

(Aus dem Zoologisch-Biologischen Institut der Technischen Hochschule Braunschweig.)

Farbfaktoren und Geschlechtsbestimmung (nach Untersuchungen an Zahnkarpfen)¹.

Von **Curt Kosswig**.

Genotypische Geschlechtsbestimmung
bei *Platypoecilus maculatus*.

Der lebendgebärende Zahnkarpfen *Platy-poecilus maculatus* ist ein genotypisch bestimmter Gonochorist, und zwar ist bei ihm das Weibchen heterogametisch. Die Realisatoren dieses Geschlechts sind in einem der beiden Heterochromosomen, das mit *W* bezeichnet sein möge, lokalisiert. Das zu ihm homologe Chromosom sei *Z* benannt. Im folgenden wird sich erweisen, daß das *Z*-Chromosom von männchenbestimmenden Faktoren frei ist und daß letztere vielmehr über die Autosomen verteilt sind.

Zum Beweis der weiblichen Heterogametrie diene eine von BELLAMY ausgeführte Kreuzung. BELLAMY paarte ein Männchen einer grauen Farbbrasse des *Platypoecilus* mit einem schwarzen Weibchen. Die F_1 ergab eine criscros-Vererbung der Färbung. Alle Töchter waren grau wie der Vater und alle Söhne schwarz wie die Mutter:

P -Generation Weibchen $Z_N W$, schwarz \times Männchen $Z_n Z_n$ grau
 F_1 -Generation Männchen $Z_N Z_n$ schwarz; Weibchen $Z_n W$, grau.

Hieraus geht hervor, daß der Farbfaktor *N* und sein Allel *n* geschlechtsgebunden vererbt werden. Da die F_1 -Weibchen grau sind, kann er nicht in dem nur dem Weibchen zukommenden, Weibchen bestimmenden *W*-Chromosom liegen. Der Farbfaktor muß also in dem *P*-Weibchen in dem zum *W*-Chromosom homologen *Z*-Chromosom liegen. Hiermit ist das Weibchen des *Platy-poecilus* als das heterogamete Geschlecht aufgedeckt.

Den Beweis für die Homogametrie des Männchens erbringt die reziproke Kreuzung. Ein schwarzes Männchen hat, mit einem grauen Weibchen gepaart in der F_1 nur schwarze Nachkommen in beiden Geschlechtern. Dies ist nur dann möglich, wenn das Männchen nur Spermien mit dem schwarzen Faktor bildete. Da dieser, wie oben bewiesen, im *Z* liegt, muß dieses in dem *P*-Männchen zweimal vorhanden sein; das Männchen stellt also das homogamete Geschlecht dar.

P -Generation Weibchen $Z_n W$, grau \times Männchen $Z_N Z_N$, schwarz
 F_1 -Generation Männchen $Z_N Z$, schwarz; Weibchen $Z_N W$, schwarz.

¹ Soweit in der Arbeit keine neuen Tatsachen beigebracht werden, sei bezüglich der Literatur verwiesen auf Kosswig, C.: Arch. Entw.mechan. 128, 393—446 (1933).

Zum Beweis, daß die weibchenbestimmenden Faktoren im *W*-Chromosom gelegen sind, ist auf Kreuzungen eines *Platypoecilus*-Männchens mit dem Weibchen einer anderen Art, *Xiphophorus Helli*, zurückzugreifen. In der F_1 dieser Gattungskreuzung treten Männchen und Weibchen auf. Kreuzt man ein solches F_1 -Männchen mit einem *Platypoecilus*-Weibchen, so erhält man in der F_2 *R*-Männchen und Weibchen im Verhältnis 1:1. In dieser Generation besitzt die Hälfte der Fische ein *W*-Chromosom von ihrer Mutter und dieses ist für die weibliche Differenzierungsrichtung der Tiere verantwortlich zu machen. Daß es nicht nur durch seine Leere von geschlechtsbestimmenden Genen, sondern durch den Besitz eines weiblichen Geschlechtsrealisators geschlechtsbestimmend wirkt, geht aus der reziproken Rückkreuzungsgeneration eines F_1 -Weibchens mit einem *Platy-poecilus*-Männchen hervor. Diese Rückkreuzungsgeneration liefert nämlich (von 2 unsicheren Ausnahmen abgesehen) nur männliche Nachkommen, sie erweist also, daß in dieser Kreuzung weibchenbestimmende Gene des *Platy-poecilus* keine Rolle spielen konnten. Diese sind eben in dem *W*-Chromosom, das hier nicht anwesend ist, lokalisiert. Einen weiteren Beweis dafür, daß in der übrigen Erbmasse des *Platy-poecilus* außer dem *W*-Chromosom keine weibchenbestimmenden Faktoren von wesentlicher Bedeutung anwesend sind, und vielmehr in den Autosomen des *Platypoecilus* männchenbestimmende Gene vererbt werden, muß auf die F_2 -Generation zurückgegriffen werden, die man aus der Paarung zweier F_1 -Bastarde aus *Xiphophorus*-Weibchen \times *Platypoecilus* - Männchen erhält.

P -Generation) *Xiphophorus*-Weibchen $zz^1 \times$ *Platypoecilus*-Männchen ZZ

F_1 -Generation) Weibchen Zz und Männchen Zz

F_2 -Generation) u. a. . . . zz

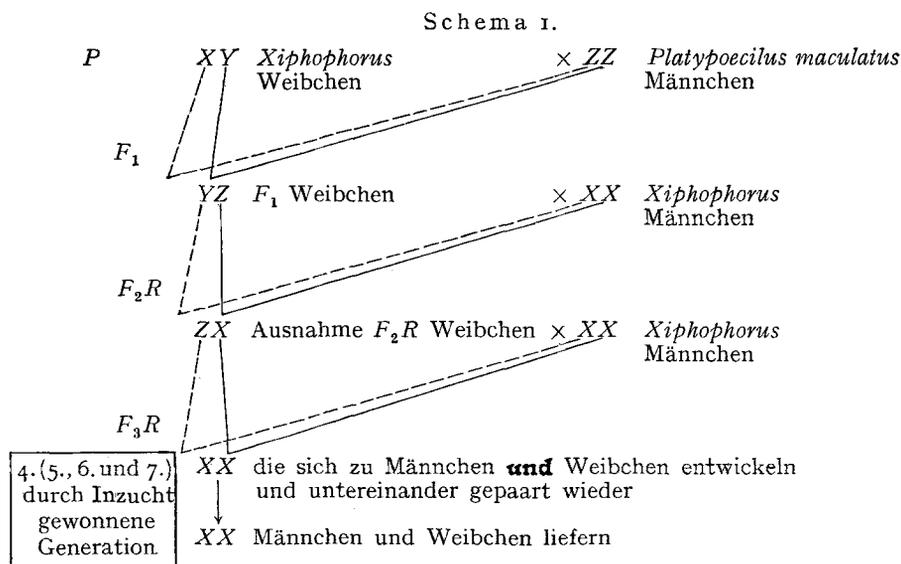
Wie später zu erörtern sein wird, sind die in der F_2 -Generation auftretenden zz -Individuen grundsätzlich phänotypisch geschlechtsbestimmt, verhalten sich also so, wie es für *Xiphophorus* noch beschrieben werden wird. Aber der Prozentsatz an männlichen Individuen, der unter

¹ Die Berechtigung zur Verwendung des Symbols *z* für das zum Heterochromosom des *Platy-poecilus* homologe Chromosom ergibt sich aus den folgenden Absätzen.

den zz -Tieren in der F_2 -Generation auftritt, ist erheblich größer, als es für *Xiphophorus* charakteristisch ist. Annähernd 90% der zz -Tiere sind Männchen. Hierfür sind rekombinierte *Platypoecilus*-Gene verantwortlich zu machen, die die Empfänglichkeit für vermännlichende Bedingungen steigern. Die *Platypoecilus*-Männchen selbst stellen nnr den Extremfall dar: Sie sind infolge des Besitzes zahlreicher, die männliche Entwicklung fördernder Gene in den Autosomen männlich bestimmt.

Platypoecilus ist also eine Gattung mit genotypischer Geschlechtsbestimmung. Der Realisator für das weibliche Geschlecht liegt in dem W -Chromosom, die Faktoren für männliche Differenzierung in den Autosomen.

Für *Xiphophorus* mußte als Arbeitshypothese zunächst angenommen werden, daß das Männchen homogametisch (XX), das Weibchen heterogametisch (XY) sei. In der F_1 (siehe Schema 1) treten dann ZX - (= ♂) und ZY - (= ♀) Tiere auf. Kreuzt man ein solches F_1 -Weibchen (ZY) mit einem *Xiphophorus*-Männchen (XX) zurück, so erhält man in der F_2R ZX -Tiere, die Männchen und XY -Tiere, die Weibchen sein müßten. Die ZX -Tiere können dabei an ihrer roten Färbung, die durch ein Gen im Z des *Platypoecilus* gebildet ist, erkannt werden. Unter den roten ZX -Tieren, die konstitutionell also Männchen sein müßten, treten Ausnahmeweibchen auf. Kreuzt man ein solches Ausnahmeweibchen (ZX) mit einem *Xiphophorus*-



Xiphophorus Helli ein latenter Hermaphrodit.

Diese Feststellung ist insofern von besonderem Interesse, als *Platypoecilus* zu einer Familie gehört, bei deren Verwandten neben genotypischer Geschlechtsbestimmung auch phänotypische nachgewiesen werden konnte. Bei zwei anderen, zur selben Familie gehörenden Gattungen wurde männliche Heterogametie gefunden, bei *Aplocheilus* durch AIDA, bei *Lebistes* durch WINGE. Für eine ebenfalls hierher gehörende Gattung *Xiphophorus* (uno zwar die Spezies *Helli*) stellte KOSWIG 1933 das Fehlen jeglicher Heterochromosomen fest. Seine Geschlechtsbestimmung verläuft also phänotypisch.

Um die genetische Grundlage der Geschlechtsbestimmung bei *Xiphophorus* zu ergründen, wurde ein Weibchen dieser Art mit dem bereits eingeführten *Platypoecilus*-Männchen (ZZ) ge-

Männchen (XX), so erhält man in der F_2R -Generation ZX - und XX -Tiere. Die ZX -Tiere sind ohne weiteres auszusortieren, weil sie durch den roten Farbstoff markiert sind. Die XX -Individuen durften nach der Arbeitshypothese nur Männchen sein, sind aber tatsächlich Männchen und Weibchen und ergeben, untereinander gepaart, wiederum Männchen und Weibchen im charakteristischen Prozentsatz. Dadurch ist bewiesen, daß bei *Xiphophorus* keine Heterochromosomen vorhanden sind, seine Geschlechtsbestimmung also phänotypisch verlaufen muß.

Besteht diese Feststellung zu Recht, so darf auch das Y -Chromosom keinen Einfluß auf die Geschlechtsbestimmung haben. YY -Tiere sind zu bekommen (Schema 2), indem man zunächst ein F_1 -Weibchen (ZY) mit einem *Platypoecilus*-Männchen (ZZ) kreuzt. In der F_2R erhält man außer ZZ -Tieren ZY -Individuen, die, wie oben

erwähnt, merkwürdigerweise alle Männchen sind. Ein solches $ZY-F_2R$ -Ausnahmемännchen erzeugt mit einem F_1 -Weibchen (ZY) unter anderen Kombinationen auch YY -Tiere, die durch das Fehlen der Farbgene (die im Z des *Platy-poecilus* liegen) erkannt werden können und die, wie die XX in der oben beschriebenen Kreuzung, zu Männchen *und* Weibchen werden.

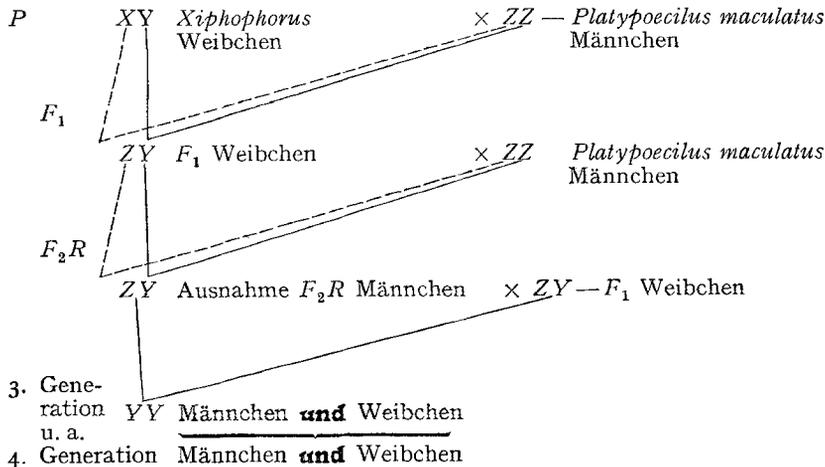
Auch XY -Tiere, aus der Paarung eines F_1 -Weibchens (ZY) mit einem *Xiphophorus*-Männchen (XX), differenzieren sich zu Männchen und Weibchen. Dasselbe gilt auch von den F_2R -Individuen, deren Mutter ein ZY - und deren Vater ein ZX -Tier nach der Arbeitshypothese hätten sein müssen.

Xiphophorus helleri ist also eine Art, die keine Heterochromosomen besitzt, wohl aber über beide Geschlechtsanlagen verfügt. Durch äußere Einflüsse wird nur das eine Geschlecht im

solche mit einem Z -Chromosom geliefert. Die Eizellen von *Xiphophorus* haben, wie oben festgestellt wurde, keine Geschlechtschromosomen (sind also z). Infolgedessen haben auch alle Zygoten die gleiche Konstitution (Zz). Da in der Nachkommenschaft Männchen und Weibchen auftreten, muß die Geschlechtsbestimmung dem *Xiphophorus*-Typus folgen, also phänotypisch verlaufen. Anlagen für phänotypische Geschlechtsbestimmung scheinen dabei nicht nur im Genom lokalisiert zu sein, sondern auch im Plasma der mütterlichen, phänotypisch geschlechtsbestimmten Art.

Anders liegt der Fall, wenn ein *Platy-poecilus*-Weibchen mit einem *Xiphophorus*-Männchen gekreuzt wird. Hier spielt das W -Chromosom seine oben besprochene Rolle, alle Fische, die es besitzen, sind Weibchen. Da zudem das Ei-plasma von der genotypisch geschlechtsbestimm-

Schema 2.



Phänotypus realisiert: Ein latenter Hermaphrodit mit phänotypischer Geschlechtsbestimmung. An Stelle von „ X “- und „ Y “-Chromosom verwenden wir daher bei *Xiphophorus* als Zeichen für das zum Z -Chromosom des *Platy-poecilus* homologe Chromosom das Symbol z .

Kreuzung einer phänotypisch mit einer genotypisch bestimmten Art.

Wie oben bereits erwähnt, kann man *Xiphophorus helleri* mit *Platy-poecilus maculatus* kreuzen. Wir haben es hier also mit dem interessanten Falle zu tun, daß man Individuen genotypischer mit solchen phänotypischer Geschlechtsbestimmung bastardieren und so völlig fruchtbare Kreuzungsprodukte erzielen kann. Bei der Paarung eines *Xiphophorus*-Weibchens mit einem *Platy-poecilus*-Männchen werden von diesen nur eine Sorte von Spermien, nämlich

ten Mutter geliefert wird, wird es verständlich, daß die Tiere, die ein Z -Chromosom von ihrer Mutter erhielten, in dieser Paarung alle Männchen werden, während in der oben beschriebenen reziproken Kreuzung die Tiere gleicher Konstitution sich zu Männchen *oder* Weibchen differenzieren konnten. Die Geschlechtsbestimmung verläuft also genotypisch, wenn *Xiphophorus* der Vater und *Platy-poecilus* die Mutter der Kreuzung darstellen. Ein merkwürdiger Fall verschiedener Modi der Geschlechtsbestimmung im reziproken Kreuzungsexperiment.

Die Beeinflussung des Geschlechtes durch Farbfaktoren.

Im Vorausgehenden wurde bewiesen, daß das Z -Chromosom des *Platy-poecilus* dank seiner Leere für Geschlechtsfaktoren keinen Einfluß auf die Geschlechtsbestimmung hat. Dennoch

geben die in ihm lokalisierten Farbfaktoren Anlaß zu einigen Überlegungen.

Es handelt sich dabei zunächst um das Gen *N*. Bei reinen *Platypoecilus* bedingt dieses einen breiten schwarzen Keil an den Körperseiten. Durch Einkreuzen in *Xiphophorus*-Erbmasse wird es in seiner Wirkung gesteigert. Bei Rückkreuzung der Bastarde mit *Xiphophorus*, also bei weiterer Vermehrung der *Xiphophorus*-Erbmasse, gelangt diese gesteigerte schwarze Farbstoffbildung bis zur Entstehung großer melanotischer Tumoren. Zu dem kommt noch, daß derartige Tiere sowohl in der F_1 wie in den Rückkreuzungsgenerationen mit *Xiphophorus* in der Regel einen Männchenüberschuß aufweisen.

In ähnlicher Weise wird die Wirkung der Faktoren *R* und *Dr* gesteigert, wenn sie in *Xiphophorus*-Erbmasse eingeführt werden. *Dr* ist ein Gen, das bei *Platypoecilus* eine Rotfärbung der Flossen, insbesondere der Rückenflosse verursacht. Die Bastarde mit *Xiphophorus* sind fast am ganzen Körper rotgefärbt, wenn sie dieses Gen besitzen. Das gleiche gilt von den Rückkreuzungsfischen mit *Xiphophorus*. Durch *R* wird bei *Platypoecilus* vor allem beim Männchen der ganze Körper rot gefärbt. In den Bastarden mit *Xiphophorus* wirkt es sich ebenfalls, und zwar in beiden Geschlechtern, intensiver aus. Konnte man dem oben genannten Faktor *N* eine vermännlichende Rolle für die Bastarde mit *Xiphophorus* zuerkennen, so findet man bei denen, die von ihrem Vater den Faktor *R* oder *Dr* bekamen, eine Bevorzugung des weiblichen Geschlechts.

Tabelle 1.

In den F_1 -Fischen vorhandener Farbfaktor		Männchen	Weibchen	Eltern
Schwarzfaktor	N	67	8	Xi. 8 × Pl. 7
	N	7	5	Xi. 120 × Pl. 121
	N oder Sp	55	3	
		81	21	
	R Sp	17	7	Xi. 120 × Pl. 121
Rotfaktor	Dr	33	42	Xi. 8 × Pl. 7
	Dr	6	8	Xi. 64 × Pl. 34
	Dr	11	8	Xi. 57 × Pl. 62
	Dr	50	32	Xi. 57 × Pl. 62, Xi. 16 × Pl. 52, versch. Würfe von zwei Elternpaaren vereinigt
	Dr	1	4	Xi., Fr. × Pl. X.
	R	5	10	Xi. Fr. × Pl. Y.

333 | 148

Tabelle 1 stellt die eigenartigen Geschlechtsverhältnisse in F_1 dar. Während die ersten vier Rubriken mit einem Schwarzfaktor ein starkes

Überwiegen der Männchen verzeichnen, befinden sich unter den 210 Fischen, die einen der beiden Rotfaktoren enthalten, 106 Männchen und 104 Weibchen. Besonders ist dabei zu bedenken, daß die in der fünften Rubrik genannten *Dr*-Bastarde, bei denen die Weibchen sogar zahlenmäßig überwiegen, Geschwister der *N*-Tiere der ersten Rubrik sind. Diese Geschlechtsverhältnisse verlangen insofern Beachtung, als man den Farbfaktoren einerseits in reiner *Platypoecilus*-Erbmasse oder in der Rückkreuzung eines F_1 -Tieres mit *Platypoecilus* keinerlei vermännlichenden bzw. verweiblichenden Einfluß zusprechen kann. Andererseits ist das nahezu 1:1-Verhältnis der roten Tiere beachtlich, weil für *Xiphophorus* normalerweise ein Überwiegen der Männchen typisch ist.

Tabelle 2.

Vater	Mutter	Zucht	Rote		Graue	
			♂	♀	♂	♀
$F_1 \delta B$	$Xi \varphi b$	302	38	10	36	8
$F_1 \delta A$	$Xi \varphi a$	310	15	63	29	36
$F_1 \delta A \text{ od. } B$	$Xi \varphi b$	318	33	28	30	29
$F_1 \delta A$	$Xi \varphi a$	324	8	39	27	11
$F_1 \delta A \text{ od. } B$	$Xi \varphi b$	337	33	32	67	16
$F_1 \delta A$	$Xi \varphi c$	338	11	23	19	6
$F_1 \delta A$	$Xi \varphi a$	345	3	48	19	20
$F_1 \delta A$	$Xi \varphi c$	368	11	22	39	4
$F_1 \delta A \text{ od. } B$	$Xi \varphi b$	369	5	16	20	4
$F_1 \delta A$	$Xi \varphi a$	376	7	5	9	3
			164	286	285	137
$Xi \delta L$	$F_1 - 1$	261	9	26	14	12
$Xi \delta L$	$F_1 - 2$	269	4	4	6	4
$Xi \delta L$	$F_1 - 1$	272	13	24	20	11
$Xi \delta L$	$F_1 - 2$	286	2	14	15	2
$Xi \delta L$	$F_1 - 3$	287	1	—	—	7
$Xi \delta L$	$F_1 - 4$	291	—	—	1	2
$Xi \delta L$	$F_1 - 1$	292	6	8	5	7
$Xi \delta L$	$F_1 - 2$	303	4	2	5	5
$Xi \delta L$	$F_1 - 5$	304	8	4	5	1
$Xi \delta L$	$F_1 - 1$	307	22	26	25	18
$Xi \delta L$	$F_1 - 4$	305	27	8	27	4
$Xi \delta L$	$F_1 - 5$	322	9	29	15	22
$Xi \delta L$	$F_1 - 2$	323	11	4	6	3
$Xi \delta L$	$F_1 - 4$	325	26	4	15	1
$Xi \delta L$	$F_1 - 1$	326	8	16	13	20
$Xi \delta L$	$F_1 - 5$	348	11	13	20	15
$Xi \delta L$	$F_1 - 1$	349	17	38	37	18
$Xi \delta L$	$F_1 - 2$	351	15	28	19	11
$Xi \delta L$	$F_1 - 4$	354	20	6	28	3
$Xi \delta L$	$F_1 - 2$	381	3	31	15	10
$Xi \delta L$	$F_1 - 4$	384	16	15	18	3
$Xi \delta L$	$F_1 - 4$	422	17	12	19	—
			249	312	338	172

Tabelle 2 zeigt die Nachkommenschaft der eben besprochenen $R-F_1$ -Bastarde mit *Xiphophorus*. Unter den roten Fischen tritt ein deutliches Überwiegen der Weibchen zutage. Es bleibt sich dabei gleich, ob der F_1 -Bastard der

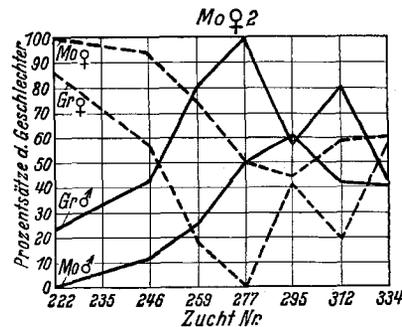
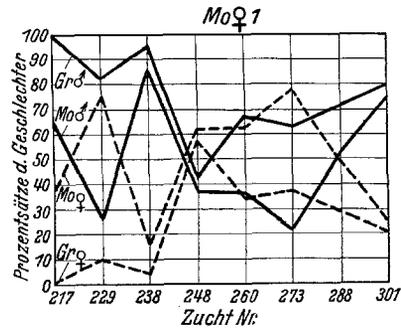
Vater oder die Mutter war. In der Nachkommenschaft von Bastardmännchen \times *Xiphophorus*-Weibchen kommen auf 164 rote Männchen 286 rote Weibchen, in der reziproken Kreuzung auf 249 rote Männchen 312 rote Weibchen. Unter den grauen Tieren findet man 285 Männchen zu 137 Weibchen und in der reziproken Kreuzung 338 Männchen zu 172 Weibchen. Die grauen Tiere verhalten sich in ihrem Geschlechtsverhältnis so wie die meisten *Xiphophorus*-Rassen, unter den roten Tieren hat die Weibchenzahl im Vergleich zu F_1 weiterhin zugenommen. Unter den *Dr*-Fischen einer F_3 -R-Generation — also nach zweimaliger Rückkreuzung mit *Xiphophorus* — gab es schließlich unter 58 roten Fischen sogar nur noch 4 Männchen.

Man könnte auf diese Versuche hin den Einwand geltend machen, daß hier nicht allein die Erbfaktoren, sondern auch noch andere Gene des *Platypoecilus*, wenn auch in einer allmählich

Kreuzungen von Heterozygoten (*Mo mo*) Montezumaweibchen mit (*mo mo*) *Xiphophorus*-Männchen ergaben 1173 rote und 1065 graue Tiere. Unter den roten Individuen waren 64,3% Weibchen und 35,6% Männchen, unter den grauen dagegen 32,3% Weibchen und 67,7% Männchen. Der Faktor *Mo* erweist sich also im Besitz verweiblichender Einflüsse, und zwar ist dieser noch stärker als der von *R* und *Dv* in den oben beschriebenen F_2 -R-Generationen.

Abb. 1. Montezumaevarietät als *Xiphophorus helleri*. (München).

immer reichlicher aufgespaltenen Form durch die einzelnen Generationen mitgeschleppt wurden und letztere Gene für die eigenartigen Geschlechtsverhältnisse verantwortlich sind und nicht der Farbfaktor. Um diesen Einwand zu entkräften, und da außerdem häufige Sterilität der Rückkreuzungsbastarde weitere Kreuzungen unterbindet, wurden andere Versuchsreihen an Stelle mit *Platypoecilus* mit dem sogenannten *Xiphophorus* „Montezumae“ durchgeführt. Diese sogenannte „Montezumae“-Varietät hat den Vorteil, daß sie mindestens überwiegend *Xiphophorus helleri*-Erbmasse besitzt und im wesentlichen wohl nur das Chromosom, in dem der dominante Faktor *Mo* lokalisiert ist, noch von der echten Spezies *Xiphophorus montezumae* Jordan and Snyder besitzt, wofern diese Art der tatsächliche Vorfahre unserer „Montezumae“-Fische ist. Die Bedenken, daß sonst noch artfremde Faktoren in größerer Zahl mitgeschleppt werden, fallen hier also fort. Dank des *Mo*-Faktors haben die Tiere ein rötlichgelbes Aussehen und sind am ganzen Körper mit schwarzen Punkten übersät.



Schema 3 u. 4. Aufeinanderfolgende Würfe von Montezumae ♀ 1 bzw. 2 mit grauen ♂ II. bzw. III. (Gr. = grau, Mo = rote montezumafarbige Nachkommen.)

Man kann sich derartig beeinflusste Geschlechtsverhältnisse an Hand von Kurven veranschaulichen (Schema 3 u. 4) in denen die beiden Geschlechter beider Farbklassen der aufeinanderfolgenden Würfe eines Elternpaares eingetragen sind. Erstens muß die Prozentzahl der bunten, also *R*- oder *Mo*-farbigen Weibchen über der ihrer entsprechend gefärbten Brüder verlaufen, während zweitens gerade umgekehrt die der grauen Männchen über der der grauen Weibchen liegen soll, weil ja für diese Fische, wie für reine *Xiphophorus* ein Überwiegen der Männchen charakteristisch ist. Drittens müssen die Kurven für die Männchen beider Farbklassen annähernd parallel zueinander von Wurf zu Wurf fallen oder steigen, denn während die Fische unter veränderten, geschlechtsbestimmenden Außeneinflüssen heran-

wachsen, sollten höchstwahrscheinlich beide Farbklassen entsprechend mit einer Veränderung des Geschlechtsverhältnisses reagieren. *Mutatis mutandis* sollte viertens die gleiche Gesetzmäßigkeit auch für die Weibchen der beiden Farbklassen gelten.

Quantitative Steigerung der Farbwirkung in den Bastarden von Xiphophorus mit Platypoecilus.

Welcher Art die Situation in der Erbmasse des *Xiphophorus* ist, daß sie den Farbgene eine derartige Steigerung ihrer Intensität ermöglicht, ist natürlich schwer zu sagen. Man könnte an Modifikatoren, die *Xiphophorus* für die Farbgene des *Platypoecilus* besäße, denken. Es ist jedoch unwahrscheinlich, daß *Xiphophorus* spezielle Modifikationsfaktoren für in seiner Erbmasse gar nicht vorkommende Gene führt. Man könnte eher daran denken, daß ein gewisser Zusammenklang einzelner oder vieler Gene von *Xiphophorus* den Farbfaktoren von *Platypoecilus* ein solches Wirkungsfeld bereitet.

Erklärungsversuch der Beeinflussung des Geschlechts durch die Farbgene.

Um den Überschuß an weiblichen Tieren unter den roten Fischen, insbesondere die Weiblichkeit fast aller roten Individuen der F_3 -R-Generation zu erklären, wurde früher folgende Annahme gemacht: Die *M*-Gene des *Xiphophorus* sind auf ein Chromosomenpaar konzentriert. Auf Grund gewisser theoretischer Annahmen, über die Evolution der Heterochromosomen bei Zahnkarpfen (KOSWIG 1931) wäre dies durchaus möglich. Das *Z*-Chromosom der *Platypoecilus*, in dem ja der Rotfaktor lokalisiert ist, könnte, trotzdem es selbst keine *M*-Faktoren enthält, im Bastard mit diesem *M*-Chromosom des *Xiphophorus* konjugieren. Durch Rückkreuzung derartiger Fische mit *Xiphophorus* würde man dann Tiere bekommen, deren Konstitution $\frac{ZF...}{M \Sigma F}$ lauten würde, denn die betreffenden Tiere hätten von ihren Bastardelter *F*-Gene des *Xiphophorus* geerbt, zu denen dann noch ein voller *Xiphophorus*-Chromosomensatz mit allen *F*-Genen (ΣF) hinzukommt. Da die fast vollzähligen $2F$ stärker sind als ein *M*, wären diese Tiere genotypisch bestimmte Weibchen.

Solchen komplizierten Erklärungsversuchen, die sich zudem in anderen Kreuzungen nicht bewähren, entgeht man aber mit Leichtigkeit, wenn man bedenkt, daß ja in allen diesen Kreuzungen, die sich auf der Paarung von *Xiphophorus*-Weibchen und *Platypoecilus*-Männchen

aufbauen, grundsätzlich phänotypische Geschlechtsbestimmung herrscht und die Annahme mendelnder *M*- und *F*-Gene überflüssig ist. Bei einer so labilen Geschlechtsbestimmung ist es denkbar, daß bestimmte Erbfaktoren einer anderen Art in den Geschlechtsbestimmungsvorgang eingreifen. Schon in der Rückkreuzungsgeneration von F_1 mit *Xiphophorus* und erst recht in der F_3R -Generation, also nach zweimaliger Einkreuzung von *Xiphophorus* wirken die Farbgene des *Platypoecilus* in einer stark *Xiphophorus*-ähnlichen Erbmasse. Ihre Wirkungsmöglichkeit hat durch diesen Umstand die besten Grundlagen. Ob nun allerdings die Farbfaktoren selbst wirksam sind oder andere mit ihnen gekoppelte Gene, ist noch näher zu untersuchen. Hierzu läßt sich aber erstens sagen, daß es sich in dem angenommenen Fall gekoppelter Gene um Faktoren handeln müßte, die innerhalb der Spezies *Platypoecilus* gar keinen Einfluß auf die Geschlechtsbestimmung hätten und zweitens müßten ausgerechnet in dem Chromosom, in dem die *Platypoecilus*-Männchen homogametisch sind, verweiblichende Faktoren lokalisiert sein.

Die Versuche GERSCHLERS, der *Xiphophorus* mit *grauen* *Platypoecilus* kreuzte — also keine Farbgene dieser Art einführte — und daraus die $F_2 R$ mit *Xiphophorus* herstellte, zeigten ein typisches *Xiphophorus*-Geschlechtsverhältnis. Die genetische Grundlage dieser Paarung ist natürlich ganz die gleiche, wie in unseren Kreuzungen. Die einzige Variante in GERSCHLERS Fall ist das Fehlen des Farbfaktors, dem wir in unseren Kreuzungen verweiblichende Wirkungen zuschreiben.

Wie schon oben erwähnt wurde, erfahren die Farbfaktoren des *Platypoecilus* mit steigender Zunahme der *Xiphophorus*-Erbmasse eine erhöhte Intensität ihrer Wirkung. Sie werden aber nicht nur überhaupt in ihrer Wirkung gesteigert, sondern sie manifestieren sich auch im Phänotyp *cher* als es bei reinen *Platypoecilus* geschieht. Bei *Platypoecilus* findet die Ausfärbung der Individuen, je nach Art des Farbfaktors, erst vom 4. bis zum 20. Tage statt. Die Bastarde mit *Xiphophorus* sind entweder schon bei der Geburt oder kurz darauf mehr minder rot gefärbt. Da *Platypoecilus* mit geschlechtlich differenzierten Gonaden geboren wird, tritt bei ihm die Rotfärbung erst *nach* der geschlechtlichen Differenzierung auf. Anders ist dies bei den Bastardnachkommen mit *Xiphophorus*. Diese werden überwiegend entweder mit indifferenten oder weiblichen Gonaden geboren; im Hinblick auf ihre phänotypische Geschlechtsbestimmung und

dem bei vielen Exemplaren zu beobachtenden protogynen Juvenilhermaphroditismus ist dies verständlich. Die Ausfärbung der Individuen mit Rotfaktor erfolgt in dieser Kreuzung also im Gegensatz zu *Platyocilus* bereits vor der endgültigen Geschlechtsdifferenzierung. Unsere histologischen Untersuchungen von Gonaden der betreffenden Tiere sind damit in voller Übereinstimmung. Dabei erwies sich nämlich, daß bei *Xiphophorus* in vielen Fällen ein protogynen Juvenilhermaphroditismus herrscht und erst später die männliche Phase erreicht wird. Diese Tatsache bildet nun eine der wichtigsten Grundlagen für die Erklärung der weibchenbestimmenden Wirkung der Farbgene. Diese schaffen nämlich, da sie ja bereits vor der endgültigen Realisation des Geschlechtes in ihrer Wirkung einsetzen, in den protogynen Juvenilhermaphroditen eine derartige Situation, daß nur die wenigsten es noch vermögen, infolge der Hemmung durch die Farbfaktoren auf vermännlichende Außeneinflüsse zu reagieren und den zunächst eingeschlagenen Weg der Verweiblichung nicht beizubehalten. Der Rotfaktor wirkt sich also in diesem entscheidenden Moment als relativer Geschlechtsrealisator aus.

Physiologische Grundlagen der Geschlechtsbestimmung unter dem Einfluß von Farbfaktoren.

Zur Physiologie dieser Verhältnisse sei nur so viel gesagt, daß man vermuten kann, daß der schwarze und der rote Farbstoff verschiedene Oxydationsstufen eines Chromogens zu Melanin darstellen. Ihre Verwandtschaft erhellt auch ihre gleiche Fähigkeit, in vermehrter *Xiphophorus*-Erbmasse rote bzw. schwarze Tumoren zu bilden. Damit steht auch die frühere Anschauung von BELLAMY in Übereinstimmung, daß die Gene *R*, *N* und *Sp* mit anderen Genen zusammen in eine Reihe multipler Allele gehören.

Ihre physiologische Bedeutung liegt darin, daß sie in den noch nicht endgültig geschlechtsbestimmten Individuen einen solchen Stoffwechselzustand schaffen, daß die oben beschriebene protogyne Phase sich als definitive zu erhalten vermag. Rot müßte als niedrigere Oxydationsstufe als Schwarz betrachtet werden. Im Experiment erweisen sich die roten Fische bevorzugt als Weibchen, die schwarzen als Männchen. Dieser Befund steht in Übereinstimmung mit den Tatsachen, die man bisher über sekundäre Unterschiede der Geschlechter im Oxydationsstoffwechsel kennengelernt hat.

Mechanismus des geschlechtsbestimmenden Einflusses der Farbgene.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich nunmehr folgendes Bild: Der latente Hermaphrodit *Xiphophorus Helli* scheint seiner genotypischen Konstitution nach eher für vermännlichende als für verweiblichende Außeneinflüsse zugänglich zu sein, denn unter den Erwachsenen werden in der Regel mehr Männchen als Weibchen beobachtet. Diese Überempfindlichkeit für vermännlichende Bedingungen wird in einem Teil der Nachkommen durch ein durch Bastardierung eingeführtes Farbgen in entgegengesetzter Richtung gesteuert. Damit übernimmt dieser Faktor die Rolle eines weiblichen Geschlechtsrealisators. Diese Anschauung stellt — ganz im Sinne von CORRENS — die Anlagen für die Geschlechtsorgane selbst als von Außeneinflüssen betroffen dar. Sie steht damit im Gegensatz zu der Annahme von GOLDSCHMIDT, nach dem bei einem Hermaphroditen Außeneinflüsse die gegeneinander ausbalancierten Gruppen der *M*- und *F*-Gene treffen. Nach HARTMANN wären diese *M*- und *F*-Faktorengruppen als Geschlechtsrealisatoren anzusehen. In unserem Falle ist die Annahme zweier derartiger mendelnder Faktorenkomplexe überflüssig und die Annahme ihrer quantitativen Abgestimmtheit zu umgehen. Im Falle genotypischer Geschlechtsbestimmung ist bei den Zahnkarpfen lediglich ein einziger Realisator, nämlich der für das heterogametische Geschlecht nötig. Das homogametische Geschlecht wird einfach durch eine genotypisch festgelegte Überempfindlichkeit des anderen Anlagenkomplexes im Sinne CORRENS' realisiert. Die Gene, die für diese besondere Empfindlichkeit des einen Anlagenkomplexes verantwortlich zu machen sind, als Geschlechtsfaktoren oder als Geschlechtsrealisatoren zu bezeichnen, würde mindestens mit den jetzt dafür gebrauchten Definitionen nicht in Einklang stehen.

Für die Aufrechterhaltung des einmal determinierten Geschlechtes bei dem erwachsenen Fisch sorgen wahrscheinlich die Geschlechtshormone, die von den Gonaden abgesondert werden und durch die Blutbahn die einzelnen Zellen erreichen. Sie sorgen auch für die Beendigung der Morphogenese der unentwickelten Geschlechtsmerkmale. Der Besitz von Geschlechtshormonen, die von der Gonade erzeugt werden, ist also auch bei einem Hermaphroditen, wie *Xiphophorus* es ist, möglich.

Dreifache Artbastarde.

In den vorausgegangenen Abschnitten ver-

suchten wir zu zeigen, daß ein Farbgen einer Art in Kombination mit Erbmasse einer anderen geschlechtsbestimmende Funktionen übernehmen kann. Wir bezeichneten das Farbgen deswegen als *relativen* Realisator, weil es in den Kreuzungen *nicht* bei *allen* Fischen, die es besitzen, weiblich geschlechtsbestimmend wirkt. Meine Untersuchungen, an denen noch eine dritte Art beteiligt ist, lassen es sogar denkbar erscheinen, daß man von relativen Geschlechtsrealisatoren in dem Sinne sprechen kann, daß ein Gen in bestimmter Erbmasse vermännlichende, in anderer verweiblichende, in noch anderer gar keine Beeinflussung auf das Geschlecht ausübt. Kreuzt man einen roten Bastard aus *Xiphophorus Helleri* \times *Platypoecilus maculatus* mit einer weiteren, von GORDON in Mexiko gefangenen *Platypoecilus*-Art, so erhält man eine Aufspaltung in rote und graue Fische im Verhältnis 1:1, wie es der Erwartung entspricht. Stets aber erweisen sich die entstehenden dreifachen Artbastarde, die rot sind, überwiegend als Männchen, ihre grauen Geschwister aber bestehen aus Männchen und Weibchen in angenähert gleicher Häufigkeit. Wenn, wie oben auseinandergesetzt, die Z-Chromosomen des *Platypoecilus maculatus*, die den Farbfaktor enthalten, keine Gene für die Männlichkeit „ihrer“ Art besitzen, müssen andere Anlagen in ihnen die männchenbestimmende Wirkung entfalten. Wäre dies der Rotfaktor selbst, so wäre er ein relativer Realisator im oben gekennzeichneten Sinne, der bald verweibli-

chend (nämlich bei Kombination mit *Xiphophorus*-Erbmasse), bald vermännlichend (nämlich nach Vereinigung mit Erbmasse einer neuen *Platypoecilus*-Art) wirkt, bald mit der Geschlechtsbestimmung überhaupt nichts zu tun hat (nämlich innerhalb „seiner“ Art, *Platypoecilus maculatus*). Die Bedingungen für die Geschlechtsbestimmung in diesen dreifachen Bastarden sind jedenfalls wieder andere als in den Rückkreuzungsfischen aus Bastarden von *Xiphophorus Helleri* und *Platypoecilus maculatus* mit *Xiphophorus* einerseits und reinen *Platypoecilus maculatus* andererseits. Denn die phänotypische Manifestation des Farbgens erfolgt in den dreifachen Bastarden sehr spät (im Alter von etwa 5 Wochen) also später noch (aber dennoch intensiver) als bei *Pl. maculatus*. Andererseits werden die Jungfische der dritten eingekreuzten Art im Gegensatz zu *Pl. maculatus*, aber in Übereinstimmung mit *Xiphophorus Helleri* mit einer entweder noch indifferenten, meist aber weiblich differenzierten Gonade geboren, während die erwachsenen Fische angenähert ein 1:1-Verhältnis der Geschlechter zeigen.

Über die zuletzt beschriebenen Experimente liegt Abschließendes noch nicht vor. Doch kann man von diesen und anderen Untersuchungen an dieser züchterisch von allen Wirbeltieren bestgeeigneten Gruppe noch manche und hoffentlich tiefe Einblicke in das Problem der Geschlechtsbestimmung erwarten.

150 Jahre Samenzüchterei Heinr. Mette, Quedlinburg.

Am 24. Februar 1784 pachtete der Dechaneigärtner JOHANN PETER CHRISTIAN METTE von



dem reichsunmittelbaren Stift zu Quedlinburg den Dechaneigarten und legte damit den Grund für

die Entstehung eines der ältesten deutschen Samenzuchtunternehmen. Der Pächter war damals schon ein Fünfzigjähriger und hatte seine Lehr- und Wanderjahre nebst vielen Erfahrungen und Enttäuschungen hinter sich, als er das Wagnis dieser Pacht zunächst auf sechs Jahre und unter schwersten Bedingungen antrat. Aber er hat seine Fähigkeiten und seinen Unternehmerrmut doch richtig eingeschätzt, denn er blieb Sieger im Kampf mit aller Unbill des Wetters und der damaligen Zeiten. Das Quedlinburger Klima ist rau. Was dort heranwächst, ist abgehärtet und brauchbar für alle anderen Lagen Deutschlands und der Welt. Schon alte geschichtliche Überlieferungen aus dem 15. und 16. Jahrhundert rühmen die Zähigkeit der Quedlinburger Bauern in bezug auf Landwirtschaft und Gartenbau — das METTESCHE Geschlecht, schon um 1587 hier nachweisbar, ist selbst ein Produkt dieses Landes geworden, ausdauernd, zähe und erfolgreich. Es hat die napoleonischen Kriege und alle anderen Wechselfälle bis in die letzten Zeiten überdauert.

Heute steht die Samenzüchterei HEINR. METTE in der sechsten Generation. Schon im Jahre 1792 wird der METTESCHE Samenbau als solcher besonders erwähnt. Unter dem Sohn des Gründers,