

gelesen wurden, sind nach der Chromosomenzahl *B. verrucosa*.

3. Durch HELMS & JÖRGENSEN (1927) sind Bastarde zwischen den beiden Arten mit $2n = 42$ Chromosomen schon bekannt. Unsere Untersuchungen zeigen darüber hinaus, daß die Bastardierung spontan in beiden Richtungen erfolgen kann. In einem Falle (Birke 7) deutet die Chromosomenzahl der Geschwister des triploiden Bastards auf *B. pubescens* ($2n = 56$) als Mutter. Im anderen Falle (Birke 21) kommt nach der Chromosomenzahl der Geschwister nur *B. verrucosa* ($2n = 28$) als Mutter in Frage.

4. Ein Sämling mit 46—52 Chromosomen, der von einer *B. verrucosa* (Birke 21) stammt, läßt vermuten, daß ein triploider Bastard der Vater sein könnte, da sonst die leider nicht genau festzustellende Chromosomenzahl schwer zu erklären wäre. Die triploiden Bastarde wären also auch bei *Betula* pollenfertil. Für *Populus* ist das nach eigenen Erfahrungen sicher der Fall, da sich mit Pollen triploider *Populus tremula* erfolgreich intra- und interspezifische Kreuzungen durchführen lassen. Auch PETO (1938) wies die Pollenfertilität triploider Pappeln nach.

Es muß nun festgestellt werden, ob solche chromosomalen Abweicher eben auf Grund dieser Eigenschaft besonderen züchterischen Wert haben. Ist das der Fall, so können sie nach Stecklingsvermehrung als Klone und, bei ihrer ungeheuren Samenproduktion, als Kreuzungspartner mit Erfolg zur Züchtung herangezogen werden. Es sei noch darauf hingewiesen, daß besonders wertvolle Formen allenfalls durch Colchicinbehandlung zur Verdoppelung der Chromosomenzahl veranlaßt werden können, wodurch es vielleicht zu einer generativen Fixierung des erwünschten Typus kommt.

Herr Forstassessor BEHRNDT stellte liebenswürdigerweise das Samenmaterial zur Verfügung, wofür ihm herzlichst gedankt sei. Die Aufsammlung der Samen wurde in dankenswerter Weise durch Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht.

Literatur.

HELMS, A., u. C. A. JÖRGENSEN: Dansk Bot. Tidsskr. 39, 57—133 (1927).

PETO, F. H.: Canad. J. Research 16, 445—455 (1938).

(Aus dem Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung, Berlin-Dahlem).

Geschlechtsdifferenziator oder Modifikatoren im X-Chromosom von *Drosophila melanogaster*.

Von **Waldemar Rust**.

Über den Modus der Geschlechtsbestimmung bzw. -differenzierung bei *Dros. mel.* stehen sich die Theorien des multiplen Faktorensystems und des Ein-Faktor-Systems gegenüber, zwei Theorien, deren Anwendbarkeit auch an anderen Objekten untersucht und möglich ist. Eine ausgedehnte experimentelle Forschung hat in den letzten Jahren versucht, den Entscheid zwischen beiden Theorien zu erbringen. Über diese soll im folgenden referiert werden und in einem Vergleich das Wesentliche des Erreichten herausgestellt werden.

Nach der Genbalancetheorie von BRIDGES beruht die Geschlechtsbestimmung auf dem Zusammenwirken vieler Gene, die teils in den Autosomen, teils in den X-Chromosomen lokalisiert sind. Bei *Dros.* beruht der Einfluß des X-Chromosoms auf die weibliche Differenzierung auf der überwiegenden Zahl der in ihm lokalisierten weiblich determinierenden Gene. Die Autosomen hingegen besitzen eine männliche Tendenz, da bei ihnen die männlichen Gene überwiegen. (Diese männlichen und weiblichen

Gene werden im folgenden nach DOBZHANSKY als männliche und weibliche Modifikatoren bezeichnet.) Die Theorie wurde begründet durch die Erscheinung der Intersexualität bei heteroploiden Fliegen. Das Verhältnis $2X : 2A$ und entsprechend $3X : 3A$ und $4X : 4A$ liefert Weibchen, $1X : 2A$ Männchen, $1X : 3A$ Übermännchen, $3X : 2A$ Überweibchen und $2X : 3A$ Intersexe.

Diese Verhältnisse lassen sich aber auch so deuten, daß im X-Chromosom nur ein Gen lokalisiert ist, das Weiblichkeit bedingt (im folgenden Differenziator genannt) und alle anderen Gene im X-Chromosom nichts mit der Geschlechtsbestimmung und -differenzierung zu tun haben. Und entsprechend kann die Wirkung der Autosomen auf das Vorhandensein eines einzigen Faktors für männliche Differenzierung zurückzuführen sein.

Ein solches System nimmt GOLDSCHMIDT für *Lymantria* an, für die er aus seinen Untersuchungen folgert, daß hier ein im X-Chromosom lokalisierter Faktor M für männliche Diffe-

renzierung und ein im Plasma lokalisierter Faktor F für weibliche Differenzierung das Geschlecht festlegen. Ein Weibchen besitzt also die Konstitution $\boxed{F}M$, während $\boxed{F}MM$ ein Männchen ergibt. Autosomale modifizierende Faktoren zu diesen primären M-Faktoren können noch hinzutreten. Die M-Faktoren verschiedener Rassen besitzen verschiedene Stärken (Reihe multipler Allele). Die F-Faktoren einer Rasse sind mit ihren M-Faktoren im Gleichgewicht. Durch interspezifische Kreuzungen können diploide Intersexe entstehen.

Einen weiteren Fall, daß ein Gen einen Einfluß auf die geschlechtliche Differenzierung ausübt, berichtete LEBEDEFF von *Dros. virilis*. Es handelt sich hauptsächlich um ein recessives mutiertes Gen, ix genannt, das im III. Chromosom lokalisiert ist. Diploide 2 X-Tiere differenzieren sich zu Männchen, wenn ix homozygot anwesend ist. Modifikatoren zu diesem Gen können andererseits seine Wirkung wieder abschwächen, so daß bei Anwesenheit dieser Modifikatoren Tiere mit der Konstitution 2 X : 2 A und ix ix nur unvollständige Umwandlungsmännchen werden. Bei sonst gleichem Genotyp gewinnt also ein autosomales Gen ix bzw. sein normales Allel einen entscheidenden Einfluß auf die Geschlechtsdifferenzierung.

Kann man für *Drosophila mel.* heute eine Entscheidung auf Grund neuerer Versuche fällen? Die Möglichkeit einer experimentellen Prüfung dieser Frage war gegeben, als man das X-Chromosom mit Hilfe von Röntgenstrahlen in einzelne Bruchstücke zerlegen konnte. Eine in ihrem Ausmaß ge- oder veränderte sexuelle Differenzierung mußte man beobachten können, wenn solche Fragmente des X-Chromosoms, zu dem normalen Chromosomenbestand diploider Individuen hinzugefügt oder von ihm weggenommen, einen weiblichen Differentiator oder weibliche Modifikatoren (im obigen Sinne) enthalten. DOBZHANSKY und SCHULTZ untersuchten Hyper- und Hypoploidie der X-Chromosomen bei Intersexen, da DOBZHANSKY (1930) aufzeigen konnte, daß relativ kleine Änderungen des geschlechtlichen Gleichgewichtes sich bei Intersexen deutlicher ausprägen und erkennen lassen. Sie nehmen an, daß der Schwellenwert für eine Differenzierung in männlicher oder weiblicher Richtung bei Diploiden höher liegt als bei Intersexen, und daher das Studium solcher Intersexe besser geeignet zu sein scheint. Dank ihrer Methodik (Kreuzen triploider Weibchen

mit diploiden Männchen + Duplikation) erhielten sie in der gleichen Kultur Intersexe mit und ohne Duplikation, so daß etwaige Unterschiede im Intersexualitätsgrad allein auf das Vorhandensein der Duplikation zurückzuführen sind. Nach ihrem Intersexualitätsgrad wurden die Intersexe in sechs Klassen eingeteilt, wobei Klasse 1 ein extrem männliches Intersex und Klasse 6 ein extrem weibliches Intersex darstellt.

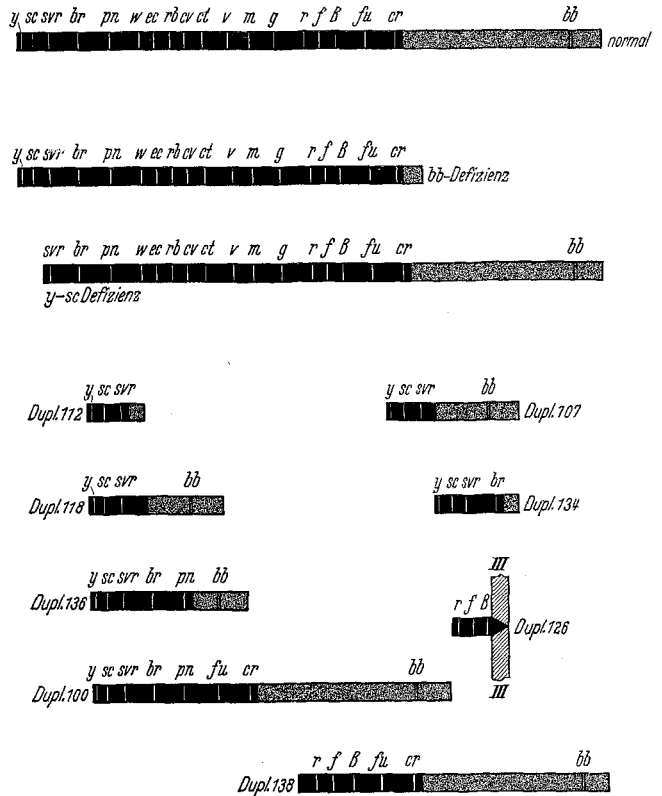


Abb. 1. Schematische Darstellung des normalen X-Chromosoms und der Duplikationen sowie der Defizienzen des proximalen und distalen Endes. (Aus DOBZHANSKY u. SCHULTZ, 1934.)

Die Untersuchungen erstreckten sich zunächst auf die inerte Region des X-Chromosoms (bb — Deficiency, Abb. 1) wie auf das Y-Chromosom, deren Bedeutungslosigkeit sie nachweisen konnten.

Beim Bestrahlen zerbrach das X-Chromosom in der Regel an verschiedenen Stellen, und meist hatte sich dann das distale (linke Ende der Abb.) Fragment mit dem proximalen (rechten) Fragment, das die Spindelfaseransatzstelle enthält, vereinigt; die mittlere Region ging verloren. Jene vereinigten Bruchstücke, zum normalen Genom hinzugefügt, bildeten die Duplikationen zu den betreffenden Abschnitten des X-Chromosoms (Abb. 1: Duplikation 112, 107, 118, 134, 136). Der Vergleich der Intersexe mit Duplika-

tionen (Mittelwert im Intersexualitätsgrad bei Duplikation 112: 4,15; 107: 4,43; 118: 4,53; 134: 4,70; 136: 5,00) mit ihren Geschwistern ohne Duplikationen (Mittelwerte in gleicher Reihenfolge: 2,59; 2,43; 1,97; 2,50; 1,62) zeigt eine Verschiebung des Intersexualitätsgrades nach der weiblichen Seite bei Anwesenheit der Duplikationen. Innerhalb der einzelnen Duplikationen sind Unterschiede vorhanden, doch sind diese, wie PUNNETT (1933) in seiner Kritik hervorhebt, nicht gesichert.

Welchen Einfluß hat nun das Fehlen eines Abschnittes vom distalen Ende des *X*-Chromosoms? Enthält dieser Abschnitt weibliche Modifikatoren, so müßte ihr Fehlen eine Verschiebung des Balanceverhältnisses zugunsten einer männlichen Differenzierung bedingen. Männchen mit einer Defizienz für *yellow(y)*-*scute(sc)*, um dieses Intervall handelte es sich zunächst, sind nicht lebensfähig; deshalb verwandten DOBZHANSKY und SCHULTZ Männchen mit der Duplikation 107 und der *y-sc* Defizienz, bei denen die letale Wirkung der Defizienz durch die Duplikation ausgeglichen wurde. In der Nachkommenschaft treten Intersexe mit Duplikation 107 wie mit der *y-sc*-Defizienz oder beiden oder keiner von beiden auf. Der Mittelwert der ersten ist 4,68, der zweiten 1,085, der dritten 2,89 und der letzten 2,65, d. h. Vorhandensein der Duplikation bedingt eine Verschiebung des Intersexualitätsgrades nach der weiblichen Seite, Fehlen des *y-sc*-Intervalls verursacht eine Differenzierung in bevorzugt männlicher Richtung.

Die Duplikationen 100, 138 und 126. Duplikation 100 schließt die Loci für *yellow-prune* (*pn*) und *fused* (*fu*)-*bobbed* (*bb*) ein. Sie ähnelt in bestimmten Intervallen der Dp. 136, doch ist sie um *fu-cr* (*carnation*) und die inerte Region länger. Diploide Weibchen mit Dp. 100 sind fertil, Männchen mit Dp. 100 nur sehr beschränkt lebensfähig und dann steril. In der Nachkommenschaft eines triploiden Weibchens, das Träger der Dp. 100 war, mit einem diploiden Männchen traten 22 Intersexe auf, von denen die Hälfte die Dp. 100 besaß. Die Tiere ohne Dp. 100 gehörten den Klassen 2-3 an, ihre Geschwister ausschließlich der Klasse 6. Fünf dieser Intersexe wurden auf Fertilität geprüft: eins war fertil. — Bei Dp. 138 war das *X*-Chromosom unmittelbar distal von rudimentary zerbrochen. Diploide Weibchen + Dp. 138 ähneln normalen, diploide Männchen + Dp. 138 sterben meist auf frühen Stadien. (Bei zweien der überlebenden Männchen wurde eine eigenartige Bildung der Analplatten gefunden, die DOBZHANSKY und

SCHULTZ als erste Anzeichen einer beginnenden Intersexualität deuten.) Intersexe + Dp. 138 gehören fast durchweg zur Klasse 5 (Mittelwert 4,91), die Intersexe ohne Duplikation zu den Klassen 1-3 (Mittelwert 2,22). Ein Vergleich der Dp. 138 mit Dp. 100 zeigt, daß Dp. 138 um das Intervall mit rudimentary, forked, bar und small eye sich vom rechten Teil der Dp. 100 unterscheidet. Dieses Intervall, ohne das Gen für small eye, konnte in der Dp. 126 geprüft werden. Doch zeigt das Resultat, 2,74 gegen 2,38, daß hier — wenn überhaupt — nur sehr schwache Modifikatoren lokalisiert sein können.

Duplikationen für *yellow-ruby* (*rb*) und *cv-bb* (Translokation T-3, T-7). Bei der Translokation T-3 ist der *y-rb* Abschnitt des *X*-Chromosoms an das rechte Ende des III. Chromosoms angeheftet, während der Rest *cv-bb* selbstständig erhalten bleibt. Entsprechend T-7, nur daß hier das Intervall *y-rb* an das II. Chromosom angeheftet ist. Diploide Weibchen + Dp. *y-rb* ähneln den Weibchen mit Dp. 112, 107ff. Sie sind fertil. Diploide Männchen mit der gleichen Duplikation sind meist nicht lebensfähig. Diploide Tiere mit der Dp. *cv-bb* sind bisher noch nicht aufgetreten und anscheinend nicht lebensfähig. Intersexe ohne Duplikation aus der Nachkommenschaft triploider Weibchen mit T-3 bzw. T-7 Männchen zeigen einen mittleren Intersexgrad von 2,6, Intersexe mit der Dp. für *y-rb* den Mittelwert 5,6 (T-3) und 5,3 (T-7) und solche mit einer Dp. für *cv-bb* gehören zum Typ 6. Intersexe mit der *y-rb* Dp. sind steril. Die Intersexe mit der *cv-bb* Dp. könnten auch als hypotriploide Weibchen mit einer Defizienz *y-rb* angesehen werden. Sie sind etwa zur Hälfte fertil. Ein Vergleich der Intersexe + *y-rb* Dp. mit denen + Dp. 136 weist auf das mögliche Vorhandensein weiblicher Modifikatoren im Intervall *w-rb* hin, da erstere sich stärker weiblich differenziert haben. Die weibliche Tendenz der *cv-bb*-Dp. ist stärker als die der Dp. 138, also muß auch das Intervall *cv-g* weibliche Modifikatoren besitzen.

Duplikationen für *y-lz* und *v-bb* (Translokation X-IV 1). Das Intervall *v-bb* ist an das IV. Chromosom angeheftet, der distale Teil mit *y-lz* hat sich mit der Spindelfaseransatzstelle vereint und wird selbstständig vererbt. Diploide Männchen mit einer der beiden Duplikationen sind nicht lebensfähig, solche diploide Weibchen dagegen manchmal sogar fertil. Intersexe ohne Duplikationen gehörten bei diesen Versuchen dem Typ 2,17 bis 2,47 (Mittelwerte) an, Intersexe mit der Duplikation *y-lz* der Klasse 6;

von 65 Intersexen mit der v—bb-Duplikation gehörten 64 der Klasse 6 an, während eins Sex-Kämme besitzt und somit zur Klasse 5 gehört. Keine der beiden Duplikationen erzeugt fertile Intersexe.

OLIVERS T—4-Translokation. Das Intervall s—cr ist an das III. Chromosom transloziert, y—m und bb mit der Spindelfaseransatzstelle bilden das restliche, selbstständige Chromosom. Diploide Männchen mit einer der Dp. sind nicht lebensfähig, diploide Weibchen +s—cr zeigen herabgesetzte Fertilität, mit der y—m und bb Dp. sind sie meist steril. Intersexe mit einer der Dp. gehören zur Klasse 6 (Mittelwert der Intersexe ohne Dp. 2,1). Die Lebensfähigkeit der Intersexe + Dp. s—cr ist herabgesetzt, Überlebende sind steril. Intersexe + Dp. y—m und bb sind besser lebensfähig, manchmal sogar etwas fertil.

Ein letzter Versuch befaßt sich mit dem Intervall v—m. Durch Kombination zweier Fragmente, des v—bb-Abschnittes der Translokation X—IV 1 und des y—m-Abschnittes der Translokation T—4, wurde die Verdoppelung erreicht. Ihr etwaiger Einfluß konnte bisher nur an Diploiden geprüft werden. Diploide Weibchen + v—m Dp. sind nahezu normal, diploide Männchen sind steril. Eine zweite Versuchsreihe zeigte Tiere, die vielleicht als diploide Intersexe angesehen werden können.

Intersex-Klasse:	1	2	3	4	5	6	Anzahl der untersuchten Tiere
1. Versuchsreihe	55	11	99	—	—	—	165
2. Versuchsreihe	20	—	—	—	—	—	20

(Aus DOBZHANSKY und J. SCHULTZ 1934, S. 379.)

Einen weiblichen Differentiator kann dieses Intervall nicht enthalten, da Männchen mit einer Dp. hierfür existieren.

Mit Ausnahme der inerten Region, wie vielleicht des r—B-Intervalls, wird also durch Verdoppelungen der Intersexualitätsgrad der 2X:3A Intersexe nach der weiblichen Seite verändert. So bringen die Dp. 112ff. schon einen merklichen Schub fertig, der mit größer (länger) werdenden Duplikationen bis zur Fertilität gesteigert werden kann (y—m, cv—bb). Es konnte nicht nachgewiesen werden, daß bereits ein Abschnitt des X-Chromosoms ausreicht, Fertilität hervorzurufen, sondern gerade die Länge der Duplikationen war wesentlich. Zweifellos eine andere Frage ist aber die nach der Stärke — und viel-

leicht auch der Art — der Modifikatoren in den einzelnen Intervallen, die vorläufig noch unbeantwortet bleiben muß.

Die Möglichkeit, daß im Evolutionsgeschehen der Wechsel vom Hermaphroditismus zum Gonochorismus die Folge einer Genänderung war, ist durchaus denkbar. Und so ist es verständlich, daß bei einer Gruppe, bei der dieser Schritt erst in jüngerer Zeit erfolgte, wie z. B. bei best. Fischen, das Geschlecht wesentlich durch ein Gen bestimmt sein kann, wie WINGE an *Lebistes* und KOSSWIG an den *Xiphophorini*

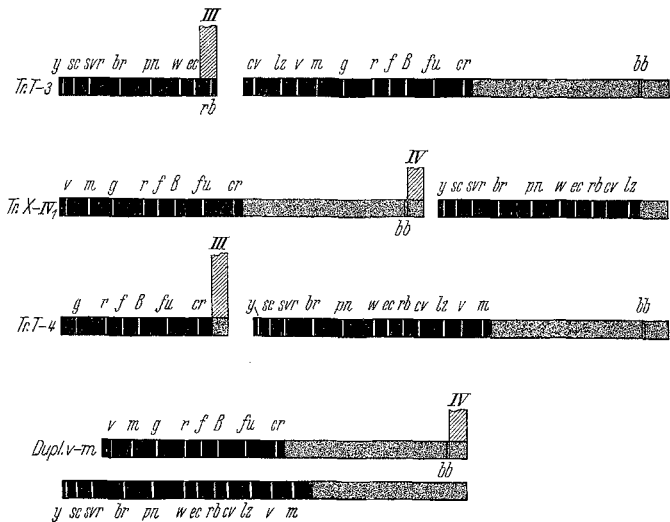


Abb. 2. Duplikationen, die unter Verwendung von Translokationen erreicht wurden. (Aus DOBZHANSKY u. SCHULTZ, 1924.)

zeigen konnte. Im weiteren Verlauf der Entwicklung zeigt sich aber das Bestreben, durch mehrfache Sicherungen den Geschlechtsbestimmungsprozeß festzulegen; denn eine polymere Geschlechtsbestimmung kann einen Vorteil im Selektionsprozeß bedeuten, da dann eine Genmutation von bedeutender Stärke nötig ist, um das Verhältnis der Geschlechter zueinander umzustoßen.

Wie stellen sich die Vertreter der Ein-Faktor-Theorie zu diesen Ergebnissen? GOLDSCHMIDT als Verfechter dieser Theorie unterzieht die Ergebnisse einer kritischen Betrachtung. Im Gegensatz zu DOBZHANSKY und SCHULTZ sieht GOLDSCHMIDT nur Versuche über die Auswirkungen der Duplikationen und Defizienzen an Diploiden als beweiskräftig an. Dem variablen Verhalten triploider Intersexe stellt er *Lymantria*-intersexe gegenüber, deren Intersexualitätsgrad durch bestimmte modifizierende Einflüsse wie auch durch Temperatur etwas geändert werden kann; die sich aber sonst durchaus stabil verhalten. Daß der Intersexualitätsgrad triploider Intersexe variabel ist, haben mehrere For-

scher aufgezeigt. GOLDSCHMIDT vertritt den Standpunkt, daß Änderungen im Intersexualitätsgrad nur mit großer Vorsicht aufgenommen werden dürfen. Sie sind ihm nur ein Beweis dafür, daß der Intersexualitätsgrad in triploiden Intersexen genetisch modifizierbar ist, doch können sie niemals einen Beweis für das Vorhandensein geschlechtsbestimmender „Modifikatoren“ bilden.

Wesentlich anders bewertet er die Resultate an diploiden Tieren. Durch Hinzufügen eines (überzähligen) Fragmentes des X-Chromosoms muß aus einem diploiden Männchen ein Weibchen werden bzw. muß es auch weiterhin sich als Männchen differenzieren, wenn es nicht infolge der Hyper- bzw. Hypoploidie anormal oder nicht lebensfähig ist. Über das Verhalten diploider Weibchen in solchen Fällen ist wenig vorauszu-

Qualität hält GOLDSCHMIDT sie als Beweis nicht ausreichend. Diploide Männchen mit Dp. $y-rb$ sind geschlechtlich normal differenziert, wenn sie am Leben bleiben. Bei der Verdoppelung des $v-m$ -Intervalls waren in der einen Versuchsreihe alle Männchen normal, in der anderen Reihe traten neben 55 normalen 11 Tiere auf, deren Genitalien als ähnlich den Intersexen beschrieben werden (Typ 2) und 99 Tiere vom Typ 3. Während GOLDSCHMIDT diese als Mißbildungen ansieht, verweist er bei den Anomalien jener 11 auf die Möglichkeit, auch sie bei eingehender Prüfung als Folgen der Hyperploidie anzusprechen. Er folgert, daß alle Versuche, die multiple Theorie zu beweisen, bis auf 2 + 11 zweifelhafte Fälle absolut negativ ausgingen. — Aus den Untersuchungen ergeben sich aber bestimmte Annahmen über eine mögliche Lokali-

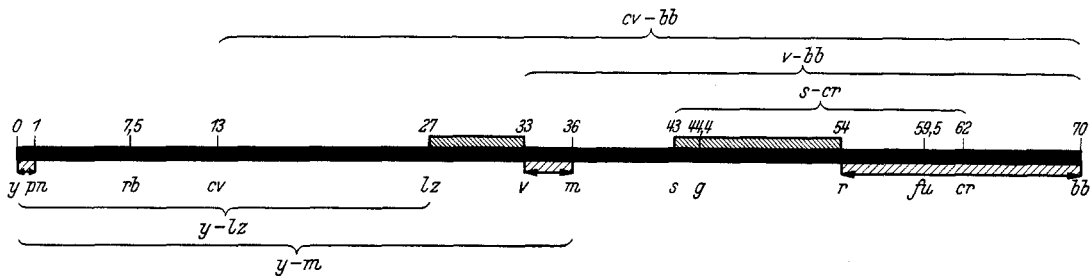


Abb. 3. Schematische Darstellung des X-Chromosoms mit den nach GOLDSCHMIDT wesentlichen Abschnitten. (Nach GOLDSCHMIDT, 1935.)

sagen, noch dürfte ihr Verhalten wichtige Aufschlüsse liefern. DOBZHANSKY und SCHULTZ verglichen diploide Weibchen + Fragment, die steril waren und einige weitere Anomalien aufwiesen, mit Überweibchen. GOLDSCHMIDT widerspricht diesem Vergleich, denn Sterilität und Anomalien der „Überweibchen“ sind Folgen der Hyperploidie und haben nichts mit der geschlechtlichen Konstitution zu tun. Die $y-sc$ Defizienz, die den Intersexualitätsgrad änderte, bleibt in diploiden Weibchen wirkungslos, woraus zu schließen ist, daß ein weiblicher Differentiator hier nicht lokalisiert ist. Wie reagieren diploide Männchen auf Verdoppelungen einzelner Intervalle? Duplikationen des distalen Endes sind bedeutungslos. Männchen mit einer Duplikation für $y-pn$ — und ähnlich $fu-bb$ — sind zwar dank ihrer Hyperploidie steril und wenig lebensfähig, aber niemals Intersexe; dieselbe Duplikation (100) reicht aber bei Intersexen aus, den Intersexualitätsgrad bis zum Typ 6 zu verändern. Bei Dp. 138, die aber kleiner als Dp. 100 ist, wurden unter einigen Hundert untersuchter Männchen zwei mit einer geringfügigen Anomalie, die bisher nur bei Intersexen beobachtet wurde, gefunden. Wegen ihrer geringen Anzahl und

sation eines weiblichen Differentiators. Die Intervalle $y-pn$ und $r-bb$, die als Duplikationen in diploiden Männchen überleben, scheiden als eventuelle Träger des Differentiators aus. Das gleiche gilt für das Intervall $v-m$, da diploide Weibchen mit einer Defizienz hierfür existieren. Als Träger kommen jene Abschnitte in Frage, für die diploide Männchen + Dp. nicht gefunden worden sind: $cv-bb$, $y-lz$, $v-bb$, $y-m$ und $s-cr$. Triploide „Intersexe“ + Dp. eines dieser Intervalle gehören fast durchweg dem Typ 6 an, doch liegt nach GOLDSCHMIDT nur in einem Fall eine Berechtigung dafür vor, sie als Intersexe und nicht als hypotriploide Weibchen mit mehr oder weniger großen Anomalien zu betrachten. Und da außerdem alle fünf Fragmente praktisch die gleiche Wirkung in triploiden Intersexen entfalten, sieht GOLDSCHMIDT darin einen Hinweis, daß in den Intervallen $s-cr$ oder $cv-lz$ ein weiblicher Differentiator vorhanden ist.

In einer kurzen Erwiderung ist DOBZHANSKY auf diese Kritik eingegangen. Das Verhalten normaler triploider Intersexe, die in ihrem Phänotyp von männchenähnlichen bis weibchenähnlichen variieren können im Gegensatz zu

diploiden Tieren, die in der Ausprägung ihrer sexuellen Merkmale durchaus stabil sind, ist ihm ein Ausdruck dafür, daß das Balanceverhältnis in Intersexen nahe an den Schwellenwert für die Entwicklung in männlicher oder weiblicher Richtung herankommt, während es bei Diploiden weitab von diesem kritischen Punkt stabilisiert ist. Aus dieser, von GOLDSCHMIDT nicht erörterten Annahme folgt, daß die Intersexe weit empfindlicher auf Änderungen des Balanceverhältnisses reagieren müssen. DOBZHANSKY stellt nochmals heraus, daß fast alle Abschnitte des X-Chromosoms eine Änderung im Intersexualitätsgrad bewirken, daß die Wirkung einzelner Fragmente additiv ist und — bei ausreichend großen Verdoppelungen — Intersexe in fertile Individuen verwandelt werden. Die Möglichkeit, daß das Hinzufügen der Fragmente ein Hinzufügen modifizierender Gene bedeute, die nichts mit der Geschlechtsbestimmung zu tun haben, lehnt er ab, da in allen bisherigen Versuchen niemals Faktoren gefunden wurden, die stark genug gewesen wären, ein Intersex in ein fertiles Tier zu verwandeln. Die Berechtigung von GOLDSCHMIDT's Kritik der Terminologie der „Überweibchen“ erkennt er an. Die Deutung der diploiden Intersexe hält DOBZHANSKY für unzulänglich, da jeder, der einigermaßen mit der Anatomie der Intersexe vertraut ist, ohne Schwierigkeit den Intersectyp 3 von anormalen Männchen unterscheiden könne.

Für die weitere Bearbeitung dieses Fragenkomplexes waren Untersuchungen an Diploiden unbedingt nötig, und PATTERSON hat es in vielseitigen Experimenten unternommen, das Verhalten dieser Diploiden zu analysieren. Durch Bestrahlen wurde das X-Chromosom fragmentiert, wobei das mittlere Stück verloren ging und die vereinigten Enden erhalten blieben. Diese Fragmente wurden in diploide Tiere eingekreuzt. Art und Länge der Duplikation oder Defizienz war dank der verwendeten Gene am Phänotyp meist unschwer erkennbar. PATTERSON untersuchte Gynandromorphe, hyperploide Männchen und hypoploide Weibchen. Im männlichen Gewebe der Gynandromorphen blieben als größte Duplikationen die Intervalle $y-m$ und $f-bb$ (Spindelfaseransatzstelle) des distalen und proximalen Endes erhalten. Da er auf diesem Wege größere Duplikationen nicht erreichen konnte, versuchte PATTERSON, durch Translokationen diese in Diploiden zu erzeugen. Er erhielt 7 Gruppen hyperploider Männchen, von denen 4 eine Duplikation des distalen und 3 des proximalen Endes besaßen. Die Duplikationen des distalen Endes umfaßten die Inter-

valle $y-w$, $y-ec$, $y-rb$, $y-rg$, des proximalen Endes jeweils von c_1 , B oder r bis zur Spindelfaseransatzstelle. Nicht geprüft war wieder die mittlere Region. Hyperploide Männchen mit einer ausreichend großen Duplikation sind wegen dieser Hyperploide nicht lebensfähig. Deshalb wandte PATTERSON eine andere Methode an, die MULLER seiner Zeit angeregt hatte. Er kom-

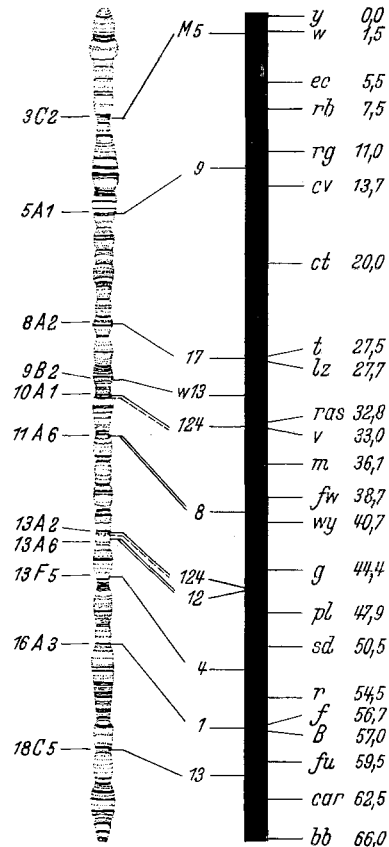


Abb. 4. Darstellung des X-Chromosoms nach BRIDGES Chromosomenkarte (1935) mit den zehnten Intervallen (links), in denen das X-Chromosom verdoppelt werden konnte. Das Intervall 8—12 und die Transl. 124 sind durch bes. Markierung hervorgehoben. (Aus PATTERSON, 1938.)

binierte zwei Translokationen so, daß der linke Teil der einen den rechten Teil der anderen überschneidet und so die Duplikation erreicht wird. Durch geeignete Auswahl konnte er das ganze X-Chromosom in zehn Intervallen (Abb. 4) verdoppeln. Es stellte sich nun heraus, daß nur für neun dieser Intervalle hyperploide Männchen existieren, deren Fertilität allerdings von 1,1 bis 91,0% schwankte. Nicht verdoppelt werden konnte das Intervall 8—12. Ein Teil dieses Intervalles ist in der Translokation 124 (Abb. 4) enthalten, bei der etwa der Abschnitt $v-g$ an das II. Chromosom transloziert ist. Hyperploide Männchen mit dieser Duplikation konnte PAT-

TERSON erhalten. Bis auf das kleine Intervall rechts von garnet(g), nach BRIDGES' Chromosomenkarte von 1935 das Band 13 A 2 bis 13 A 6, ist somit für alle übrigen Teile des X-Chromosoms bewiesen, daß sie die Differenzierung hierfür hyperploider Männchen zu Weibchen nicht bewirken und somit einen weiblichen Differentiator im postulierten Sinne nicht enthalten.

PATTERSON untersuchte auch noch den Einfluß dieser Intervalle in hypoploiden Weibchen, doch erhielt er solche nur für die Intervalle M 5—9, 17—w 13, w 13—8 und rechts von 13, während hypoploide Weibchen für die anderen Intervalle nicht auftraten und anscheinend nicht lebensfähig sind. Ein Vergleich solcher hypoploiden Weibchen mit Mosaikweibchen zeigt, daß letztere mit einer wesentlich größeren Defizienz im Mosaikareal lebensfähig sind; die größte Defizienz in Mosaikweibchen umfaßte das Intervall y—g.

PATTERSON folgert, daß in keinem der untersuchten Intervalle ein weiblicher Differentiator lokalisiert sein kann. Die letzte Möglichkeit für ein solches Gen besteht für das schmale Band 13 A 2—13 A 6, für das hyperploide Männchen und hypoploide Weibchen niemals erhalten wurden. Das Nichtauftreten dieser Klassen könnte in einem ursächlichen Zusammenhang mit der Anwesenheit eines weiblichen Differentiators stehen, wenn man in dem Nichtauftreten der genannten Klassen einen Hinweis auf das Wirken eines weiblichen Differentiators sehen will. Doch sind z. B. hypoploide Weibchen auch für andere Intervalle praktisch nicht lebensfähig.

Ein endgültiger Beweis für die eine oder andere Theorie ist somit trotz der ausgedehnten Untersuchungen nicht erbracht. Doch erscheint ein abschließender Vergleich lohnend, da er die für die eine oder andere Theorie verbleibenden Möglichkeiten einengt und die Notwendigkeit zeigt, die Kritik GOLDSCHMIDT'S zumindest in einzelnen Punkten vorsichtig zu bewerten.

Ogleich GOLDSCHMIDT schlechthin DOBZHANSKY'S Ergebnisse an Intersexen als Beweismaterial nicht gelten läßt und diese, seiner Anschauung entsprechend, nicht weiter diskutiert, so greift er dennoch einige bestimmte Intersexe heraus, wenn er sie als hypotriploide Weibchen oder zumindest nicht als Intersexe ansieht. Diese Tiere fallen nach DOBZHANSKY unter den Intersectyp 6, extrem weiblich und manchmal fertil; sie besitzen Duplikationen der Intervalle y—1z, y—m und bb, cv—bb, v—bb und s—cr. GOLDSCHMIDT'S Annahmen bedingen gewisse Aussagen über die Lokalisation des weiblichen

Differentiators, die er auch macht: als geeignete Regionen kommen die Intervalle s—cr oder cv—1z in Frage, ungeeignet sind die Intervalle y—pn, v—m und r—bb. Die Annahme, daß diese Intervalle keinen Differentiator enthalten, konnte PATTERSON bestätigen. Zu GOLDSCHMIDT'S Kritik hat DOBZHANSKY auf das Fehlen einer geeigneten Deutung hingewiesen, daß die Intersexe in ihrer sexuellen Differenzierung so empfindlich sind. Es erscheint nicht gerechtfertigt, daß GOLDSCHMIDT — nur unter der Annahme modifizierender Einflüsse — ohne weiteres die Tatsache übergeht, daß innerhalb derselben Kulturen — unter weitgehend gleichen Bedingungen — Intersexe mit und ohne Duplikationen so stark abweichende Typen repräsentieren. Um nur ein solches Beispiel herauszugreifen, so erhielt DOBZHANSKY bei den Versuchen mit T—3- und T—7-Männchen jeweils vier verschiedene Gruppen von Intersexen. Von diesen besaß eine Gruppe (y, v, f) zwei mütterliche $X + 3 A$, eine zweite (Wild-Typus) ein mütterliches X und ein aus den kombinierten Fragmenten gebildetes väterliches $X + 3 A$. Der Mittelwert der ersten war 2,69, der zweiten 2,51. Wenn man diesen geringen Unterschied überhaupt gelten lassen will, kann man ihn auf modifizierende Einflüsse zurückführen. Wenn aber dann Intersexe mit denselben beiden mütterlichen X-Chromosomen und einem Fragment des gleichen väterlichen X-Chromosoms den Mittelwert 5,6 bei der y—rb-Duplikation (Gruppe 3) und 6,0 bei der cv—bb-Duplikation (Gruppe 4) besitzen, dürfte hier von modifizierenden Einflüssen (im Sinne GOLDSCHMIDT'S) nicht mehr die Rede sein. Die entsprechenden Zahlen bei den mit T—7-Männchen erzeugten Intersexen sind 2,63 und 2,62 gegen 5,31 und 6,0! Wenn hier tatsächlich modifizierende Einflüsse am Werk gewesen sind, warum wirken sie dann nur, wenn sie als Duplikationen ausreichend großer Teile des X-Chromosoms anwesend sind?

DOBZHANSKY stellte die additive Wirkung der Fragmente heraus, auf die GOLDSCHMIDT nicht eingegangen ist. Und in diesem Zusammenhang ist Dp. 100 interessant. Während GOLDSCHMIDT jene Intersexe vom Typ 6 zumindest nicht als Intersexe sondern als hypotriploide Weibchen anspricht bzw. bewertet, schweigt er dazu bei den Intersexen vom Typ 6 mit der Dp. 100. DOBZHANSKY beschreibt, daß diese Intersexe mit Dp. 100 teilweise fertil sind. Daß GOLDSCHMIDT nicht näher auf diese eingeht, ist interessant, da die in dieser Duplikation enthaltenen Loci einerseits nichts mit den Intervallen zu tun haben, die nach GOLDSCHMIDT Träger eines weiblichen

Differentiators sein können, sondern ausgerechnet noch die Intervalle $y-pn$ und $fu-bb$ umfassen, die GOLDSCHMIDT von den in Frage kommenden Intervallen ausgeschlossen hat. Und andererseits zeigen sie die additive Wirkung kleinerer Fragmente, da jedes dieser zwei für sich allein eine derartige Änderung im Intersexualitätsgrad nicht hervorzurufen vermag. PATTERSONS Arbeiten haben inzwischen gezeigt, daß auch die Intersexe der Klasse 6 mit einer Duplikation für $y-lz$ und $y-m$ in diesen Abschnitten keinen weiblichen Differentiator besitzen, obwohl GOLDSCHMIDT sie anscheinend als hypotriploide Weibchen betrachtet („yet they are certainly not to be classed as intersexes“¹). Sie schließen sich somit als weitere Fälle den Intersexen der Dp. 100 an. Erinnerung sei auch daran, daß in einer der noch verbleibenden drei Gruppen jener Intersexe, die das noch nicht geprüfte Intervall $13 A 2-13 A 6$ als Duplikation enthalten, mit der $v-bb$ -Duplikation DOBZHANSKY ein Intersex vom Typ 5 mit Sex-Kämmen an beiden Beinen fand, einem immerhin nicht gerade extrem weiblichen Geschlechtsmerkmal, wie man es bei Anwesenheit des Differentiators in der Duplikation erwarten sollte.

In den erstgenannten Fällen kann also der Intersexualitätsgrad sogar bis zur Fertilität verändert werden, trotzdem die Intersexe nur Duplikationen besitzen, die nachweislich keinen Differentiator enthalten; eine dieser Duplikationen ist außerdem ein Beispiel für die additive Wirkung zweier Fragmente, die jede für sich allein nur schwächere weibliche Tendenzen besitzen. Unter diesen Umständen die weibliche Tendenz der X -Chromosomen nur auf ein Gen (Differentiator) zurückführen zu wollen, erscheint mir nicht mehr ganz sinnvoll. Wir

¹ GOLDSCHMIDT 1935, S. 151.

müssen nach den experimentellen Befunden mit mindestens zwei Zentren für weiblich determinierende Faktoren am distalen ($y-pn$) und proximalen ($fu-cr$) Ende rechnen, die den an einen Differentiator im GOLDSCHMIDTSchen Sinne zu stellenden Anforderungen nicht genügen. Die Möglichkeit besteht, daß sich ein drittes Zentrum im Intervall $13 A 2-13 A 6$ befindet. Sie gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn das Nichtauftreten heteroploider Tiere mit einer Duplikation für dieses Intervall in einem ursächlichen Zusammenhang mit dem Vorhandensein eines weiblichen Zentrums von bedeutender Stärke steht. Die Frage nach der Beteiligung weiterer modifizierender Gene an der geschlechtlichen Differenzierung und ihrer mutmaßlichen Stärke bleibt offen. Es sei aber daran erinnert, daß bei Intersexen Anwesenheit eines Teils der Faktoren ausreicht, den Intersexualitätsgrad abzuändern.

Literatur.

DOBZHANSKY, TH., u. J. SCHULTZ: Evidence for multiple sex factors in the X -Chromosom of *Drosophila melanogaster*. Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. 17, 513—18 (1931).

DOBZHANSKY, TH., u. J. SCHULTZ: Sex in *Drosophila* and other organisms. Amer. Naturalist 68 (1934).

DOBZHANSKY, TH., u. J. SCHULTZ: The distribution of sex-factors in the X -Chromosom of *Drosophila melanogaster*. J. Genet. 28 (1934).

DOBZHANSKY, TH.: Some remarks on R. GOLDSCHMIDTS critique of the hypothesis of multiple sex genes. J. Genet. 31 (1935).

GOLDSCHMIDT, R.: Multiple sex-genes in *Drosophila*? — A critique. J. Genet. 31 (1935).

LEBEDEFF, G. A.: Genetics of Hermaphroditism in *Drosophila virilis*. Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. 20 (1934).

PUNNETT, R. C.: Single or multiple sex-factors? Amer. Naturalist 67 (1933).

PATTERSON, J. T., W. STONE u. S. BEDICHEK: Further studies on X -Chromosom balance in *Drosophila* Genetics 22 (1937).

PATTERSON, J. T.: Aberrant forms in *Drosophila* and sex differentiation. Amer. Naturalist 72 (1938).

Die amerikanischen Pflanzenpatente Nr. 156 bis 161.

Patent Nr. 156: „Rose“, angemeldet am 9. Januar 1935, erteilt am 3. Dezember 1935. ROY L. BYRUM, Richmond, Ind., übertragen an Joseph H. Hill Company, Richmond, Ind.

Durch die gleiche Kreuzung wie in den beiden vorstehenden Patenten entstand eine dritte Spielart mit abweichenden Eigenschaften.

Bei der hier beschriebenen Rose ist die Farbe der Knospe zuerst antimongelb (Ridgeway, Tafel XV) und wird beim weiteren Öffnen der Knospe allmählich heller. Die voll erblühte Rose

weist wenig Änderung in der Farbe auf. Sie ist von vollendeter kugelige Gestalt, und ihre Färbung kann als leichtes Bernsteingelb (Ridgeway, Tafel XVI) in verschiedenen, wenigstens drei Schattierungen bezeichnet werden, die von außen nach innen zu dunkler werden. Die äußeren Blütenblätter sind sehr hell, etwa hell lederfarben (Tafel XV), im Innern werden sie etwas dunkler als das oben erwähnte Antimongelb. Gespiegelte Mischung dieser Farben und Schattierungen verleiht der Blüte rötliche Töne. Die Blütenblätter sind besonders zart, wachsartig und knittern nicht