage, ob wir dann nicht der Einfachheit halber die homozygoten Komplexe kurz nur mit  $MM$  oder  $FF$  bezeichnen wollen.

Diesem bereits in einer Richtung determinierenden Anlagekomplex steht dann nur *ein* Realisatorgen gegenüber, das in entgegengesetzter Richtung determinierend wirkt, das ferner in einfacher Dosis gegenüber dem Anlagekomplex hypostatisch ist, in doppelter Dosis dagegen epistatisch ist, und das in dem heterozygoten Geschlecht mit einem anders determinierenden Gen oder mit einem inaktiven, unwirksamen Gene oder schließlich mit dem Fehlen eines Gens mendelt. Aus den damit gegebenen verschiedenen faktoriellen Möglichkeiten seien die folgenden Formeln herausgegriffen, in denen der wichtige, aktive Differentiator je nach seiner Tendenz mit  $F$  bzw. mit  $M$  bezeichnet ist.

## II

Heterozygotie des ♂ ♂: $(AA GG ZZ)_M F (f)$ ♀: $(AA GG ZZ)_M FF$	Heterozygotie des ♀ ♂: $(AA GG ZZ)_F MM$ ♀: $(AA GG ZZ)_F M(m)$
------------------------------------------------------------------------	-----------------------------------------------------------------------

oder in abgekürzter Schreibweise:

♂: $MM F (f)$ ♀: $MM FF$	♂: $FF MM$ ♀: $FF M (m)$
-----------------------------	-----------------------------

Der prinzipielle Unterschied der zuerst gegebenen Interpretation und der dann an zweiter Stelle aufgeführten liegt darin, daß die Bewertung des Unterschiedes zwischen den Anlagegenen und den Differentiatorgenen eine verschiedene ist. Sie sind in ihrer entwicklungsphysiologischen Wirkung im ersten Falle prinzipiell verschieden voneinander, im zweiten dagegen nicht. Im ersten Falle haben die Anlagegene sozusagen gar keinen direkten

Effekt, sondern die durch ihre Anwesenheit gegebenen Entwicklungsmöglichkeiten werden durch die Realisatoren erst „realisiert“. Im zweiten Falle haben sie dagegen den gleichen Effekt wie der Realisator, nur in entgegengesetzter Richtung. Auch sie wirken „determinierend“.

Die Frage, inwieweit wir berechtigt sind, die Realisatoren als etwas prinzipiell von den Anlagegenen Verschiedenes anzusehen, können wir hier nicht im einzelnen diskutieren. Gegen eine solche Annahme sprechen die Verhältnisse bei Arten, bei denen die genotypische Geschlechtsbestimmung nicht bei allen Sippen und unter allen Außenbedingungen in gleicher Weise erfolgt, sondern bei denen sowohl modifizierende Gene als auch das Milieu neben eigentlichen „Realisatoren“ von großer Bedeutung ist. Zu diesen „Subdiözisten“ gehören z. B. der Hanf (*Cannabis sativus*). Hier liegt es nahe, zum mindesten bei bestimmten Sippen, keinen scharfen Unterschied zwischen Anlagegenen und Realisatoren zu machen, sondern sich mit der allgemeinen Feststellung zu begnügen, daß die genotypische Geschlechtsbestimmung polymerer Natur ist, d. h. daß eine größere Zahl in ihrer Wirkungsweise gleicher Gene im Spiele ist. Wir werden auf derartige Fälle noch weiter unten zurückkommen.

Die beiden verschiedenen Interpretationen kommen, soweit es die Spaltungsverhältnisse anbelangt, auf dasselbe heraus. Die Spaltung muß immer monofaktoriell sein, und dem Rückkreuzungsschema  $Nn \times NN = 1 Nn + 1 NN$  entsprechen. Bei strengen Diözisten wird es daher oft kaum zu entscheiden sein, welche Interpretation die richtige ist. Es gibt jedoch Fälle, in denen sich nur die an zweiter Stelle aufgeführte Erbformel ohne weitere Hilfsannahme annehmen läßt.

Bei manchen Arten besitzt das homozygote (homogametische) Geschlecht zwei gleiche Geschlechtschromosomen, die beide dasselbe Realisatorallel führen. Im heterozygoten (heterogametischen) Geschlecht dagegen ist nur ein solches Geschlechtschromosom vorhanden und daher auch nur ein Differentiatorallel, das mit dem Fehlen jeden Allels mendelt. Hier, d. h. im heterozygoten Geschlecht, kann also die Geschlechtsbestimmung nicht die Folge einer Wechselwirkung zwischen zwei zueinander allelen Differentiatorgenen sein. Man muß entweder (im Sinne etwa der HARTMANNschen Formeln, die wir kurz erwähnten) annehmen, daß zwei Paare von Differentiatorgenen existieren, oder man muß fordern (im Sinne unserer zweiten Formel), daß hier der Anlagenkomplex in der

einen Richtung, der einzige Realisator in der entgegengesetzten Richtung determinierend wirkt. Unsere an erster Stelle aufgeführte Formel ist dagegen direkt nicht anwendbar.

Abschließend können wir jedenfalls sagen, daß wir in jedem Falle einer strengen genotypischen Diözie die Existenz mindestens eines Differentiator- oder Realisatorgenes annehmen müssen, das entweder allel zu einem anderen entgegengesetzt wirkenden Realisatorgen ist oder das mit dem Fehlen eines Realisatorgens mendelt.

## II. Abgrenzung des Begriffes „Geschlechtschromosom“.

Nach den allgemeinen Ausführungen des vorhergehenden Abschnittes sind wir in der Lage, eine genaue Abgrenzung des Begriffes „Geschlechtschromosom“ vorzunehmen.

Wenn wir die Forderung aufstellen würden, daß Geschlechtschromosomen allgemein die Träger von Genen sind, die irgend etwas mit der Geschlechtsdifferenzierung zu tun haben, also Träger der Gene der Anlagekomplexe ( $AA GG ZZ$ ), so würde das praktisch bedeuten, daß wir alle Chromosomen als Geschlechtschromosomen zu bezeichnen hätten. Wir werden uns deshalb darauf beschränken, nur solche Chromosomen als Geschlechtschromosomen anzusehen, die Träger von Differentiatorgenen sind.

Zweitens müssen wir noch verlangen, daß die Geschlechtschromosomen sich bei der zytologischen Untersuchung von den übrigen Chromosomen, den sogenannten Autosomen, in irgendeiner Weise unterscheiden. Diese Unterscheidung kann darauf beruhen, daß die Träger der Differentiatoren in den beiden Geschlechtern in Form, Größe oder Anzahl verschieden sind.

Wir müssen aber gleich betonen, daß sich diese beiden Forderungen nicht umkehren lassen. Nicht immer sind die Träger von Differentiatorgenen auch morphologisch verschieden. Auch wenn durch die genetische Analyse das Vorhandensein von Differentiatoren sicher gestellt ist, so ist es nicht notwendig, daß auch Geschlechtschromosomen zu erkennen sind. (*Bryonia alba*, *Spinacia oleracea*, *Ribes alpinum*, *Carica papaya* a. u. m., vgl. CORRENS 1928, SINOTO 1930). Ferner gibt es Fälle, in denen „Heterochromosomen“ vorhanden sind, die sicher nicht Träger von Geschlechtsdifferentiatoren sind.

## III. Die Typen von Geschlechtschromosomen bei den höheren Pflanzen.

Bei den höheren Pflanzen, die ihre Hauptentwicklung in dem diploiden Zustand durchmachen, erkennen wir die Geschlechtschromo-

somen am deutlichsten bei der Untersuchung der Reifeteilungen. Wenn wir hier bei strengen Diözisten eine konstante Verschiedenheit der Reifeteilungen in den beiden Geschlechtern finden, dann können wir mit Sicherheit darauf schließen, daß zwischen Geschlechtsbestimmung und Chromosomenbeschaffenheit ein enger Zusammenhang besteht, daß Geschlechtschromosomen vorliegen. Notwendig ist hierbei die Feststellung, daß im homozygoten (homogametischen) Geschlecht sich gleiche Chromosomen paaren, während im heterozygoten (heterogametischen) andere Paarungsverhältnisse vorliegen.

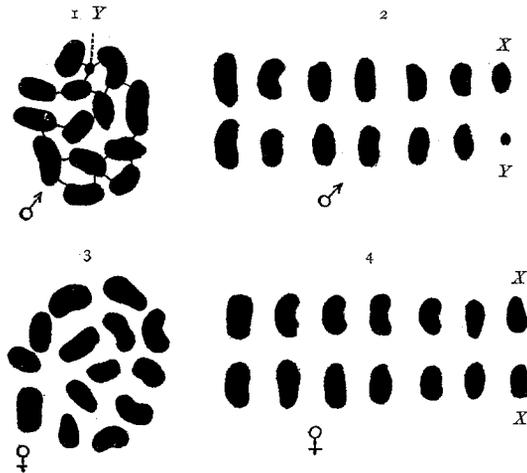


Abb. 1. X-Y-Typus der Geschlechtschromosomen bei *Lygaeus*. 1 und 2 Männchen; 3 und 4 Weibchen (aus WILSON 1925).

*nX-O-Typus*. Dieser Typus ist nur eine geringfügige Abwandlung des X-O-Typus. Im heterogametischen Geschlecht finden sich mehrere X-Chromosomen, die ungepaart bleiben, die aber alle immer zusammen nach einem Pole der Reifespindel wandern (Abb. 3).

*nX-mY-Typus*. Dieser letzte Typus stellt eine Kombination der vorhergehenden drei Arten von Geschlechtschromosomen vor. Es paaren sich hier in den Reifeteilungen des heterogametischen Geschlechts mehrere X-Chromosomen, mit ein bis mehreren Y-Chromosomen

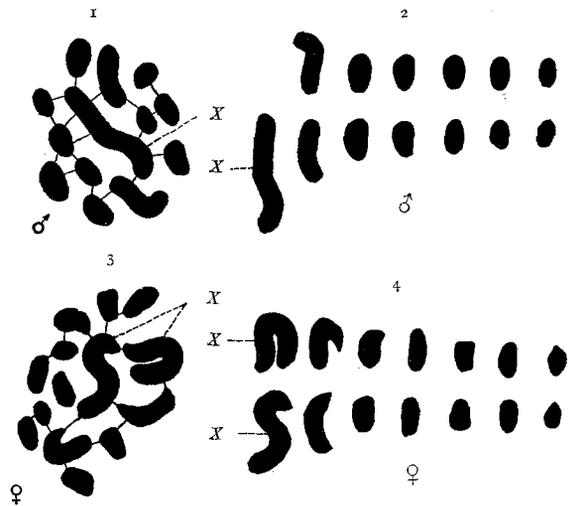


Abb. 2. X-O-Typus der Geschlechtschromosomen bei *Protenor*. 1 und 2 Männchen; 3 und 4 Weibchen (aus WILSON 1925).

Damit ergibt sich, daß die *Untersuchung beider Geschlechter notwendig* ist und daß nicht nur vegetative, sondern auch die Reifeteilungen studiert werden müssen.

Die verschiedenen, allgemein bisher bekanntgewordenen Typen von Geschlechtschromosomen lassen sich kurz folgendermaßen charakterisieren:

*X-Y-Typus*. Dieser Typus ist dadurch charakterisiert, daß im heterozygoten Geschlecht zwei verschieden große oder irgendwie verschieden geformte Chromosomen miteinander paaren, während im homogametischen Geschlecht solche Paarungsverschiedenheiten fehlen (vgl. Abb. 1). Häufig wird noch ein Unterschied gemacht, je nachdem ob das Männchen heterogametisch ist (X-Y-Typus im eigentlichen Sinne), oder ob das Weibchen heterogametisch ist (W-Z-Typus).

*X-O-Typus*. Hier finden wir im heterozygoten Geschlecht ein einziges Geschlechtschromosom, das ungepaart bleibt, während im homozygoten Geschlecht das Geschlechtschromosom in der Zweizahl anwesend ist und sich in den Reifeteilungen eine ganz normale Paarung einstellt (Abb. 2).

wobei auch die Form der Chromosomen verschieden sein kann. *nX-Y-Formen* finden sich besonders häufig im Tierreich, wie Abb. 4 zeigt. In einem sehr extremen Falle (Abb. 4, 10, *Acholla multispinosa*) paaren sich drei sehr kleine und zwei größere X-Chromosomen mit einem einzigen größeren Y-Chromosom, in einem anderen Falle (Abb. 4, 15, *Ascaris incurva*) stehen acht X-Chromosomen einem Y-Chromosom gegenüber. Bei Pflanzen

kennen wir umgekehrt Fälle, in denen einem X-Chromosom mehrere Y-Chromosomen gegenüberstehen (Abb. 5, 6). Durch welchen Mechanismus die *nX-Chromosomen* bzw. die *mY-Chromosomen* zusammengehalten werden, so daß sie zusammen nach einem Pol gelangen, ist noch unbekannt.

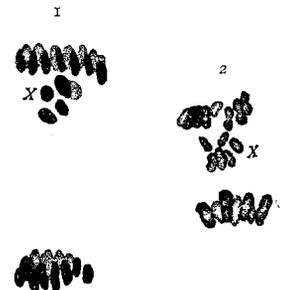


Abb. 3. *nX-OY-Typus* der Geschlechtschromosomen bei *Ascaris lumbricoides* (1: 5 X-OY) und bei *A. canis* (2: 6 X-OY) (aus WILSON 1925).

Im Pflanzenreich findet sich am häufigsten der X-Y-Typus. Er ist bisher bei annähernd 40 verschiedenen Arten von Diözisten mit Sicherheit nachgewiesen worden (vgl. die neuesten Listen von CORRENS 1928, SINOTO 1929). Bei allen diesen Formen ist das Männchen heterogametisch. Hierher gehören mehrere *Salix*- und *Populus*-Arten, *Morus bombycis*, einige Sippen

1925, ONO 1928, JARETZKY 1928) und bei *Humulus japonicus* (KIHARA 1929, WINGE 1929, SINOTO 1929) ist ein 1 X-2 Y-Typus beschrieben. Bei *Humulus lupulus* hat SINOTO (1929) das Vorhandensein von 2 X- und 2 Y-Chromosomen angegeben, im Gegensatz zu WINGE, (1929) der nur einen einfachen X-Y-Mechanismus fand.

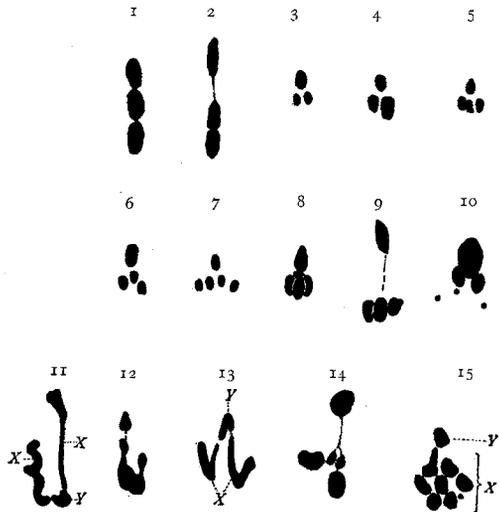


Abb. 4.  $nX-mY$ -Chromosomen der Geschlechtschromosomen. (1-4, 11-13: 2 X-Y; 5-6: 3 X-1 Y; 7-9: 4 X-1 Y; 10: 5 X-1 Y; 15: 8 X-1 Y;) (aus WILSON 1925).

von *Cannabis sativus*, *Urtica dioica*, *Melandrium album* und *rubrum*, sowie andere *Melandrium*-Arten, *Valeriana dioica*, *Silene oites* u. a. m. Der W-Z-Typus ist dagegen nur in einem Falle gefunden worden. Bei *Fragaria elatior*, die in dem weiblichen Geschlecht heterozygot ist

(CORRENS 1928), fand KIHARA (1930) mit Sicherheit Heterochromosomen bei den Reifeteilungen der Embryosackmutterzelle.

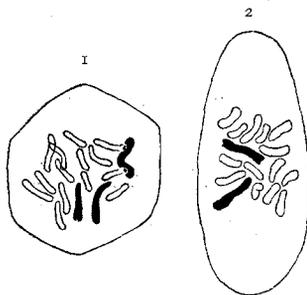


Abb. 5. Die somatischen Chromosomen des Männchens (1) und des Weibchens (2) von *Humulus japonicus*. Die Geschlechtschromosomen sind schwarz ausgezeichnet (nach KIHARA 1921).

wenn er auch vorübergehend für verschiedene Arten angegeben wurde.

Ein ganz besonderes Interesse beanspruchen dagegen die Fälle des vierten ( $nX-mY$ ) Typus. Bei verschiedenen *Rumex*-Arten (KIHARA u. ONO 1923, 1925, 1926, SINOTO 1924, MEURMAN

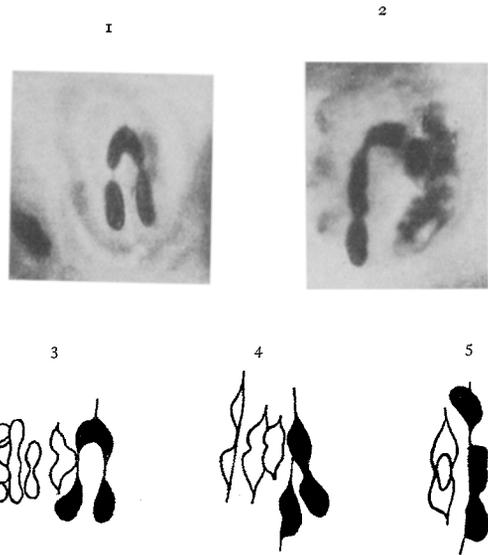


Abb. 6. Anordnung der Chromosomen des tripartiten Komplexes in der ersten Reifeteilung der Pollenmutterzellen der Männchen von *Rumex acetosa* (1, 2) und von *Humulus japonicus* (3-5), (1, 2 nach KIHARA und ONO 1925, 3-5 nach WINGE 1929).

Bei dem 1 X-2 Y-Typus finden sich in den homogametischen Weibchen in den somatischen Teilungen zwei X-Chromosomen, die z. B. bei *Humulus japonicus* nach KIHARA (1929) mehr oder minder V-förmig sind. In den Mitosen der Wurzeln der heterogametischen Männchen tritt dagegen nur ein solches V-förmiges X-Chromosom auf neben zwei J-förmigen Y-Chromosomen. Diese Formunterschiede scheinen allerdings nicht immer sehr ausgesprochen zu sein, wie auch die beiden Figuren in Abb. 5 erkennen lassen.

In den Reifeteilungen der Männchen ordnen sich dann die drei Geschlechtschromosomen zu einer Kette zusammen: sie bilden einen tripartiten Komplex oder eine trivalente Chromosomengruppe. Sie sind hierbei in der Regel in V-Form angeordnet. Der Winkel des V zeigt dabei nach dem einen Spindelpol, die beiden freien Schenkel nach dem anderen (Abb. 6, 1 und 3). In dem Winkel befindet sich dann immer das eine (einzige) X-Chromosom, während die beiden Y-Chromosomen die freien Schenkel bilden. Durch diese Anordnung wird dann erreicht, daß ohne Schwierigkeiten immer das eine X-Chromosom nach dem einen Pol gelangt und

sich dort bei der Bildung der Kerne der weibchenbestimmenden Pollenkörner beteiligt, während die beiden Y-Chromosomen zusammen nach dem anderen Pol gelangen.

Nur ausnahmsweise findet sich dagegen die in Abb. 6, 2 und 5 wiedergegebene Anordnung, bei der alle drei Chromosomen hintereinander in der Richtung der Spindelachse liegen. Wenn auch hier wieder das X-Chromosom in der Mitte der Kette, die beiden Y-Chromosomen an den Enden liegen, wäre es schwer zu verstehen, wie ein ordnungsgemäßer Ablauf der Reife teilung erfolgen soll, d. h. wie das X-Chromosom allein an den einen Pol, die beiden Y-Chromosomen an den anderen gelangen sollen.

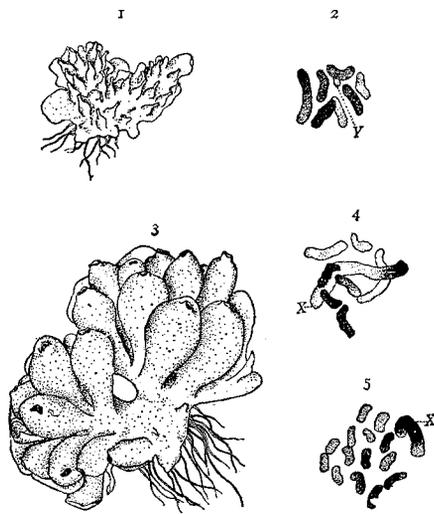


Abb. 7. *Sphaerocarpus*. Habitusbild (1) und haploider Chromosomensatz (2) des Männchens. Habitusbild (3) und haploider Chromosomensatz (3, 4) eines Weibchens (nach ALLEN aus WILSON 1925).

Demgegenüber interpretiert WINGE (1929) in einer neuen Arbeit die Verhältnisse anders. Er nimmt an, daß alle drei Chromosomen bei *Humulus japonicus* gleichwertig sind, und daß es nur von Wichtigkeit ist, daß ein Chromosom der Dreiergruppe an den einen, zwei beliebige Chromosomen derselben Gruppe an den anderen Spindelpol gelangen. Er glaubt auch gefunden zu haben, daß bei der V-förmigen Anordnung manchmal, wie wir es eben beschrieben haben, das im Winkel gelegene Chromosom sich von den an den Schenkeln gelegenen trennt (Abb. 6, 3), daß in anderen Teilungsspindeln aber das eine an dem einen freien Ende des V gelegene Chromosom allein nach dem einen Pol wandert, das andere mit dem winkelständigen zusammenbleibt und nach dem entgegengesetzten Pol geht (Abb. 6, 4).

Die Verhältnisse hat dann SINOTO (1929) daraufhin noch einmal untersucht. Er zählte aus, wie häufig bei *Humulus japonicus* und bei

*Rumex acetosella* eine Verteilung entsprechend den Angaben KIHARAS oder WINGES erfolgt:

Anzahl der untersuchten Spindeln:	<i>Rumex acetosella</i>	<i>Humulus japonicus</i>	
	128	350	
Anordnung der Geschlechtschromosomen	$\wedge$	85%	78%
	$\neg$	15%	22%

SINOTO schließt sich daraufhin der Ansicht von KIHARA und JARETZKY an, daß die Anordnungen, die von der V-Form abweichen, als vorübergehende Übergangsstadien in der frühen Metaphase anzusehen sind.

#### IV. Geschlechtschromosomen bei niederen Pflanzen.

Der einzige Unterschied, der zwischen den niederen Pflanzen bis hinauf zu den Moosen einerseits und den höheren Pflanzen bezüglich der Geschlechtsbestimmung besteht, liegt darin, daß die Diplonten normalerweise ungeschlechtlich sind, während die Haplonten die Geschlechtspflanzen sind. Es gibt daher nur eine Art von Diplonten, und etwa vorhandene Geschlechtschromosomen müssen durch den Vergleich der somatischen Mitosen der haploiden Geschlechtsindividuen gefunden werden.

Tatsächlich sind auch bei diözischen Moosen in mehreren Fällen Geschlechtschromosomen gefunden worden, und zwar handelt es sich hierbei immer um den X-Y-Typus. Die Weibchen sind z. B. bei *Sphaerocarpus*, einem Lebermoos, durch ein sehr großes X-Chromosom neben 7 Autosomen charakterisiert (Abb. 7, 4 und 5), die Männchen besitzen dagegen neben denselben sieben Autosomen ein sehr kleines Y-Chromosom (Abb. 7, 2). Es sei hier noch hinzugefügt, daß gerade bei diesem Moos zum ersten Male das Vorkommen von Geschlechtschromosomen bei einer Pflanze nachgewiesen wurde (ALLEN 1917).

#### V. Geschlechtschromosomen bei sekundären Zwittern.

Bei den verschiedensten streng genotypisch-diözischen Arten finden sich gelegentlich einzelne Individuen oder gar Sippen, die wieder zu dem zwittrigen Zustand zurückgekehrt sind und daher als „sekundäre“ Zwitter bezeichnet werden. Es ist hierbei von besonderem Interesse, zu untersuchen, wie sich dabei die Geschlechtschromosomen verhalten, — vorausgesetzt, daß bei den diözischen Ausgangsformen solche vorhanden waren.

Am genauesten sind wohl die Zwitter von *Melandrium* durch CORRENS untersucht worden (zuletzt 1928). Bei dieser Art gibt es verschiedene Arten von Zwittern. Bei den einen sind

die Staubgefäße deutlich noch etwas reduziert neben einem vollkommenen Fruchtknoten. Wir können sie als „weibliche Zwitter“ oder als Gynohermaphroditen bezeichnen (Abb. 8, 1). Bei den „männlichen Zwittern“ oder Androhermaphroditen sind dagegen die Antheren ebenso kräftig entwickelt wie bei vollkommenen Männchen, während der Fruchtknoten, der zwar funktionsfähig ist, schwächer ausgebildet ist als bei den Weibchen (Abb. 8, 3). Es liegt daher nahe, die ersteren als ungebildete Weibchen, die letzteren als umgewandelte Männchen aufzufassen. Hierzu kommen dann noch Zwitter, die beiderlei Geschlechtsorgane in guter Ausbildung besitzen (Euhermaphroditen, Abb. 8, 2).

Wie wir oben erwähnten, sind die normalen Geschlechtsformen von *Melandrium* durch Geschlechtschromosomen charakterisiert. Die Weibchen besitzen zwei gleichgroße X-Chromosomen (Abb. 9, 3), die Männchen dagegen ein großes Y-Chromosom neben einem kleinen X-Chromosom (Abb. 9, 1). Bei Euhermaphroditen der Kulturen von CORRENS fand BÉLÁR (1925) sowohl bei der Untersuchung der Reifeteilungen in den Pollensäcken wie auch in den Samenanlagen ein sehr deutliches X-Y-Paar, d. h. also Verhältnisse wie bei typischen Männchen (Abb. 9). Dagegen fand HÅKANSON (1927) bei der Untersuchung eines weiblichen Zwitters den für die Weibchen sonst charakteristischen Satz: zwei X-Chromosomen.

Bei der Untersuchung von Zwittern der sonst diözischen Zitterpappel (*Populus tremulaoides*), die im männlichen Geschlecht ein X-O-Chromosomenpaar besitzt, fanden ERLANSON und HERMAN (1927) ebenfalls ein X-Y-Paar.

Beim Hanf (*Canabis sativa*) fand HIRATA (1929) bei den Sippen *Tochigi* und *Karafuto* in den Männchen deutlich ein ungleiches X-Y-Chromosomenpaar (Abb. 10, 1). Dementsprechend ist in den Weibchen ein Paar von zwei gleichen X-Chromosomen zu erwarten. In männlichen Zwittern fand HIRATA auch das X-Y-Paar (Abb. 10, 3), während bei weiblichen Zwittern nur Paare von gleichen Chromosomen zu erwarten sind und auch gefunden wurden (Abb. 10, 2).

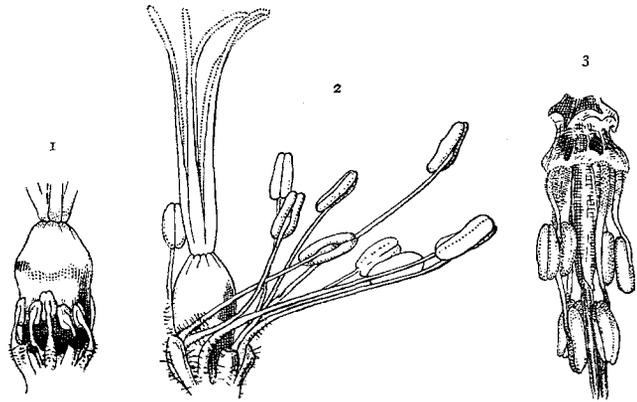


Abb. 8. *Melandrium*. Blüten eines Gynohermaphroditen (1), eines Euhermaphroditen (2) und eines Androhermaphroditen (3). Kelch und Blütenkrone entfernt (nach CORRENS 1928).

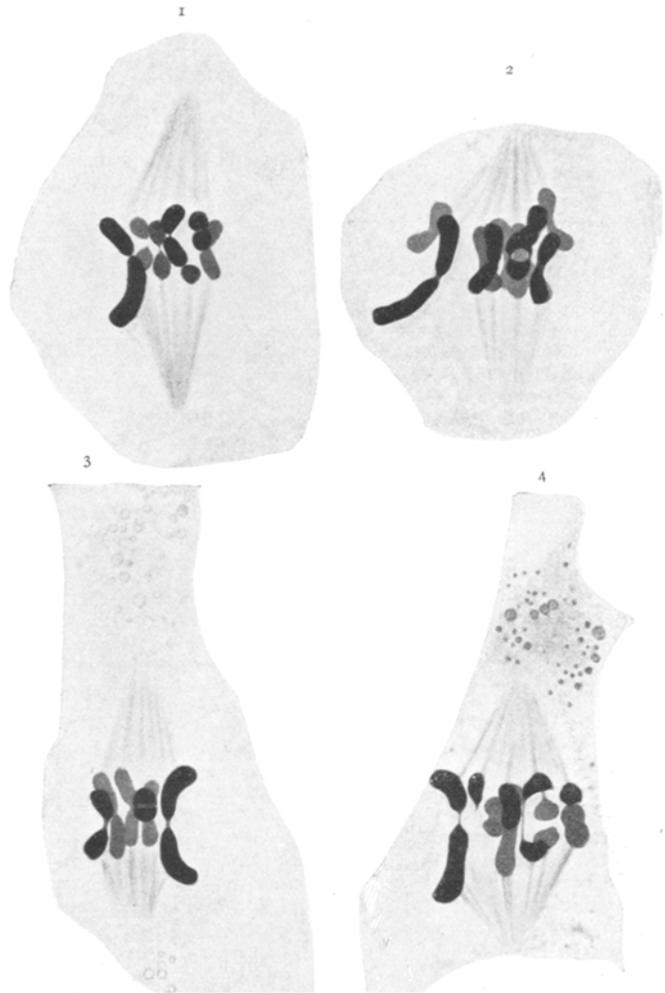


Abb. 9. *Melandrium album*. Erste Reifeteilung in den Pollenmutterzellen eines Männchens und eines Euhermaphroditen (2), sowie in den Embryosackmutterzellen eines Weibchens (3) und desselben Euhermaphroditen (4) (nach BÉLÁR 1925.)

Bei den drei besprochenen Arten finden sich in den Zwittern zytologisch die gleichen Chromosomensätze wie bei den normalen eingeschlechtigen Sippen, und zwar je nachdem ob es sich um sogenannte männliche oder weibliche Zwitter handelt, X-Y-Chromosomen wie bei den Männchen oder X-X-Chromosomen wie bei den Weibchen. Die Zwitterigkeit muß hier durch Ände-

Chromosomen	Geschlecht
$12 A + 2 X + Y = 15$	♂ } diploid
$12 A + 2 X = 14$	
$18 A + 3 X = 21$	♀ } triploid
$18 A + 2 X + 2 Y = 22$	
$24 A + 3 X + 2 Y = 29$	♀ } tetraploid

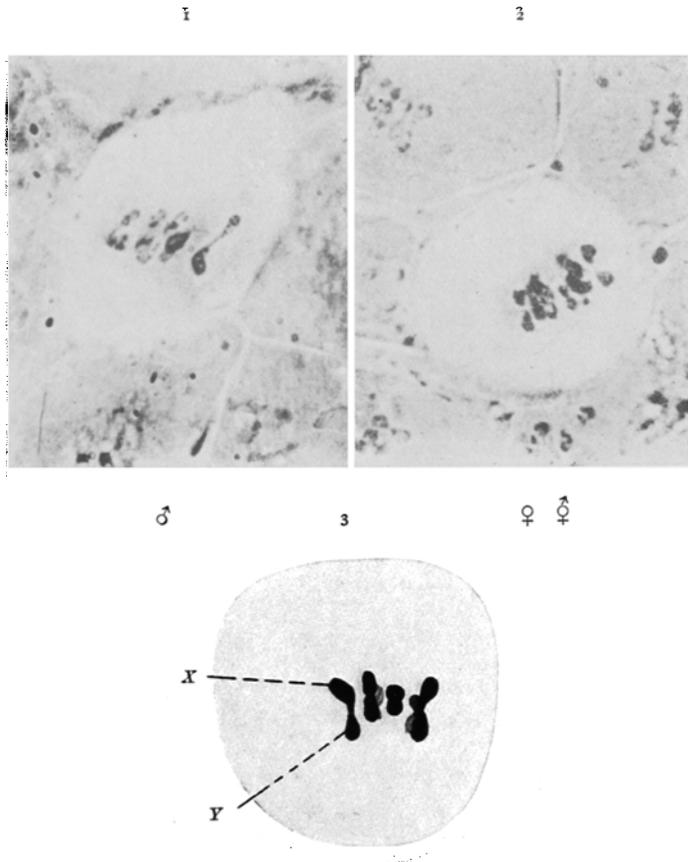


Abb. 10. *Cannabis sativa* var. *Karafuto*. Erste Reifeteilung in den Pollenmutterzellen eines Männchens (1, das X-Y-Paar rechts), eines Gynodioecianten (2, das X-X-Paar rechts) und eines Androdioecianten (3, das X-Y-Paar links) (nach HIRATA 1929).

rungen des Genotypus ausgelöst sein, die zytologisch nicht nachgewiesen werden können.

Anders liegen die Verhältnisse bei den polyploiden Zwittern von *Rumex acetosa*. Die Chromosomensätze der normalen diploiden und der von ONO (1928) und von ONO und SHIMOTOMAI (1928) untersuchten polyploiden Formen und die Ausbildung ihrer Geschlechtsorgane gehen aus der obenstehenden Zusammenstellung hervor ( $A$  = Autosomen,  $X$ - $Y$  = Geschlechtschromosomen).

Daß bei den Zwittern tatsächlich 2 X- bzw. 3 X-Chromosomen auftreten, geht aus den Bildern der somatischen Teilungen deutlich hervor, da sich die X-Chromosomen durch ihre V-Form

von den anderen Chromosomen unterscheiden (Abb. 11).

Ob bei diesen triploiden und tetraploiden Zwittern die Zwitterigkeit nur durch die Änderung des mit der Polyploidie verbundenen Gleichgewichtes bedingt ist oder ob noch andere genotypische Änderungen im Spiele sind, ist bisher noch nicht untersucht.

#### VI. Heteropyknose.

Bei vielen Tieren ist die Beobachtung gemacht worden, daß die Geschlechtschromosomen sich von den Autosomen durch eine viel stärkere Färbbarkeit auszeichnen. Diese Erscheinung, die man als *Heteropyknose* bezeichnet hat, fehlt nach den bisher vorliegenden Untersuchungen

bei höheren Pflanzen vollkommen. Dagegen hat HEITZ in einer Reihe von Arbeiten (1928a, 1928b) Heteropyknose bei verschiedenen Moosen nachgewiesen.

Diese Untersuchungen besitzen aber aus einem Grunde noch ein ganz besonderes Interesse. Die starke Färbbarkeit, das außerordentliche Speichervermögen Farbstoffen wie dem essigsauren Karmin gegenüber, findet sich nämlich nicht nur bei den Geschlechtschromosomen diözischer Moose, sondern auch bei Chromosomen zwittriger, monözischer Arten. Einen solchen Fall illustriert z. B. Abb. 12. In den unteren beiden Reihen sind die Chromosomen des haploiden Satzes von Männchen und Weibchen der diözischen Art *Pellia Neesiana* abgebildet und darüber die Chromosomen der monözischen *P. epiphylla*. In den Abbildungen sind diejenigen Teile der Chromosomen schwarz gehalten, die durch ein heteropyknotisches Verhalten charakterisiert sind. Neben dem Auftreten der Heteropyknose bei der monözischen *P. epiphylla* zeigt die Abb. 12 auch noch, daß nicht die ganzen Geschlechtschromosomen heteropyknotisch sein müssen, und ferner daß auch andere Chromosomen eine mehr oder minder weitgehende Heteropyknose aufweisen können.

HEITZ zieht aus diesen Befunden den folgenden Schluß, der aber, wie wir gleich hier vorwegnehmen müssen, jeder experimentellen beweiskräftigen Grundlage entbehrt: „Da Heteropyknose für das X-Chromosom von *P. Fabbriana* und *Neesiana* und ferner für solche Chromosomen bei Tieren charakteristisch ist, die nachweislich Geschlechtsgene bzw. Geschlechtsrealisatoren enthalten, muß auch das symmetrische, heteropyknotische Chromosom der gemischtgeschlechtlichen *P. epiphylla* ein Geschlechtschromosom im eigentlichen Sinne des Wortes sein. Bei vier anderen Chromosomen sind ganz kleine Stücke ebenfalls heteropyknotisch. Hieraus wird der Schluß gezogen, daß auch diese Chromosomenteile mit der Geschlechtsbestimmung in Zusammenhang stehen“ (1923, S. 765).

Eine derartige Verallgemeinerung des Begriffes „Geschlechtschromosom“, unter abschließlicher Zugrundelegung des Auftretens einer Heteropyknose als Grundlage, scheint mir, wie auch schon anderen Kritikern der HEITZschen Auffassung, durchaus unzulässig. Wir können aus diesen Befunden vielmehr umgekehrt nur den Schluß ableiten, daß *Heteropyknose*

wohl ein Charakteristikum von Geschlechtschromosomen sein kann, aber nicht sein muß, und daß sie auch bei Autosomen auftreten kann.

### Schlußbemerkung.

Am Schluß unseres Sammelreferates scheint

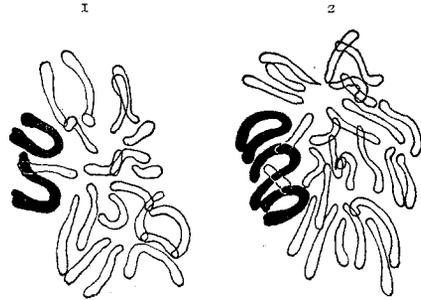


Abb. 11. *Rumex acetosa*. Somatische Metaphase eines triploiden Zwitters mit der Chromosomenformel:  $18A + 2X + 2Y$  (1), und eines tetraploiden Zwitters mit der Formel:  $24A + 3X + 2Y$  (2). Die X-Chromosomen sind schwarz ausgezeichnet (nach ONO und SHIMOTOMAI 1928).

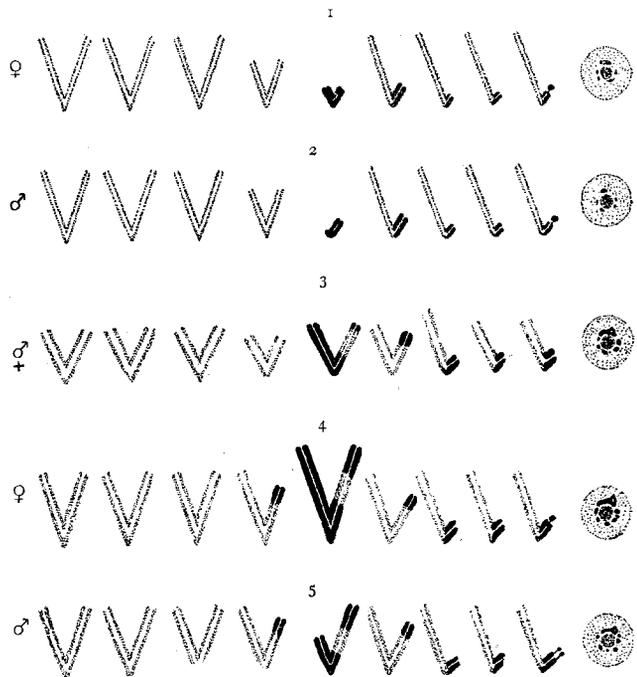


Abb. 12. Chromosomensatz des Männchens (1) und des Weibchens (2) von *Pellia Fabbriana*, der zwittrigen *Pellia epiphylla* (3), des Männchens (4) und des Weibchens von *Pellia Neesiana* (5). Heteropyknotische Chromosomenteile sind schwarz ausgezeichnet. In der mittleren Längsreihe die Geschlechtschromosomen bei den diözischen Arten. Die Verteilung der Heteropyknose in den Autosomen in 1 und 2 ist noch hypothetisch (nach HEITZ 1928).

mir noch eine kurze Diskussion der Frage angebracht, inwieweit das Studium der Geschlechtschromosomen auch eine Bedeutung für die praktische Pflanzenzucht oder Tierzucht hat. Diese Bedeutung kann lediglich eine indirekte sein. Zunächst ist es manchmal bei der genetischen und züchterischen Untersuchung getrenntge-

schlechterer Pflanzen oder Tiere von Interesse zu wissen, welches Geschlecht das heterozygote ist. Hier kann das Studium der Geschlechtschromosomen eine Entscheidung bringen.

Vor allem hat aber gerade das Studium der Beziehungen zwischen Geschlechtschromosomen und Geschlechtsvererbung eine ganz besondere Vertiefung unserer allgemein genetischen Kenntnisse gebracht. Wir verdanken diesen Untersuchungen eine Reihe wichtiger Grundbezüge der Chromosomentheorie der Vererbung, die ja die Grundlage des modernen Mendelismus und damit der modernen Kombinationszüchtung ist.

#### Literatur:

- ÅKERLAND, E.: Ein *Melandrium*-Hermaphrodit mit weiblichem Chromosomenbestand. *Hereditas* **10**, 153—159 (1927).
- ALLEN, C. E.: A chromosome difference correlated with sex differences in *Sphaerocarpos*. *Science* **46**, 466—469 (1917).
- BĚLÁR, K.: Der Chromosomenbestand der *Melandrium*-Zwitter. *Z. Abstammungslehre* **39**, 184 bis 190 (1925).
- BRIDGES, C. B.: Sex in relation to chromosomes and genes. *Amer. Naturalist* **59**, 127—137 (1925).
- CORRENS, C.: Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen. *Handb. d. Vererbungswiss.* Hrsg. v. E. Baur u. M. Hartmann **2**, Lfg 3, S. 1—138. Mit 77 Abb. Berlin: Bornträger 1928.
- EMERSON, R. A.: A genetic view of sex expression in the flowering plants. *Science (N. S.)* **59**, 176 bis 182 (1924).
- GOLDSCHMIDT, R.: Geschlechtsbestimmung im Tier- und Pflanzenreich. *Biol. Zbl.* **49**, 641—647 (1929).
- HARTMANN, M.: Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei den Protisten und Thallophyten. *Handb. d. Vererbungswiss.* Hrsg. v. E. Baur u. M. Hartmann **2**, Lfg 9, 1—115 (1929).
- HEITZ, E.: Der bilaterale Bau der Geschlechtschromosomen und Autosomen bei *Pellia Fabbroiana*, *P. epiphylla* und einigen anderen Jungermanniaceen. *Planta (Arch. wiss. Bot.)* **5**, 725—768 (1928 a).
- HEITZ, E.: Das Heterochromatin der Moose. I. *Jb. Bot.* **69**, 762—818 (1928 b).
- HIRATA, K.: Cytological basis of the sex determination in *Cannabis sativa*. *Jap. J. Genet.* **4**, 198—201 (1929).
- JARETZKY, R.: Histologische und karyologische Studien an Polygonaceen. *Jb. Bot.* **69**, 357—498 (1928).
- KIHARA, H.: The sex-chromosomes of *Humulus japonicus*. *Jap. J. Genet.* **4**, 55—63 (1929).
- KIHARA, H.: Karyologische Studien an *Fragaria* mit besonderer Berücksichtigung der Geschlechtschromosomen. *Cytologia* **1**, 345—357 (1930).
- KIHARA, H., & T. ONO: Cytological studies on *Rumex* L. I. Chromosomes of *R. acetosa* L. *Bot. Mag. Tokyo* **37**, 84—90 (1923 a).
- KIHARA, H., & T. ONO: Cytological studies on *Rumex* L. II. On the relation of chromosome number and sexes in *Rumex acetosa* L. *Bot. Mag. Tokyo* **37**, 147—149 (1923 b).
- KIHARA, H., & T. ONO: The sex-chromosomes of *Rumex acetosa*. *Z. Abstammungslehre* **39**, 1—7 (1925).
- KIHARA, H., u. T. ONO: Chromosomenzahlen und systematische Gruppierung der *Rumex*-Arten. *Z. Zellforschg* **4**, 475—481 (1926).
- MEURMAN, O.: Über Chromosomenzahlen und Heterochromosomen bei diözischen Phanerogamen. (Vorl.-M.) *Soc. Sci. Fenn. Comm. Biol.* **II** **2**, 1—4 (1925 a).
- MEURMAN, O.: The chromosome behaviour of some dioecious plants and their relatives with special reference to the sex chromosomes. *Soc. Sci. Fenn. Comm. Biol.* **II** **3**, 1—104 (1925 b).
- ONO, T.: Further investigations on the cytology of *Rumex*. *Bot. Mag. Tokyo* **42**, 524—533 (1928).
- ONO, T., & N. SHIMOTOMAI: Triploid and tetraploid intersex of *Rumex Acetosa* L. *Bot. Mag. Tokyo* **42**, 266—270 (1928).
- SCHRADER, F.: Die Geschlechtschromosomen. Zellen und Befruchtungslehre in Einzeldarstellungen. 194 S. Hrsg. v. P. Buchner. Berlin: Borntraeger 1928.
- SHARP, L. W.: The factorial interpretation of sexdetermination. *Cellule* **35**, 195—235 (1924).
- SINATO, Y.: On chromosome behaviour and sex determination in *Rumex acetosa* L. *Bot. Mag. Tokyo* **38**, 153—162 (1924).
- SINOTO, Y.: On the tetrapartite chromosome in *Humulus Lupulus*. *Proc. imp. Acad. Tokyo* **5**, 46—47 (1929).
- SINOTO, Y.: Chromosome studies in some dioecious plants with special reference to the allosomes. *Cytologia* **1**, 109—191 (1929).
- WILSON, C. B.: The cell in development and heredity. 3. Aufl. 1232 S. New York: MacMillan 1925.
- WINGE, O.: On the nature of the sex chromosomes in *Humulus*. *Hered.* **12**, 33—63 (1929 a).
- WINGE, O.: Critical remarks to J. Siuotos paper on a tetrapartite sex chromosome complex in *Humulus*. *Hered.* **12**, 269—270 (1929 b).

*Berichtigung:* Durch einen Druckfehler sind die Unterschriften der Abbildungen 2 und 3 in der Arbeit Heermann „Die Züchtung einer Kulturheidelbeere“ in Heft 2, Seite 40, vertauscht worden. Die Unterschrift der Abb. 3 „*Vacc. corymbosum*, nat. Größe“ gehört unter Abb. 2 und die Unterschrift dieser Abb. „*Vacc. Myrtilus* × *Vacc. Vitis Idaea*, nat. Größe“ unter Abb. 3.