

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

Die Kreuzung zweier *XX*- bzw. *XY*-Geschlechter miteinander und der Ersatz eines *Y*-Chromosoms einer Art durch das *X*-Chromosom einer anderen.

Von **Curt Kosswig**.

I.

Vor mehr als 10 Jahren begann ich im Institut für Vererbungsforschung in Berlin-Dahlem, das damals unter ERWIN BAURs Leitung stand, meine Kreuzungsversuche mit lebendgebärenden Zahnkarpfen. Im Laufe der Jahre wurden weitere Arten in die Experimente eingeschaltet, und heute verfügen wir aus den Gattungen *Xiphophorus*, *Platypoecilus* und *Limia*¹ über ein Material von etwa 50000 Bastarden und Bastardnachkommen. An ihm ließen sich eine Reihe von aufschlußreichen Tatsachen zur Geschlechtsbestimmungsanalyse ermitteln, über die an dieser Stelle schon mehrfach berichtet wurde. Die folgende Mitteilung knüpft an die im Züchter 1934, Heft 2 gegebene an. Es wird in ihr lediglich ein Überblick über die neusten Forschungsergebnisse gegeben, während eine eingehendere Darstellung an anderer Stelle erscheinen soll.

II.

Ein eigenartiges Ergebnis unserer Kreuzungsversuche war die Feststellung (1), daß *Xiphophorus helleri* ein latenter Hermaphrodit ist, d. h. bei dieser Art lassen sich auf genetischem Wege keine für die Geschlechtsbestimmung verantwortlichen Heterochromosomen nachweisen. Der Fisch ist phänotypisch zwar streng getrenntgeschlechtlich, sekundäre Geschlechtsmerkmale sind sogar sehr stark entwickelt, genotypisch aber ist er ein Zwitter, bei dem also Außeneinflüsse über das Geschlecht eines Individuums auf Grund seiner bisexuellen Potenz entscheiden. Höchstens insofern spielt ein genotypisches Moment eine Rolle, als sich bei *helleri* bestimmte Sippen erkennen lassen, die einen besonders hohen Männchen-Prozentsatz aufweisen, der anderen fehlt. Wir machen dafür einen Faktorenkomplex sog. *Tm*-Gene verantwortlich (2).

III.

In *Platypoecilus maculatus* dagegen haben wir eine genotypisch geschlechtsbestimmte Art vor uns. Bei ihr sind die Männchen homogametisch *ZZ*, die Weibchen heterogametisch *ZW*. Die Analyse der Bastardnachkommen des latenten Hermaphroditen *helleri* mit dem genotypisch

bestimmten Gonochoristen *maculatus* ergab die wichtige Tatsache, daß das weibliche Geschlecht bei *maculatus* durch einen Faktor (bzw. Faktorenkomplex) γ bestimmt wird, der seinen Sitz im *W*-Chromosom hat. Das Gen γ wird also stets nur von der Mutter auf die Töchter übertragen. Die Männchen bestimmenden Anlagen sind *nicht* in den *Z*-Chromosomen gelegen, sondern über die Autosomen verteilt. Wir nennen diese Gruppe von Anlagen *Tm'*-Komplex, weil nur graduelle Unterschiede in der Wirkungsstärke (bzw. der Stärke der Empfänglichkeit für vermännlichende Bedingungen) gegenüber den *Tm*-Komplex des *helleri* zu bestehen scheinen (2).

IV.

Maculatus und *helleri* sind miteinander kreuzbar. Ist *helleri* die Mutter und *maculatus* der Vater, so sind alle Fische bezüglich ihrer Heterochromosomenkonstitution gleich beschaffen, denn beide Eltern stellen „Homogameten“ dar; das *helleri*-Weibchen, weil es ein latenter Hermaphrodit (*zz*), das *maculatus*-Männchen, weil es das homogametische Geschlecht (*ZZ*) ist. Wenn dennoch in F_1 beide Geschlechter auftreten und diese sich in dafür geeigneten Kreuzungen als gleichwertig erweisen, so muß geschlossen werden, daß in dieser F_1 -Generation der *helleri*-Typus der Geschlechtsbestimmung herrscht, d. h. es sich um latente Hermaphroditen handelt.

Verwendet man zur Kreuzung ein *maculatus*-Weibchen (*ZW*) und ein *helleri*-Männchen (*zz*), so gilt der Abraxas-Typus der Geschlechtsbestimmung, denn alle Töchter (*zW*) sind wie der Vater, alle Söhne (*Zz*) wie die Mutter gefärbt. Es herrscht also offenbar genotypische Geschlechtsbestimmung wie bei der mütterlichen Art *maculatus*. Die Erfahrung spricht dafür, daß die Ursache genotypischer Geschlechtsbestimmung in dieser F_1 in einem plasmatischen Faktor zu suchen ist. Das Plasma stammt ja in dieser Kreuzung von der *genotypisch* geschlechtsbestimmten Art. Die männlichen Bastarde (*Zz*) übertragen in ihren Keimzellen kein Plasma. Sie verhalten sich, — wie aus geeigneten Kreuzungen festgestellt wurde — genetisch daher nicht anders wie die Individuen der reziproken Kreuzung, die bei der Konstitution *Zz* Männchen oder Weibchen sein konnten.

¹ Über Kreuzungen in der Gattung *Limia* berichtet H. BREIDER. 1934. Z. Abstammungslehre. 68, Heft 2.

V.

Wie früher schon beschrieben wurde (3), besteht bei den F_1 -Bastarden aus *helleri*-Weibchen \times *maculatus*-Männchen eine eigenartige Korrelation zwischen dem Prozentsatz an Männchen in einer Zucht und der Färbung, die vom *maculatus*-Vater durch ein Gen in dessen Z-Chromosom übertragen wurde. Besitzen die Bastarde einen Faktor für rote Färbung (*Dr* oder *R*), so erscheinen in der Regel weniger Männchen in F_1 , als wenn in ihnen Gene für schwarze Färbung (z. B. *N*) vorhanden sind. Noch deutlicher tritt dies in den Rückkreuzungsgenerationen von F_1 (Z_{Rz}) mit *helleri* (*zz*) hervor, wo fast regelmäßig bei den rotgefärbten (Zz) Fischen ein starkes Überwiegen der Weibchen zu beobachten ist, während in der Klasse der grauen Geschwister so wie es auch für reine *helleri* typisch ist, normalerweise die Männchen überwiegen.

Die in derartigen Rückkreuzungsgenerationen gewonnenen Zahlen von 1933 bezogen sich auf 1943 Fische. Inzwischen haben sich die Gesamtzahlen noch vermehrt, so daß als Schlußergebnis 2033 Tiere anzugeben sind. Unter diesen 2033 waren 429 rote Männchen, 616 rote Weibchen, 667 graue Männchen, 321 graue Weibchen. Für Rückkreuzungszuchten, bei denen im Z-Chromosom des *maculatus* statt des Gens *R* ein anderer Rotfaktor, *Dr*, anwesend war, konnten seinerzeit nur kleinere Zahlen angegeben werden. Auch dieses Material wurde mittlerweile vergrößert, wie aus der folgenden Tabelle ersichtlich ist.

Tabelle 1.

	<i>Dr</i> (rote) Männchen	<i>Dr</i> (rote) Weibchen	graue Männchen	graue Weibchen
1933 beschrieben .	19	26	48	24
Neue Ergebnisse .	36	79	104	33
Gesamtzahlen ...	55	105	152	57

Man kann also sagen: bei Fischen, deren einer ihrer beiden Chromosomensätze vollständig von *helleri* kommt, und deutlicher noch bei solchen, die noch mehr *helleri*-Erbmasse besitzen, herrscht grundsätzlich der (phänotypische) Geschlechtsbestimmungstypus des *helleri*. Anwesenheit eines Z-Chromosoms des *maculatus* mit einem roten Farbfaktor setzt aber die durch den *Tm*-Komplex bedingte Empfänglichkeit für vermännlichende Außenbedingungen herab. Das Z-Chromosom des *maculatus* wirkt also in Zusammenarbeit mit dem fremdem Erbgut bei nur einmaliger Anwesenheit fast so, als wäre es das Y-Chromosom einer genotypisch geschlechts-

bestimmten Art, in dem ein weibchenbestimmender Realisator lokalisiert ist. Da man nun mit guten Gründen vermuten kann, daß diese weiblichende Wirkung des Z-Chromosoms des *maculatus* auf dem in ihm enthaltenen Farbgen beruht, kann man auch sagen: Die Rotfaktoren *R* bzw. *Dr* entfalten bei Kombination mit fremdem Erbgut eine pleiotrope Wirkungsweise: Farbfaktoren als relative Geschlechtsrealisatoren.

VI.

In der F_1 -Generation aus *maculatus* \times *helleri* wurde bislang eine Erhöhung des Weibchenprozentsatzes nicht beobachtet, wenn die Bastarde von ihrem *maculatus*-Elter im Z-Chromosom das Gen *N* erhielten, das schwarze Färbung hervorruft. Das gleiche gilt, wie ich unter Zurücknahme gegenteiliger früherer Angaben schon 1933 mitteilte (3), für die F_2R -Generationen aus schwarzen (Z_Nz) Bastarden mit grauen (*zz*) *helleri*. Auch hierzu liegen neue Daten vor.

Tabelle 2.

	<i>N</i> Männ- chen	<i>N</i> Weib- chen	graue Männ- chen	graue Weib- chen
Früher beschrieben ..	17 25	32 2	81 27	62 —
Neue Untersuchungen	34	20	73	23
Gesamtzahlen	76	54	181	85

Nach dem Prinzip der MENDELschen Rückkreuzung sollten in diesen Generationen ebenso viele schwarze wie graue Individuen auftreten. Die Abweichungen vom 1:1-Verhältnis erklären sich aus der hohen Letalität der schwarzen Fische, die größtenteils mit melanotischen Tumoren behaftet und anfälliger als ihre grauen Geschwister sind. Besonders stark ist die letale Wirkung auf die Klasse der schwarzen Männchen; denn diese zeigen im Vergleich zu ihren schwarzen Schwestern eine weit höhere Todesrate. So ergab z. B. die Auszählung der neuen Zuchten ursprünglich das Geschlechtsverhältnis von 34 schwarzen Männchen und 20 schwarzen Weibchen. Eine Nachzählung nach 8 und mehr Wochen ergab nur noch 11 Männchen und 21 Weibchen. Die spätere Auszählung lieferte also 1 ♀ mehr, als ursprünglich notiert wurde. Ob dies auf falscher Eingruppierung oder falscher Zählung beruht, ist nicht mehr festzustellen. Die Weibchen waren also überhaupt nicht in ihrer Zahl reduziert, wo hingegen die Männchenzahl stark herabgesunken war. Achtet man auf diese Tatsache nicht und zählt die Zuchten erst spät aus, so beobachtet man ein

Weibchenüberwiegen in der schwarzen Klasse, das tatsächlich gar nicht vorhanden ist.

VII.

Ein Überwiegen der Weibchen, wie bei Verwendung der Farbgene *R* und *Dr* des *maculatus*, erhält man übrigens auch dann, wenn man eine Farbrasse des *helleri*, die sog. *Montezumae*-Varietät untersucht (3). Die *Montezumae*-Sippe ist durch rötlichgelbe Körperfarbe mit schwarzen Tupfen gekennzeichnet. Die normalen *helleri* dagegen besitzen eine graue Grundfärbung. Die Merkmale der *Montezumae*-Varietät beruhen auf einem dominanten Faktor *Mo*. Kreuzt man heterozygote *Momo* mit *momo*, so erhält man in der *Mo*-Klasse einen hohen Weibchenprozentsatz im Gegensatz zu der grauen Farbklasse, die wiederum das für *helleri* typische Geschlechtsverhältnis aufweist.

Tabelle 3.

	<i>Mo</i> -Männchen	<i>Mo</i> -Weibchen	graue Männchen	graue Weibchen
Früher angegeben ...	513	907	905	392
Ergebnisse unveröffentlicher Zuchten	40 a)	72	96	24
	3 b)	244	82	86
	556	1224	1083	502

a) in Münster; b) in Braunschweig.

Grundsätzlich die gleiche Beobachtung, Weibchenüberwiegen in der *Mo*-Farbklasse, kann man auch bei der Kreuzung zweier *Momo*-Tiere feststellen. In Tabelle 4 sind die früher erhaltenen Zahlen durch weitere ergänzt wiedergegeben.

Tabelle 4.

	<i>Mo</i> -Männchen	<i>Mo</i> -Weibchen	graue Männchen	graue Weibchen
Früher angegeben ...	40	230	70	47
Ergebnisse unveröffentlicher Zuchten	58	355	80	49
	98	585	150	96

Wie aus der Tabelle hervorgeht, sind auch für die Kreuzungen mit der *Montezumae*-Varietät die Zahlen mittlerweile erhöht. Sie stimmen grundsätzlich mit den früheren überein, nur ist die Weibchenzahl noch erhöht. Wie weit hierfür die andere Umwelt — frühere Zuchten in Münster, die zuletzt beschriebenen in Braunschweig — verantwortlich zu machen ist, oder inwiefern genotypische Verschiedenheit der verwendeten Sippen eine Rolle spielt, bedarf noch weiterer Klärung. Jedenfalls kann man den Faktor *Mo* mit demselben Recht wie *R* und *Dr*

als einen relativen, weiblichen Geschlechtsrealisator bezeichnen; ja, die Untersuchungen an der *Montezumae*-Varietät sind deswegen in ihrer Bedeutung noch höher einzuschätzen, weil es sich bei *Mo* um einen Faktor handelt, der wenigstens praktisch, mit großer Wahrscheinlichkeit aber auch tatsächlich der Spezies *helleri* eigentümlich ist.

VIII.

Früher wurde von mir vermutet, das Gen *Mo* sei — allerdings vor mehr als 20 Jahren — durch eine Artkreuzung von *Xiphophorus montezumae* JORDAN and SNYDER × *Xi-helleri* und darauf folgender fortgesetzter Rückkreuzung mit der letztgenannten Art in diese gelangt. Nachdem

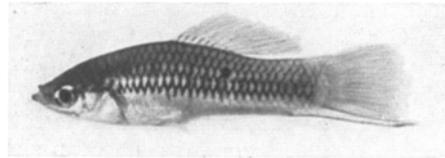


Abb. 1. *Xiphophorus montezumae* (JORDAN and SNYDER)-Männchen natürliche Größe.

ich nunmehr den echten *Xi. montezumae* JORDAN and SNYDER besitze, kann man wohl sagen, daß diese Annahme unwahrscheinlich ist. Denn erstens scheint *montezumae* JORDAN and SNYDER sich gar nicht erfolgreich mit *helleri* zu paaren, und zweitens fehlen der echten Spezies *montezumae* wesentliche Färbungselemente, die das charakteristische für die *Mo*-Sippe des *helleri* sind.

IX.

Seit dem vergangenen Jahre kennen wir eine rote Farbrasse des *helleri*, die durch das dominante Gen *Rb* (*Rubescens*) verursacht wird.

Die *Rb*-Fische beginnen kurz nach der Geburt mit der Rotfärbung vom Schwanzabschnitt her, wie auch der Faktor *Mo* sich phänotypisch zu manifestieren anfängt. Jedoch wird das Rot der *Rb*-Tiere viel intensiver, und es fehlen die schwarzen Tüpfel der *Mo*-Rasse. *Rb* ist aber zu *Mo* allel. Dies geht aus der Nachkommenschaft eines Weibchens hervor, das phänotypisch *Mo* war, mit einem grauen Männchen gekreuzt aber im Verhältnis 1 : 1 *Rb*- und *Mo*-Kinder ergab. *Mo* ist also dominant über *Rb*. Die Geschlechter verteilen sich in der genannten Nachkommenschaft folgendermaßen: 0 *Mo*-Männchen, 16 *Mo*-Weibchen, 5 *Rb*-Männchen, 12 *Rb*-Weibchen. *Rb* wirkt also in schwächerem Maße verweiblichend als *Mo*. Ähnlich war bereits in früheren Untersuchungen erkannt

worden, daß die Faktoren *R* und *Dr* des *maculatus* im Vergleich zu *Mo* von schwächerer verweiblichender Wirkung sind.

Aus Kreuzungen zweier *Rbrb*-Tiere miteinander gingen hervor: 38 *Rb*-Männchen, 83 *Rb*-Weibchen, 16 graue Männchen, 12 graue Weibchen. Die Prozentsätze der Geschlechter in den beiden Farbklassen sind wiederum mit der allgemeinen Regel, Überwiegen der Weibchen bei den Roten, in Übereinstimmung.

Ein etwas abweichendes Resultat lieferte bisher nur die Kreuzung *Rbrb* × *rbrb*. Sie ergab 30 *Rb*-Männchen, 65 *Rb*-Weibchen, 23 graue Männchen und 64 graue Weibchen. Diese Unregelmäßigkeit wird noch weiterhin zu untersuchen sein.

X.

Wir haben *Zz-F₁*-Tiere aus *helleri* × *maculatus* mit Männchen und Weibchen einer dritten Art, *Platypoecilus variatus* MEEK, erfolgreich gekreuzt. Einerseits wurde ein *Zz-F₁*-Weibchen (aus *helleri*-Weibchen × *maculatus*-Männchen) mit einem *variatus*-Männchen, andererseits ein

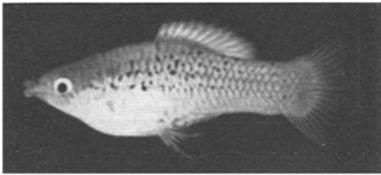


Abb. 2. *Platypoecilus variatus*-Männchen, natürliche Größe.

variatus-Weibchen mit einem *Zz-F₁*-Männchen (aus *maculatus*-Weibchen × *helleri*-Männchen) bastardierte. Die so entstehenden Triplobastarde sind höchst bemerkenswert. Zur Hälfte bestehen die Triplobastardwürfe aus Individuen,



Abb. 3. *Platypoecilus variatus*-Weibchen, natürliche Größe.

die von ihrem Bastardelter ein durch den dominanten Farbfaktor *Dr* markiertes *Z*-Chromosom besitzen und daher rot aussehen. Die andere Hälfte der Triplobastarde umfaßt graue Individuen, welche von ihrem Bastardelter ein *z*-Chromosom des *helleri* erbt. In beiden reziproken Kreuzungen sind fast alle roten Fische Männchen (88 Männchen : 4 Weibchen).

In der grauen Farbklasse dagegen bestehen auffallende Unterschiede. War *variatus* der Vater der Triplobastarde, so findet man unter den grauen Fischen ein 1:1-Verhältnis der Geschlechter (23 ♂ : 24 ♀).

Wurde aber *variatus* als Mutter verwendet, so überwiegen unter den grauen Triplobastarden die Weibchen bedeutend (33 Weibchen zu

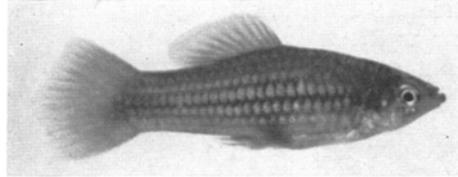


Abb. 4. Triplobastardmännchen aus *Pl. variatus*-Weibchen × Männchen aus (*Pl. maculatus*-Weibchen × *Xi. helleri*-Männchen), natürliche Größe, rot gefärbt.

9 Männchen). Für das Auftreten der 9 Männchen in der letzteren Kreuzung wie auch für das Erscheinen einzelner Weibchen in der roten Farbklasse der reziproken Triplobastardgenerationen können aus anderen Kreuzungen erklärende Gründe herangezogen werden, durch die diese Tiere als Ausnahmen erscheinen. Erinnern wir uns, daß der Bastardelter auf einzelne Nachkommen den absolut vermännlichend wirkenden *Tm*-Komplex des *maculatus* vererben konnte. Durch ihn könnten die grauen „Ausnahme“-Männchen der Kreuzung *variatus*-Weibchen × Bastardmännchen erklärt werden. Andererseits ist aus früheren Untersuchungen, über die ergänzend oben schon berichtet wurde, bekannt, daß rote Farbgene des *maculatus* in Kombination mit *helleri*-Erbmasse verweiblichende Wirkung entfalten. Durch diese Tatsachen könnte vielleicht das seltene Auftreten der roten „Ausnahme“-Weibchen verständlich gemacht werden. Als Regel bliebe dann folgendes Kreuzungsergebnis in den reziproken Kreuzungen bestehen: *variatus*-Weibchen × Bastardmännchen ergibt rote Söhne und graue Töchter.

Variatus-Männchen × Bastardweibchen ergibt rote Söhne sowie graue Söhne und graue Töchter, letztere beiden Gruppen im 1:1-Verhältnis.

Das Ergebnis der Kreuzung *variatus*-Weibchen × Bastardmännchen (i. d. R. Töchter grau, Söhne rot) ist unter folgender Annahme verständlich. Die *variatus*-Weibchen bilden nur eine Sorte von Keimzellen aus; diese werden bei Befruchtung mit einem *Z*-Spermium männlich, bei Befruchtung mit einem *z*-Spermium weiblich determiniert. Das *Z*-Chromosom des *maculatus*, das in „seiner“ Art weder in einfacher

noch in doppelter Dosis als Träger eines geschlechtsbestimmenden Faktors von direkter Bedeutung ist, muß also eigentümliche Anlagen enthalten. Es müssen in ihm Gene vorhanden sein, die bei Kombination mit einem artfremden *variatus*-Genom vermännlichende Wirkung entfalten. Dies ist nicht nur deswegen bemerkenswert, weil sich bei *maculatus* selbst eine solche Wirkungsweise nicht feststellen läßt, sondern besonders deswegen, weil das gleiche Z-Chromosom mit demselben Rotfaktor in Kombination mit *helleri*-Erbmasse verweiblichend wirkt.



Abb. 5. Triplobastardmännchen aus Weibchen aus (*Xi. helleri*-Weibchen \times *Pl. maculatus*-Männchen) \times *Pl. variatus*-Männchen, natürliche Größe, grau mit schwarzen Punkten.

Je nach dem genotypischen „Milieu“ wirkt also das „leere“ Z-Chromosom des *maculatus* bei nur einmaligem Vorhandensein fast oder ganz wie ein einen Geschlechtsrealisator führendes Y-Chromosom eines heterogametischen Individuums.

Die grauen Fische der Kreuzung *variatus*-Weibchen \times Bastardmännchen sind in der Regel Weibchen. Ob hierfür die weibliche Tendenz der *variatus*-Autosomen (wie nach dem allgemeinen Typus der Lokalisation der geschlechts-

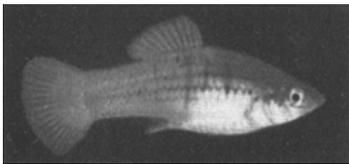


Abb. 6. Triplobastardmännchen aus Weibchen aus (*Xiphophorus helleri*-Weibchen \times *Platypoecilus maculatus*-Männchen) \times *Pl. variatus*-Männchen, natürliche Größe, rot gefärbt mit schwarzen Punkten.

bestimmenden Faktoren bei den Zahnkarpfen zu erwarten wäre) oder des X-Chromosoms verantwortlich ist, kann aus dieser Generation nicht entschieden werden.

Leider bleiben auch alle Versuche, von diesen Triplobastarden Nachkommen zu erzielen, aus meist unerklärlichen Gründen erfolglos. Zwar ist ein Teil der Individuen steril, bei anderen gelang es trotz reichlicher Keimzellproduktion und Paarung mit nachweislich fertilen Tieren nicht, Nachkommenschaft zu erhalten.

Bessere Ergebnisse lieferte die reziproke Triplobastardgeneration aus Bastardweibchen \times *variatus*-Männchen. Letzteres müßte das

heterogamete „XY“-Geschlecht darstellen. Das 1:1-Verhältnis der grauen Triplobastarde ist damit in Übereinstimmung. Ebenso lieferten Nachkommen der grauen Triplobastarde untereinander und bei Rückkreuzung mit *variatus*-Männchen oder Weibchen stets die erwarteten Resultate. Sobald der Annahme nach ein Fisch z. B. in den Rückkreuzungsgenerationen mit *variatus* ein Y-Chromosom tragen müßte, ist er erwartungsgemäß männlichen Geschlechts. Da bei Fehlen des Y-Chromosoms die grauen Triplobastarde wie auch ihre Nachkommen in der Regel Weibchen sind, ist zu schließen, daß dem allgemeinen Zahnkarpfentypus entsprechend auch bei *variatus* das heterogametische, d. h. hier das männliche Geschlecht, durch einen Realisator α bestimmt wird, der in dem nur dem heterogametischen Geschlecht eigenen Y-Chromosom lokalisiert ist. Wenn die *variatus*-Männchen heterogametisch XY sind, müssen auch in der roten Farbklasse ihrer Nachkommen

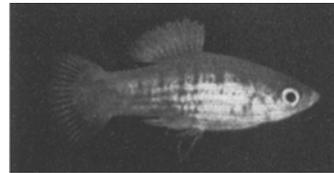


Abb. 7. Triplobastardmännchen aus Weibchen aus (*Xiphophorus helleri*-Weibchen \times *Platypoecilus maculatus*-Männchen) \times *Pl. variatus*-Männchen, natürliche Größe, rot gefärbt, aber ohne schwarze Punkte.

mit einem *helleri-maculatus*-Bastardweibchen zwei Genotypen vorkommen: nämlich ZX und ZY. Tatsächlich lassen sich im Gegensatz zur reziproken Triplobastardgeneration unter den roten Männchen dieser Kreuzung auch zwei Phänotypen erkennen. Der eine hat schwarze Tüpfel, wie sie bei *variatus* nur den Männchen zukommen, dem anderen fehlen diese schwarzen Tüpfel. Der erstere Typus müßte die Kombination ZY darstellen, wenn die Anlage für schwarze Tüpfel im Y-Chromosom lokalisiert ist. Für die Richtigkeit dieser Annahme sprechen übrigens andere Kreuzungen. Diese ZY-Männchengruppe sollte, mit *variatus*-Weibchen gekreuzt, nur männliche Nachkommen liefern. Von ihnen wäre die Hälfte rot und männlich dank des Vorhandenseins eines Z-Chromosoms des *maculatus*, die andere Hälfte grau und schwarz getüpfelt auf Grund des in ihnen enthaltenen Y-Chromosoms. (Hierbei wird Homologie von Z- und Y-Chromosom vorausgesetzt.) Nachzucht wurde von dieser Männchengruppe nicht erhalten, wohl aber ist ein nicht getüpfelter roter Bruder dieser Männchen mit Erfolg mit

variatus-Weibchen gepaart worden. Seine Nachkommenschaft ist mit der ihm zuzuerteilenden Konstitution *Z* in voller Übereinstimmung. Die roten Fische (2) dieser Rückkreuzungsgeneration sind Männchen (*ZX*), alle 7 grauen Tiere Weibchen (*XX*). Bei abermaliger Rückkreuzung eines dieser Rückkreuzungsmännchen mit *variatus*-Weibchen erhält man dasselbe Resultat. Stets sind alle (58) Fische, die das *Z*-Chromosom des *maculatus*, markiert durch den roten Farbfaktor *Dr* enthalten, männlich, die grauen (82) weiblich. Der Habitus der Fische ist nach zweimaliger Rückkreuzung mit *variatus* weitgehend dieser Art angenähert. Wüßte man nicht, woher die rote Färbung der Männchen stammte, so würde man sagen, es gibt bei *variatus* 2 Männchenformen, deren eine im *Y*-Chromosom ein Gen für schwarze Tüpfelung und deren andere im *Y*-Chromosom ein Gen für rote Färbung jeweils zusammen mit dem männlichen Geschlechtsbestimmer trägt.

Wir können also aus den Kreuzungen mit *Platypoecilus variatus* trotz des Fehlens einiger erwünschter Daten und trotz der Schwierigkeiten, die sich durch die Verwendung von *maculatus-helleri*-Bastarden als Kreuzungspartnern ergaben, folgende Schlüsse ziehen:

1. *Platypoecilus variatus* ist genotypisch geschlechtsbestimmt.

2. Diese Art repräsentiert den *Drosophila*-Typus der Geschlechtsbestimmung. Damit sind in der Unterfamilie der *Xiphophorini* bei 3 miteinander kreuzbaren Arten 3 verschiedene Geschlechtsbestimmungstypen bekannt: neben phänotypischer kommen beide Formen genotypischer Geschlechtsbestimmung vor.

3. Das *Y*-Chromosom des *variatus* ist Träger eines Männchen bestimmenden Realisators.

4. Ein *Z*-Chromosom des homogametischen *maculatus*-Männchens entfaltet bei Kombination mit *variatus*-Erbmasse vermännlichende Wirkung, verhält sich also in dem fremden Genotypus wie ein *Y*-Chromosom des *variatus*. Der im *Z* lokalisierte Farbfaktor *Dr* zeigt also anstatt der geschlechtsgebundenen Vererbung nach dem *Abraxas*-Typus, den er bei *maculatus* hat, in *variatus*-Erbmasse einseitig männliche Vererbung.

XI.

Worauf die vermännlichende Wirkung des *Z*-Chromosoms des *maculatus* bei nur einmaligem Vorhandensein in einer überwiegenden *variatus*-Erbmasse beruht, ist bislang nicht sicher bekannt. Entweder sind in ihm Gene vorhanden, von denen wir sonst nichts wissen und die für uns wahrnehmbar erst nach Vereinigung mit

fremden Erbgut aktiviert werden, oder es ist der rote Farbfaktor an dem Geschlechtsbestimmungsvorgang beteiligt. Wie oben erwähnt, habe ich früher zu zeigen versucht, daß dies bei Vereinigung der Farbgene *Dr* oder *R* mit *helleri*-Genen tatsächlich, dann aber in verweiblichender Richtung der Fall ist. Die rote Färbung ist zweifellos nur der Indikator für bestimmte Stoffwechselprozesse. Es ist sehr wohl denkbar, daß letztere — vor allen Dingen bei einer Form mit so labiler Geschlechtsbestimmung, wie sie der latente Hermaphrodit *helleri* besitzen muß — den Gesamtstoffwechsel so beeinflussen, daß eine „weibliche Situation“ hervorgerufen wird, die das künftige Reagieren des Individuums auf vermännlichende Außeneinflüsse verhindert. Ich sehe keine grundsätzlichen Schwierigkeiten, mit der gleichen Annahme auch eine vermännlichende Wirkungsweise desselben Gens selbst bei einer genotypisch geschlechtsbestimmten Art zu begründen. Dieses könnte der Fall sein, wenn die Erbanlage in einem ganz anderen genotypischen Milieu und damit unter anderen stoffwechselphysiologischen Verhältnissen wirkt. Ein Fortschritt wird sich auf diesem hypothetischen Gebiet allerdings nur erzielen lassen, wenn man die Konstitution des eigenartigen, wasserlöslichen roten Farbstoffes kennt, der unsere Fische auszeichnet.

XII.

Bislang wurden nur solche Untersuchungen mit *Platypoecilus variatus* geschildert, an denen als Partner Bastarde von *helleri* und *maculatus* beteiligt waren. Diese Kreuzungen gelangen nämlich viel leichter als die von *variatus* mit den anderen reinen Arten. Nur zweimal konnte ich

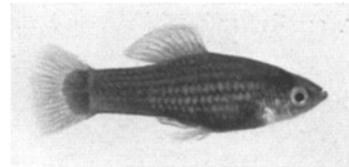


Abb. 8. F_1 -Bastardmännchen aus *Pl. maculatus*-Weibchen \times *Pl. variatus*-Männchen, natürliche Größe.

variatus-Männchen mit *maculatus*-Weibchen erfolgreich paaren. Diese Kreuzung stellt nach dem Obengesagten, die zweier heterogameter Geschlechter miteinander dar: *XY-variatus*-Männchen \times *ZW-maculatus*-Weibchen. In F_1 sind also vier Genotypen *XZ*, *YZ*, *XW* und *YW* zu erwarten. Die Geschlechter verteilen sich auf diese vier Genotypen so, daß alle *Z*-Individuen Männchen und alle *W*-Tiere Weibchen sind. Eine Einwirkung durch die Geschlechtschromosomen des

variatus-Männchens auf den Geschlechtsbestimmungsvorgang ist also nicht zu beobachten. Dieser folgt vielmehr dem für reine *maculatus*-Züchten zu erwartenden Modus. Wie bei der Kreuzung von *maculatus*-Weibchen mit *helleri*-Männchen ist also auch der Geschlechtsbestim-

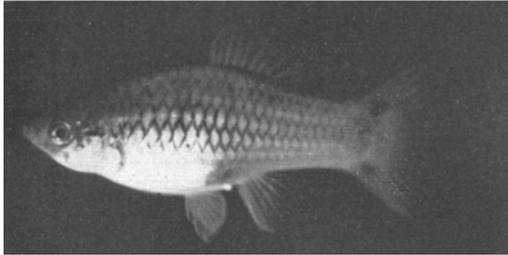


Abb. 9. F_1 -Bastardweibchen aus *Pl. maculatus*-Weibchen \times *Pl. variatus*-Männchen, natürliche Größe.

mungstypus bei Kreuzung mit *variatus*-Männchen der des *maculatus*. Weitere Untersuchungen werden erst zu zeigen haben, ob und in welcher Weise das Plasma des *maculatus* oder andere Faktoren hierfür verantwortlich zu machen sind; und ob die 4 zu erwartenden Genotypen bezgl. der Heterochromosomenkonstitution sich unter den zwei Phänotypen, d. h. der Männchen- und der Weibchenklasse, verbergen.

XIII.

Die letzten Jahre haben uns schließlich noch eine dritte *Platypoecilus*-Art gebracht, *Platypoecilus xiphidium* HUBBS. Diese Art konnte ich erfolgreich mit *maculatus* und mit *helleri* paaren.

Auch *xiphidium* ist eine Art mit genotypischer

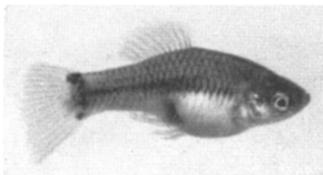


Abb. 10. *Pl. xiphidium*-Männchen, natürliche Größe.

Geschlechtsbestimmung unter männlicher Heterogamete. Ersteres kann auch dem 1:1-Verhältnis der Geschlechter der reinen Art *xiphidium*, letzteres aus der F_1 -Bastardgeneration von *xiphidium* und *maculatus* geschlossen werden.

Ist *maculatus* der Vater und *xiphidium* die Mutter, so besteht die F_1 nur aus (56) Männchen, ein Resultat, das zu erwarten ist, wenn beide Eltern homogametisch sind und die männchenbestimmenden Faktoren des *maculatus* überwiegen. Die F_1 -Männchen aus *xiphidium*-Weibchen \times *maculatus*-Männchen sind fertil und verhalten sich genetisch wie polyhybride

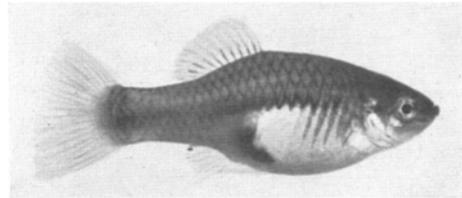


Abb. 11. *Pl. xiphidium*-Weibchen, natürliche Größe.

Rassenbastarde. Sie können z. B. mit *xiphidium*-Weibchen rückgekreuzt werden. Auf diese Weise vermehrt man bei der überwiegenden Mehrzahl der Rückkreuzungsfische im Vergleich zu F_1 den Anteil an *xiphidium*-Erbmasse und kann so feststellen, ob die Männlichkeit der F_1 auf der Anwesenheit eines *maculatus*-Autosomensatzes oder des Z-Chromosoms dieser Art beruht, bzw. ob das Zusammenspiel beider für die männliche Entwicklung verantwortlich ist. In der Rückkreuzungsgeneration sind alle Söhne (9) rot dank des im Z-lokalisierten Farbfaktors R, alle Töchter aber grau (12). D. h. ein Z des *maculatus* verursacht auch bei weiterer Vermehrung der *xiphidium*-Erbmasse männliche Differenzierung. In vollkommener Parallele zum Verhalten des Z-Chromosom des *maculatus* in

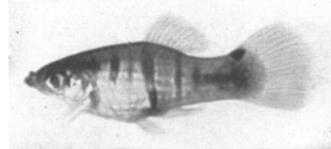


Abb. 12. F_1 -Bastardmännchen aus *Pl. xiphidium*-Weibchen \times *Pl. maculatus*-Männchen, rot gefärbt, natürliche Größe.

variatus-Erbmasse kann man also auch bei seiner Kombination mit *xiphidium*-Erbmasse das artreine Y-Chromosom mit dem Männchenbestimmer α durch ein Z-Chromosom des *maculatus* substituieren.

$$\begin{array}{c}
 \begin{array}{c}
 \text{zz-helleri-} \\ \text{Weibchen}
 \end{array} \times \begin{array}{c}
 \text{Z}_{Dr}Z\text{-maculatus-} \\ \text{Männchen}
 \end{array} \\
 \hline
 \text{Z}_{Dr}z\text{-Bastardweibchen}
 \end{array}
 \qquad
 \begin{array}{c}
 \text{XX-variatus-} \\ \text{Weibchen}
 \end{array} \times \begin{array}{c}
 \text{XY-variatus-} \\ \text{Männchen}
 \end{array} \\
 \hline
 \text{XY-variatus-Männchen}
 \end{array}$$

$$\begin{array}{c}
 \text{Z}_{Dr}W_{RSp}\text{-maculatus-Weibchen} \qquad \text{Z}_{Dr}X\text{-Triplobastardmännchen} \\
 \hline
 \text{XW}_{RSp}\text{-Weibchen}
 \end{array}$$

XIV.

Die wesentliche Bedeutung des *Z*-Chromosoms des *maculatus* für männliche Entwicklung geht aus einer Kreuzung hervor, die als reziprok der eben beschriebenen betrachtet werden kann. Um dies verständlich zu machen, muß aber weiter ausgeholt werden. Der Vater der reziproken Kreuzung ist ein reines und nach dem Obengesagten als heterogametisch zu betrachtendes *xiphidium*-Männchen. Die Mutter der Kreuzung ist sowohl ihrem Erscheinungsbilde wie auch ihrer Herkunft nach zweifellos ein überwiegend aus *maculatus*-Erbgut aufgebautes Individuum. Jedoch sind in seinem Genotypus auch noch Anlagen von *helleri* und von *variatus* enthalten, wie aus seiner Ahnentafel hervorgeht.

Unser zur Kreuzung mit einem *xiphidium*-Männchen benutztes Weibchen besaß also ein durch 2 dominante Farbgene markiertes *W*-Chromosom (mit dem weiblichen Geschlechtsrealisator γ) des *maculatus*. Aus seiner noch zu besprechenden Nachkommenschaft erhellt ferner, daß es von seinem Triplobastardvater ein *X*-Chromosom des *variatus* geerbt hatte. Wir haben es auch in diesem Falle wieder mit der Kreuzung eines heterogameten Männchens mit einem heterogameten Weibchen zu tun und müssen entsprechend in F_1 vier Genotypen erwarten. Diejenigen Nachkommen, die von der Mutter ein *X*-Chromosom des *variatus* erhielten, sind grau gefärbt, da auch *xiphidium* über keine dominanten Farbfaktoren verfügt. Diejenigen Kinder aber, die das markierte *W*-Chromosom von ihrer Mutter bekamen, sind, wie sie selbst, auf rotem Grunde (*R*) schwarz gefleckt (*Sp*). Während in der Kreuzung von *maculatus*-Weibchen mit *variatus*-Männchen eine Wirkung der vom *variatus*-Männchen mitgebrachten geschlechtsbestimmenden Faktoren nicht festzustellen war, ist bei Kreuzung unseres Weibchens mit *xiphidium*-Männchen das Gegenteil zu beobachten. Es treten in beiden Farbklassen Männchen und Weibchen auf. Dieses Ergebnis wird aus der Heterogametie des *xiphidium*-Männchens verständlich. Offenbar trägt das *Y*-Chromosom von *xiphidium* einen männlichen Geschlechtsrealisator α' von besonderer Wirkungsstärke, der sich auch gegenüber dem weiblichen Realisator γ des *maculatus* durchzusetzen vermag. Nur wenn eine der Zygoten von *xiphidium* kein *Y*-, sondern ein *X*-Chromosom erhielt, wird weibliche Differenzierung hervorgerufen und zwar 1. durch den Realisator γ des *maculatus* oder 2. durch die weibliche Tendenz derjenigen *xiphidium*-Keimzellen, die kein *Y*-Chromosom

enthalten. In der reziproken Kreuzung (*xiphidium*-Weibchen \times *maculatus*-Männchen) waren alle Nachkommen, wie oben beschrieben wurde, wegen des Besitzes eines *Z*-Chromosoms des *maculatus* männlich. Man kann aus dieser Tatsache voraussagen, daß bei Paarung eines reinen *ZW*-*maculatus*-Weibchens mit einem *xiphidium*-Männchen, 75% männliche und nur 25% weibliche Nachkommen entstehen müssen, da ja alle

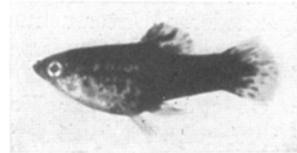


Abb. 13. F_1 -Bastardmännchen aus *Pl. maculatus*-Weibchen \times *Pl. xiphidium*-Männchen, auf rotem Grund schwarz gefleckt. ($\alpha\gamma$ -Tier.)
Natürliche Größe.

Z-Eier des *maculatus* bei Kombination mit *xiphidium*-Erbgut Männchen ergeben. Lediglich diejenigen Kombinationen eines *X*-Chromosoms des *xiphidium* mit dem *W*-Chromosom des *maculatus* würden in dieser Kreuzung Weibchen liefern.

Zusammenfassend ergibt sich aus den Kreuzungen von *maculatus* und *xiphidium* folgendes:

1. *Xiphidium* ist genotypisch geschlechtsbestimmt und im männlichen Geschlecht heterogametisch.

2. Wie bei *variatus*, so ist auch bei *xiphidium* das männliche Geschlecht durch einen im *Y*-gelegenen Realisator α' determiniert.

3. Der Männlichkeitsrealisator α' von *xiphidium* ist von besonderer Wirkungsstärke. Kombiniert man einen Weiblichkeitsrealisator γ des *maculatus* mit einem Männlichkeitsrealisator α' des *xiphidium*, so setzt sich der letztere durch.

4. Das *Y*-Chromosom von *xiphidium* kann in seiner vermännlichenden Wirkung durch ein *Z*-Chromosom des *maculatus* — wenigstens wenn dieses das Gen *R* besitzt — substituiert werden.

5. Die Kreuzung eines *maculatus*-Weibchens mit einem *variatus*- oder *xiphidium*-Männchen stellt also jeweils die Kreuzung zweier heterogameter Geschlechter dar. Im ersteren Falle richtet sich die Geschlechtsbestimmung nach *maculatus*, es treten daher trotz vier Genotypen bezgl. der Heterochromosomenkonstitution nur zwei auch bei reinen *maculatus* zu erwartende Geschlechtergruppen auf. Im letzteren Falle dagegen entsprechen (wenn kein *ZR*-Chromosom des *maculatus* beteiligt ist) den vier Genotypen auch vier Phänotypen dank der Epistasie der Geschlechtsbestimmer von *xiphidium*.

XV

Schließlich gelang es uns noch, ein *helleri*-Weibchen mit einem *xiphidium*-Männchen erfolgreich zu kreuzen. Diese Paarung stellt die eines latenten Hermaphroditen (zz) mit einem genotypisch bestimmten Gonochoristen (XY) dar. In F_1 treten Männchen und Weibchen auf. Ob in diesem Falle die Geschlechtsbestimmung genotypisch ist, wie bei der einen elterlichen Art oder phänotypisch wie bei der anderen, bedarf noch der eingehenderen Untersuchung.

Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft. Die diesjährige Tagung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft findet von Donnerstag, dem 4., bis Sonnabend, den 6. Juli 1935, in Jena statt.

Vortragsanmeldungen sind an den Schriftführer Prof. Dr. PAULA HERTWIG, Berlin-Dahlem, Institut für Vererbungsforschung, Schorlemer Allee 25—27, bis zum 30. März zu richten. Spätere Anmeldungen können nur soweit die Zeit es zuläßt berücksichtigt werden.

Vorläufige Tagesordnung:

Die Sitzungen finden von 9—13 und von 15 bis 17 Uhr statt. — Es werden vormittags folgende Referate erstattet werden:

1. Dr. P. J. WAARDENBURG, Utrecht: *Vererbungsergebnisse und -probleme am menschlichen Auge.*

Literatur.

1. KOSWIG, C.: Genotypische und phänotypische Geschlechtsbestimmung bei Zahnkarpfen. II. Biol. Zbl. 53, 152—159 (1933).

2. KOSWIG, C.: Die Geschlechtsbestimmungsanalyse bei Zahnkarpfen. Z. Abstammgs. 67, 200—205 (1933).

3. KOSWIG, C.: Genotypische und phänotypische Geschlechtsbestimmung bei Zahnkarpfen. III. Arch. Ent.mechan. 128, 393—446 (1933).

2. Prof. Dr. CURT KOSWIG, Braunschweig: *Idiotypus und Geschlecht.*
3. Prof. Dr. E. HEITZ, Hamburg: *Chromosomenstruktur und Gene.*

Veranstaltungen und Besichtigungen:

Mittwoch, 3. Juli, 20.30 Uhr: Zwanglose Begrüßung an einem noch anzugebenden Ort.

Freitag, 5. Juli: Nachmittags Besichtigung des Zeiß-Werks und einiger Universitätsinstitute, nach Wahl. — Abends Ausflug auf den Fuchsturm, dort gemeinsames Abendessen.

Sonnabend, 6. Juli: Nachmittags-Ausflug nach Naumburg.

Das endgültige Programm wird im April veröffentlicht.

Der Vorsitzende:
G. RENNER.

Der Schriftführer:
P. HERTWIG.

REFERATE.

Allgemeines, Genetik, Cytologie, Physiologie.

○ **Aus der Urheimat unserer Getreidearten. Ökologisch-pflanzengeographische Studien und Ausblicke.** Von F. SCHINDLER. 118 S. Brünn, Prag, Leipzig u. Wien: Rudolf M. Rohrer 1934. RM. 5.—

Einleitend geht Verf. auf die Erforschung der geographischen Entstehungszentren unserer Getreidearten ein und beschreibt die Ansicht VAVILOVS und seiner Mitarbeiter. Im Anschluß daran berichtet er über die Hauptgetreidearten, die in den Gebirgsregionen Südwest-Asiens und Nordost-Afrikas ihre Urheimat haben und in Europa jetzt heimisch sind. Es werden die einzelnen Regionen, so die Gebirgsregionen von Russisch-Turkestan, die Steppenzone am Westrande der Gebirge und die Besiedlung in den Gebirgsregionen der Pamirlandschaften beschrieben. Weiter werden die Gebirgsregionen von Afghanistan, Nordwestindien und Nordabessinien beschrieben. Nach Ansicht des Verf. sind es nicht allein genetische Vorgänge, die das Problem lösen, sondern die Faktoren der Umwelt müssen Berücksichtigung finden. Gestützt auf zahlreiche, gut ausgewählte Literaturangaben wird ein anschauliches Bild dieser Umweltfaktoren in den Genzentren gegeben. Verf. geht auf die Wanderungen der Getreidearten ein, die „auf der großen Heerstraße nach dem Westen“

erfolgte. In den beiden letzten Abschnitten wird der Formenreichtum der Getreidearten in den Alpengebieten behandelt. Zum Schluß macht Verf. noch Angaben über das mutmaßliche Alter der in Mittel- und Nordeuropa vorkommenden Landsorten unserer Getreidearten. Besonders wird auf die Notwendigkeit des Schutzes und der Erforschung dieser Landsorten hingewiesen. Ein Überblick über die Literatur vervollständigt die Arbeit. *Husfeld* (Berlin).

○ **Die Erforschung von Fragen der Bastardierung entfernt verwandter Pflanzen in UdSSR.** Von G. D. KARPETSCHENKO. Trudy prikl. Bot. i pr. I Plant Industry in USSR. Nr 10, 41 (1934) [Russisch].

Obgleich bereits im 18. Jahrhundert von KÖHLREUTER Bastarde entfernt verwandter Pflanzen erzeugt worden sind, ist dieses Problem und seine weitgehenden Perspektiven bis ins letzte Jahrzehnt hinein wenig bearbeitet worden. Vor allen Dingen erscheint es wichtig, nach den Ursachen der Intersterilität und der Letalität der entstehenden Bastarde, sowie ihrer Sterilität zu forschen. Als Mittel zur Behebung der Intersterilität verweist Verf. einerseits darauf, daß sich 2 schwer miteinander zu kreuzende Formen leichter dazu bringen lassen, wenn die zur Kreuzung zu verwendenden Individuen vorher reziprok aufeinander gepfropft werden. Ferner werde systematische Untersuchung