

Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an *Rhabditis nigrovenosa*.

Von

Th. Boveri.

(Vorgetragen in der Sitzung vom 26. Januar 1911.)

Mit 19 Figuren.

Vor zwei Jahren habe ich hier einige Tatsachen mitgeteilt, die es sehr wahrscheinlich machten, dass bei *Ascaris megalocephala* ein ähnlicher Dualismus der Spermatozoen besteht wie bei den Insekten. Durch weitere Untersuchungen an diesem und anderen Nematoden, welche zum Teil von mir selbst, zum grösseren Teil von Fräulein *Boring* und von den Herren *Gulick* und *Edwards* angestellt worden sind, konnten wir inzwischen jene Wahrscheinlichkeit zur Gewissheit erheben. Die Untersuchungen haben sich bisher auf *Heterakis vesicularis*, *H. dispar* und *H. inflexa*, auf *Strongylus paradoxus* und *Str. tenuis*, auf *Ascaris megalocephala*, *A. lumbricoides* und *A. felis* erstreckt. Überall konnten zweierlei Samenzellen nachgewiesen werden, von denen die einen ein Chromosoma oder eine Gruppe von Chromosomen mehr besitzen als die anderen¹⁾. Wie bei den Insekten kann es keinem Zweifel unterliegen, dass Eier, in welche Spermatozoen der ersten

¹⁾ *Ascaris megalocephala* macht insofern eine Ausnahme, als das X-Chromosoma sich nur in manchen Individuen nachweisen lässt; es scheint für gewöhnlich mit einem der grossen Chromosomen verschmolzen zu sein. Eine solche Assoziation des X-Chromosoma mit einem der somatischen Chromosomen scheint auch bei *Ascaris felis* vorzukommen, worüber Herr *Edwards* berichtet wird.

Art eindringen, zu Weibchen werden, während ein Spermatozoon der zweiten Art das Ei zum männlichen Geschlecht bestimmt.

War es nach diesen Befunden höchst wahrscheinlich geworden, dass Geschlechtschromosomen in der ganzen Nematodengruppe vorkommen, so erhob sich nun die Frage, wie sich die Chromatinverhältnisse in denjenigen Arten gestalten, bei denen Hermaphroditismus besteht.

Die am leichtesten zu beschaffende zwitterige Form ist die Lungengeneration der *Rhabditis nigrovenosa*. Bekanntlich werden in der Froschlunge nur Individuen von weiblichem Bau gefunden. *Leuckart* war der Meinung, dass sich die Eier dieser Tiere parthenogenetisch entwickeln. Auch nach meinen eigenen Untersuchungen kann ich nicht daran zweifeln, dass Parthenogenese vorkommt. Allein schon *Anton Schneider* hat in den Eiröhren der in der Froschlunge lebenden *Rhabditis*-Individuen Spermatozoen gefunden, und zwar entstehen, wie er weiterhin festgestellt hat, diese Spermatozoen in den „Eiröhren“ der jungen Individuen selbst. Nachdem die Spermatogenese abgelaufen ist, bilden sich nach *Schneider* im blinden Ende die Eier aus, die, an den Spermatozoen vorbeiwandernd, von ihnen befruchtet werden. Die entstehenden Embryonen gelangen, wie wir durch *Leuckart* wissen, von der Lunge in den Darm, halten sich oft in grossen Mengen in der Kloake auf und kommen schliesslich ins Freie. In feuchtem Schlamm entwickeln sie sich binnen kurzer Zeit zu der viel kleineren freilebenden Generation, die aus typischen Männchen und Weibchen besteht. Die Embryonen, die sich aus den befruchteten Eiern dieser Weibchen entwickeln, wandern, nach *Leuckart's* Feststellungen, wieder in die Lunge des Frosches ein, wo sie zu den hermaphroditen parasitischen Individuen heranwachsen.

Das Problem, das durch diesen Entwicklungszyklus aufgeworfen wird, ist klar. Wenn es bei den Nematoden zweierlei durch die Chromosomenzahl unterschiedene Spermatozoen gibt, von denen die einen das weibliche, die anderen das männliche Geschlecht bedingen, warum entstehen aus den befruchteten Eiern der freilebenden Generation von *Rhabditis nigrovenosa* nur Individuen von einem Typus? Und wie kann ein solches Individuum, das doch in allen seinen Zellen den gleichen von der Zygote überkommenen Chromatinbestand besitzen sollte, zu einem Zwitter werden, also sowohl Spermatozoen wie Eier liefern? Und endlich, wie können unter diesen Spermatozoen wieder zwei durch den Gehalt an Chromosomen unterschiedene

Typen vorkommen, was doch nötig wäre, um das Entstehen von Weibchen und Männchen in der freilebenden Generation zu erklären?

Diese Fragen waren es, die mich veranlassten, die Oo- und Spermatogenese von *Rhabditis* zu studieren, und wenn auch die Ergebnisse wegen der grossen Seltenheit einzelner Stadien und wegen anderer noch zu besprechender Umstände lückenhaft sind, bringen sie doch, wie ich glaube, in der Hauptsache Klarheit.

Ich überzeugte mich vor allem, dass die Spermatozoen, die sich in den Geschlechtsröhren der parasitischen Generation finden, in der Tat von zweierlei Art sind. Dank der bei *Rhabditis* wie bei anderen Nematoden bestehenden Eigentümlichkeit, dass sich noch in vielen fertigen Spermien die Chromosomen zählen lassen, war leicht festzustellen, dass es Spermatozoen mit sechs und solche mit fünf Chromosomen gibt. In den Keimbläschen der Oocyten und in den Richtungsspindeln habe ich ausnahmslos sechs Elemente gezählt. Es muss also befruchtete Eier mit zwölf und solche mit elf Chromosomen geben; aus den ersteren gehen ohne Zweifel die Weibchen, aus den letzteren die Männchen der freilebenden Generation hervor.

Demgemäss fand ich in den Oocyten I. O. dieser Weibchen ohne Ausnahme wieder sechs Tetraden. In den Spermatocyten I. O. der freilebenden Männchen dagegen gibt es, wie nach einer diploiden Zahl von elf Chromosomen nicht anders zu erwarten ist, nur fünf bivalente Elemente und neben ihnen ein univalentes. Dieser Zustand wird durch den optischen Schnitt der Fig. 1 illustriert, auf dem von den fünf Tetraden nur zwei zu sehen sind, zwischen ihnen das durch schwarze Farbe ausgezeichnete, mit einem deutlichen Längsspalt versehene X-Chromosoma. Die Konfiguration entspricht genau derjenigen, welche Herr *A. Gulick* demnächst für *Heterakis vesicularis* beschreiben wird. Das X-Chromosoma geht ungeteilt in die eine Spermatocyte II. O. über, um erst bei deren Teilung auf die beiden Tochterzellen zerlegt zu werden. Es entstehen also auch hier zweierlei Spermatozoen, solche mit sechs und solche mit fünf Chromosomen; und diese Zahlen sind auch manchmal noch in den fertigen Spermien nachzuweisen.



Fig. 1.

So weit entspricht der Verlauf den bei anderen Nematoden konstatierten Verhältnissen; nun kommt der erste schwierige Punkt: warum entstehen, wenn männchen- und weibchenbestimmende Spermatozoen vorhanden sind, nicht auch aus den Zygoten der freilebenden Generation wieder Männchen und Weibchen, sondern nur Tiere

von weiblicher Organisation? Ich vermag mir diese Tatsache nur durch die Annahme zu erklären, dass die Spermatozoen mit fünf Chromosomen zur Befruchtung unfähig sind. Freilich wird sich dafür kaum ein direkter Beweis erbringen lassen. Denn nach meinen Beobachtungen tragen die Fünferspermatozoen kein Anzeichen von Degeneration zur Schau; auch werden sie, wie die anderen, bei der Begattung in die weiblichen Organe übergeführt. Allein da die vielen von mir geprüften Individuen der Lungen-Generation die diploide Chromosomenzahl zwölf und niemals elf aufwiesen, wird man, nach allen unseren sonstigen Erfahrungen über die Fortführung einmal gegebener Chromosomenzahlen, keinen anderen Schluss ziehen können, als dass auch die Zygoten, aus denen die Lungengeneration entsteht, stets zwölf Chromosomen besitzen, dass also in die Eier mit ihren sechs Chromosomen nur Spermien mit gleichfalls sechs Chromosomen eindringen können¹⁾.

Dieser Schluss erhält durch die Analogie mit den Verhältnissen der Aphiden eine wesentliche Stütze. Bei diesen Insekten entstehen aus den befruchteten Eiern gleichfalls nur Tiere von einem Typus: hier reine Weibchen, die sich parthenogenetisch fortpflanzen. Für diesen Fall nun wissen wir durch die gleichzeitigen Untersuchungen *Morgan's* und *von Baehr's* mit voller Sicherheit, dass die Entstehung von bloss weiblichen Individuen darin ihren Grund hat, dass lediglich Spermatozoen, die das X-Chromosoma besitzen, zur Befruchtung gelangen. Der Unterschied gegenüber dem für *Rhabditis* vorausgesetzten Verhalten wäre nur der, dass der Defekt, der die männchen-erzeugenden Spermatozoen von der Befruchtung ausschliesst, bei den Aphiden so weit gesteigert worden ist, dass schon die Spermatocyten II. O., aus denen diese Spermatozoen hervorgehen sollten, zugrunde gehen.

Die Bestimmung der diploiden Chromosomenzahl zwölf in den Individuen der Lungen-Generation, gelingt sehr leicht in den Zellen der blinden Eiröhren-Enden. Zwei Kerne solcher Zellen, die als Oogonien anzusprechen sind, habe ich in Fig. 2 und 3 wiedergegeben. Man zählt hier, wie in allen diesen Kernen, zwölf Chromosomen, wobei sich fast überall zwei dieser Elemente von den übrigen zehn deutlich unterscheiden. Sie sind kleiner und kompakter

¹⁾ In dem einzigen Fall, wo ich in einer Zygote der freilebenden Generation die Chromosomen der beiden Vorkerne zählen konnte, waren es in jedem Kern sechs.

als die anderen und sitzen, meist in opponierter Stellung, dem grossen blassen Nukleolus auf, während die übrigen regellos im Kernraum zerstreut sind.

Aus dieser Zahl zwölf leitet sich die später in allen Eiern zu findende haploide Chromosomenzahl sechs ohne weiteres ab. Nun aber kommt der zweite einer Erklärung bedürftige Punkt: wie können aus der diploiden Zahl zwölf neben Spermien mit sechs auch solche mit fünf Chromosomen entstehen, welche beiden Arten wir oben als wirklich vorhanden konstatiert haben? Die Schwierigkeit, sich einen Vorgang zu konstruieren, der dies bewerkstelligen könnte, schien mir so gross, dass ich mich lange Zeit gegen die Anerkennung jener alten Angaben über die zwitterige Natur der Lungengeneration sträubte. Ich hoffte immer noch, Männchen zu entdecken, von denen die in den Eiröhren gefundenen Spermatozoen stammen

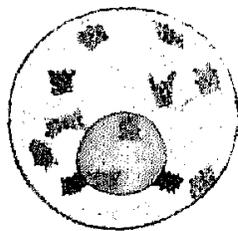


Fig. 2.



Fig. 3.

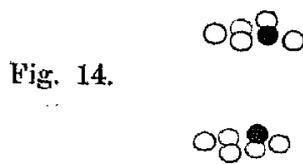
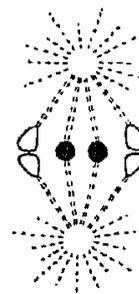
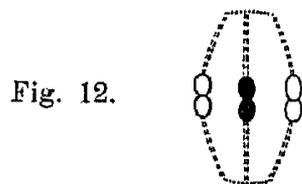
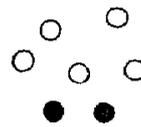
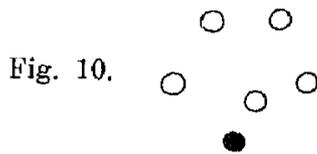
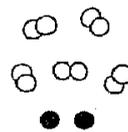
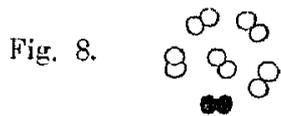
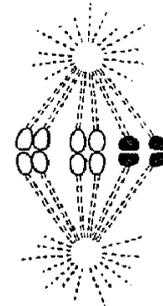
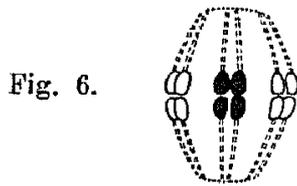
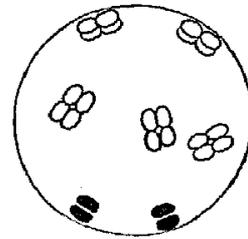
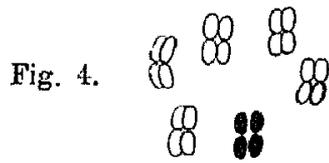
könnten. Denn selbst die Tatsache, dass die letzten Teilungen der Spermatogenese in den Eiröhren ablaufen, wäre ja leicht durch die Annahme zu erklären, dass die begattenden Männchen Spermatozyten oder gar Spermato gonien auf die Weibchen übertragen.

Allein nicht nur waren meine Bemühungen, solche Männchen zu finden, ebenso erfolglos wie diejenigen aller meiner Vorgänger, sondern, als ich genügend junge Lungenwürmer antraf, in denen die Spermatogenese noch im Gang war, mussten meine Zweifel an der Richtigkeit der Beobachtungen *Schneider's* alsbald schwinden.

Das früheste Stadium, das ich als sicher der Spermatogenese angehörig feststellen konnte, ist das der Spermatozyten I. O. Sie unterscheiden sich von den Oocyten einmal durch ihre Kleinheit, ausserdem aber, und dies ist der für unsere Betrachtung wichtigste Punkt, durch die Anordnung ihres Chromatins. Während alle Oocyten sechs bivalente Elemente aufweisen (in Fig. 4 sind die sechs Tetraden einer I. Richtungsspindel abgebildet), finden sich in den Spermatozyten I. O. neben fünf bivalenten zwei univalente Elemente

Oogenese

Spermatogenese



(Fig. 5). Der Chromatinbestand ist also, wie wir es ja von Zellen, die von der gleichen Zygote stammen, erwarten müssen, hier und dort im Grund der gleiche; nur ist in der Spermatogenese zwischen zwei Chromosomen die Paarung unterblieben. Diesen Zustand der Spermatocyten I. O. habe ich so oft und in so vielen verschiedenen Individuen gesehen, dass er ohne Zweifel als der typische anzusehen ist¹⁾.

Die beiden Chromosomen, die sich nicht paaren und die wir mit *E. B. Wilson* als „X-Chromosomen“ bezeichnen dürfen, sind sicherlich zwei bestimmte; sie entsprechen ohne Zweifel denjenigen, die sich in den Oogonien des blinden Eiröhrenendes durch ihre Konzentration und durch ihre Beziehung zum Nukleolus so klar von den übrigen unterscheiden (Fig. 2 und 3). Auch in ganz jungen Spermatocyten I. O., in denen die anderen Chromosomen schon gepaart oder in der Paarung begriffen waren, konnte ich diese Beziehung der beiden X-Chromosomen zum Nukleolus noch nachweisen. Indem dieser Körper schliesslich dahinschwindet, werden die beiden Chromosomen isoliert.

In den älteren Spermatocyten I. O., wo sich die gewöhnlichen Chromosomen als Tetraden darstellen, zeigen die X-Chromosomen einen Längsspalt (Fig. 5).

Ich habe in den Figuren die X-Chromosomen durch schwarze Farbe von den anderen unterschieden, was für die Spermatogenese, wo sie als solche kenntlich sind, natürlich keinem Bedenken unterliegen kann. Wenn ich auch in den Bildern der Richtungsspindeln eine der sechs bivalenten Gruppen durch schwarze Farbe als X-Chromosomenpaar markiert habe, so bedarf dies einer Rechtfertigung; denn ich habe zwischen diesen sechs Elementen auf den gezeichneten Stadien weder in der Grösse, noch in ihrem sonstigen Verhalten einen Unterschied erkennen können. Allein nach den oben besprochenen Bildern von Oogonien (Fig. 2 und 3) steht fest, dass auch in den weiblichen Zellen zwei „X-Chromosomen“ zu den zehn übrigen in einem gewissen Gegensatz stehen. Und wenn später im Keimbläschen der ausgewachsenen Oocyten I. O. die sechs bivalenten Elemente sichtbar werden, wiederholt sich ein ähnlicher Zustand: eine von den sechs Tetraden ruht in sehr charakteristischer Weise dem Nuk-

¹⁾ In einem einzigen Individuum fand ich, neben der in Fig. 5 abgebildeten Anordnung, in einigen Spermatocyten-Kernen nur vier bivalente und dem entsprechend, neben ihnen vier univalente Stücke. Dies ist jedenfalls eine Abnormität.

leolus auf, während die anderen fünf ohne irgendwelche Regelmässigkeit im Kernraum zerstreut sind. Wenn sich dann der Nukleolus aufgelöst hat, ist diese „X-Tetrade“ von den anderen nicht mehr zu unterscheiden; aber eine von den sechs muss es eben sein. So wird es, um die Vergleichung der Bilder mit denen der Spermatogenese zu erleichtern, erlaubt sein, auch in der Oogenese zwei, in Fig. 4 bereits gepaarte, Elemente als X-Chromosomen durch schwarze Farbe herauszuheben.

Fig. 6 gibt in etwas schematisierter Weise einen optischen Längsschnitt der I. Richtungsspindel, wo von den sechs Tetraden nur drei getroffen sind, Fig. 7 einen entsprechenden optischen Schnitt durch die I. Spermatocytenspindel, der zwei von den fünf Tetraden und ausserdem die beiden selbständigen X-Chromosomen enthält. Die Art, wie diese Chromosomen in der Spindel orientiert sind, lässt schon erkennen, dass sie — im Gegensatz zu dem einzigen X-Chromosoma in der homologen Teilung der freilebenden Generation (Fig. 1) — bei der ersten Reifungsteilung halbiert werden, wogegen sich die Tetraden, ihrer Form nach zu urteilen, in der Verkittungslinie spalten.

Fig. 8 zeigt die eine Tochterplatte einer I. Richtungsspindel in polarer Ansicht; man erblickt sechs gleiche Diaden, von denen in der Figur eine als die X-Chromosomen-Diade charakterisiert ist. In Fig. 9 ist eine entsprechende Tochterplatte der I. Spermatocytenteilung wiedergegeben; der Unterschied gegenüber Fig. 8 liegt in der Selbständigkeit der beiden X-Chromosomen.

Die zwei folgenden Bilder (Fig. 10 und 11 stellen in polarer Ansicht Äquatorialplatten der II. Reifungsteilung dar, Fig. 10 von einer Oocyte II. O. (II. Richtungsspindel), Fig. 11 von einer Spermatocyte II. O. Wir haben es mit den gleichen Elementen zu tun, wie in Fig. 8 und 9, nur dass die Doppelemente sich inzwischen so gedreht haben, dass ihre beiden Hälften sich decken.

Zur Ergänzung dienen die wieder etwas schematisierten optischen Längsschnitte der gleichen Stadien (Fig. 12 und 13). Der X-Chromosomen-Diade der Oocyte II. O. (Fig. 12) stehen in der Spermatocyte II. O. (Fig. 13) zwei einfache Elemente gegenüber. Nicht immer finden sich, wie in Fig. 13, die X-Chromosomen im Innern der Äquatorialplatte, sondern sie können auch deren Rand bilden. Da ihre Teilung schon bei der I. Reifungsteilung vollzogen worden ist, spalten sie sich nun nicht mehr, sondern bleiben, während die Diaden-Hälften auseinanderrücken, noch längere Zeit im Äquator

liegen. Auf diesem Stadium sind die Bilder der weiblichen und männlichen Reifungsteilungen am auffallendsten verschieden, wie Fig. 14 und 15 lehren, von denen die erste die beiden Tochterplatten einer II. Richtungsspindel, die andere ein entsprechendes Stadium der II. Spermatocytenspindel darbietet. Dort sehen wir zwei Gruppen von je sechs Elementen; hier enthalten die Tochterplatten nur je fünf Elemente; die beiden X-Chromosomen dagegen liegen noch immer ungefähr im Äquator, augenscheinlich durch den Zug sich beiderseits anheftender Fasern etwas in die Länge gezogen.

Ich vermute, dass sie nun, wie dies ja auch für das in Einzahl vorhandene X-Chromosoma bei manchen Insekten angegeben wird, nach Zufall auf die beiden Tochterzellen verteilt werden. Es gäbe sonach zwei Verteilungsmöglichkeiten: entweder gelangen beide X-Chro-

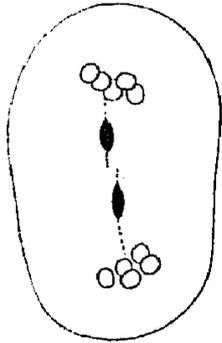


Fig. 16.

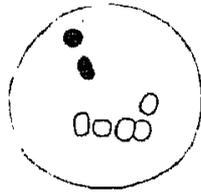


Fig. 17.

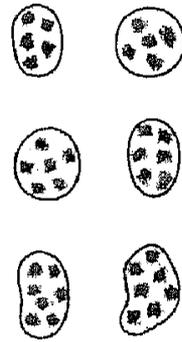


Fig. 18.

mosomen in die gleiche Spermatide, oder das eine hierhin, das andere dorthin. Den zweiten Modus habe ich beobachtet (Fig. 16), den ersten nicht. Es waren diese Stadien der II. Reifungsteilung in meinem Material äusserst spärlich vertreten, und bei der Kleinheit der Elemente erhält man selten ganz klare Bilder. Nachdem ich die Resultate erlangt hatte, die ich hier mitteile, habe ich noch über hundert Frösche speziell dieser Frage geopfert; es gelang mir aber überhaupt nicht mehr, die fraglichen Stadien zu Gesicht zu bekommen.

Das einzige Bild, das ich so deute, dass beide X-Chromosomen in die eine Spermatide übergegangen sind, ist das der Fig. 17. Doch konnte ich die zugehörige Schwester-Spermatide, welche fünf Chromosomen enthalten müsste, nicht auffinden.

Nichtsdestoweniger scheint mir die Annahme begründet, dass auch diese zweite Verteilungsmöglichkeit ein regelmässiges Vorkommnis darstellt, und zwar deshalb, weil ich in jungen Spermatidenkernen

neben den Zahlen fünf und sechs auch die Zahl sieben mit aller Sicherheit nachweisen konnte. In Fig. 18 sind einige solche Kerne abgebildet; man zählt in den beiden oberen fünf Chromosomen, in den mittleren sechs, in den unteren sieben. Die Zahlen sechs ergeben sich aus dem Verteilungsmodus der Fig. 16, die Zahlen fünf und sieben aus dem supponierten zweiten Modus.

Damit wären also in der Tat die Zahlen sechs und fünf, wie wir sie oben in den fertigen Spermatozoen der hermaphroditen

Generation konstatiert haben, wieder erreicht; daneben aber gibt es nun auch Spermatisden mit sieben Chromosomen.

Fertige Spermatozoen mit dieser Zahl habe ich nie gesehen; es ist auch, wenn man so sagen darf, in dem Entwicklungs-Zyklus unseres Wurms kein Platz für sie. Was aber soll aus den Spermatisden mit sieben Chromosomen werden? Das Einzige, was ich darüber sagen kann, ist dieses, dass man nicht selten einen grossen Teil der Spermatisden in Degeneration findet. Dies wird durch Fig. 19 illustriert, die einen optischen Längsschnitt durch die Geschlechtsröhre darstellt an der Stelle, wo vor kurzem die Spermatisden gebildet worden sind; rechts oben ist eine verspätete Spermatocyte II. O. zu sehen. Die Spermatisden-

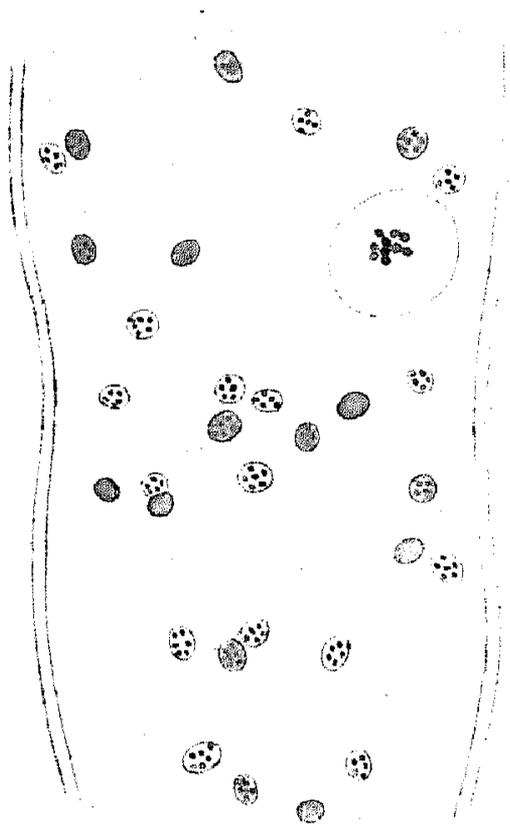


Fig. 19.

kerne bieten den Zustand dar, der in Fig. 18 bei stärkerer Vergrößerung wiedergegeben ist; zwischen ihnen zeigen sich in verschiedenen Abstufungen degenerierende Kerne, deren Natur als Spermatisden-Kerne nicht zu bezweifeln ist. Ob diese degenerierenden Kerne nun gerade diejenigen mit sieben Chromosomen sind, kann ich freilich nicht sagen; denn so lange man die Chromosomen zählen kann, weiss man nicht, ob gerade dieser Kern degenerieren wird; und wenn einmal über die Degeneration kein Zweifel mehr sein kann, lassen sich die Chromosomen nicht mehr zählen. Allein der Umstand, dass zuerst Spermatisden

mit sieben Chromosomen da sind, dass fertige Spermien mit dieser Zahl mir nie vorgekommen sind und dass in der Zwischenperiode viele Spermatiden degenerieren, lässt den Schluss, dass die dem Untergang verfallenden gerade die siebenzähligen sind, wohl berechtigt erscheinen.

Es sei hier noch eine andere, freilich ebenso fragmentarische Beobachtung erwähnt, welche mit der Herstellung fünfzähliger Spermatiden in Beziehung stehen könnte. Ich habe in einer Eiröhre zwei noch zusammenhängende Spermatiden mit nicht genau feststellbarer Chromosomenzahl gesehen, an deren schmaler Verbindungsbrücke ein scheinbar in Abschnürung begriffenes Plasmatröpfchen aufsass, das zwei intensiv färbare Kügelchen (Chromosomen?) enthielt. Es ist klar, dass auch dies ein Modus sein könnte, durch den, zum Zweck der Bildung fünfzähliger Spermien, die beiden X-Chromosomen beseitigt werden könnten. Freilich bliebe hierbei rätselhaft, warum im einen Fall die X-Chromosomen auf die beiden Spermatiden verteilt werden und weiterleben, im anderen Fall ausgestossen werden.

Wenn ich nun auch nach dem Gesagten die Entscheidung über diesen letzten Akt der Spermatogenese in suspenso lassen muss, erlaubt unser Fall, soweit er durch das Vorstehende aufgeklärt worden ist, doch einige nicht unwichtige Aussagen. Vor allem lehrt er, dass das Vorhandensein von „weiblichen“ und „männlichen“ Spermatozoen, die mit ihrem verschiedenen Chromatingehalt nur für eine strenge Scheidung der Geschlechter berechnet erscheinen, doch auch die Entstehung von hermaphroditen Individuen mit abermals weiblichen und männlichen Spermatozoen nicht ausschliesst.

Unser Fall liefert so in gewissem Sinn ein Gegenstück zu demjenigen von *Phylloxera*, wie er von *Morgan* beschrieben worden ist. Bei diesem Insekt handelt es sich zwar nicht darum, dass in einem weiblichen Individuum neben den Eiern direkt auch Spermatozoen entstehen, aber doch um etwas Analoges, nämlich darum, dass dieses Weibchen zu parthenogenetischer Entwicklung befähigte „männliche“ Eier hervorbringt, d. h. Eier mit einem Chromosomenbestand, der dem einer Zygote mit männlicher Chromosomenzahl entspricht. Und da auch bei *Phylloxera* die männliche Chromosomenzahl um eins geringer ist als die weibliche, so ist die dem Organismus gestellte Aufgabe eine ähnliche, wie bei der Erzeugung männlicher Spermatozoen in der hermaphroditen Form von *Rhabditis*: es muss ein Chromosoma entfernt werden. Dies geschieht, wie *Morgan* gezeigt hat, dadurch, dass der — in diesem Fall einzige — Richtungskörper

dieses aus dem Ei zu beseitigende Chromosoma in sich aufnimmt. Die Rolle, die hier dem Richtungskörper zufällt, würden bei Rhabditis wenn meine oben dargelegte Vermutung richtig ist, die Spermatiden mit sieben Chromosomen spielen, die nun, ebenso wie jener Richtungskörper, degenerieren.

Gänzlich ohne Antwort muss ich die Frage lassen, welches die Ursache ist, dass in den Zellen, die sich als Samenbildungszellen ausweisen, die Paarung der X-Chromosomen unterbleibt, worin überhaupt der primäre Unterschied zwischen den männlichen und weiblichen Keimzellen der hermaphroditen Generation besteht und wodurch er hervorgebracht wird. Ist es die Lage in der Eiröhre, welche von den ursprünglich gleichartigen Zellen die einen in die männliche, die anderen in die weibliche Bahn treibt? Oder hängt die Spermabildung vielleicht von der Jahreszeit ab? Oder findet schon in der jugendlichen Geschlechtsdrüse eine plasmatisch ungleiche Teilung statt, derart, dass in den Abkömmlingen der einen Tochterzelle später die Paarung der X-Chromosomen veranlasst wird, in denen der anderen nicht?

Bis jetzt habe ich keine Anhaltspunkte gefunden, um auf diese und andere sich anschliessende Fragen eine Antwort zu erreichen, halte es aber für wahrscheinlich, dass es gelingen wird, der Kausalität dieser Differenzierung näher zu kommen.

Wohl die wichtigste Betrachtung, zu der die mitgeteilten Tatsachen Veranlassung geben, ist die über die Funktion der X-Chromosomen. „Weiblich sein“ und „männlich sein“ bedeutet ja bei den meisten Organismen zweierlei: 1. eine bestimmte Art von Geschlechtszellen produzieren, 2. eine bestimmte Kombination von sogenannten sekundären Geschlechtscharakteren besitzen. Es war, soviel ich sehe, bisher keine Tatsache bekannt, die eine Bestimmung zugelassen hätte, auf welche Sexualeigenschaften des neuen Individuums der verschiedene Gehalt der Zygoten an X-Chromosomen wirkt. Die Verhältnisse bei Rhabditis scheinen hier einige Einsicht zu gewähren.

Wir dürfen wohl behaupten, dass in unserem Fall die Geschlechtschromosomen jedenfalls in erster Linie mit den sekundären Geschlechtsmerkmalen in Beziehung stehen. Befruchtete Eier mit einem X-Chromosomen ergeben die Organisation des Männchens, befruchtete Eier mit zwei X-Chromosomen die Organisation des Weibchens. Denn auch die hermaphrodite Generation, auf Zygoten mit zwei X-Chromosomen zurückgehend, ist ihrer Organisation nach rein weiblich.

Die Bestimmung der Fortpflanzungszellen dagegen zu weiblichen oder männlichen Sexualzellen ist durch die Ausstattung mit X-Chromosomen nicht unabänderlich bestimmt. Auch Zellen mit der weiblichen Zahl von X-Chromosomen können männliche Geschlechtszellen liefern, wie eben unsere Hermaphroditen gelehrt haben.

Diese Tatsache könnte vielleicht berufen sein, das ganze Problem der Geschlechtsbestimmung einheitlicher zu gestalten. Denn es erscheint nun durchaus nicht unwahrscheinlich, dass die Umstimmung der Geschlechtszellen, die in den Lungen-Individuen von *Rhabditis nigrovenosa* ohne einen äusseren Eingriff zustande kommt, in anderen Fällen durch künstliche Beeinflussung hervorgebracht werden könnte. Kurz gesagt: Geschlechtschromosomen und Abhängigkeit des Geschlechts von äusseren Faktoren brauchen sich nicht auszuschliessen.

Dabei dürfte überall, wo das weibliche Geschlecht das chromatinreichere ist, die Umstimmung weiblich vorgebildeter Zellen zu männlichen eher zu erwarten sein als das Umgekehrte. Denn es wird gewiss leichter ein Vorgang eintreten können, der ein überschüssiges Chromosoma beseitigt, als einer, der ein fehlendes ersetzt. Unter dieser Erwägung ist es gewiss beachtenswert, dass nicht nur bei den hermaphroditisch gewordenen Nematoden die Hermaphroditen weibliche Individuen sind, sondern dass auch für die zwitterigen Cirripedien und nach *Hescheler* (1900) auch für die zwitterigen Gastropoden die Anschauung begründet erscheint, dass dasjenige Geschlecht, an welches der hermaphroditische Zustand sich angeknüpft hat, der weibliche ist.

Nachtrag.

Nachdem dieser Aufsatz bereits gedruckt war, erhielt ich (24. März 1911) durch die Freundlichkeit des Herrn Kollegen *W. Schleip*, dessen vorläufige Mitteilung über den gleichen Gegenstand (Über die Chromatinverhältnisse bei *Angiostomum* (*Rhabdonema*) *nigrovenosum*. Ber. d. Naturf. Gesellsch. Freiburg i. B., Bd. 19, 1911), auf die ich hier noch mit einigen Worten eingehen will. Sowohl die Befunde *Schleip's* wie auch seine Schlussfolgerungen stehen mit den meinigen prinzipiell in erfreulicher Übereinstimmung; auch ergänzen sich die beiden Arbeiten in manchen Punkten. So liefern meine Beobachtungen den Nachweis eines einfachen X-Chromosoma in der Spermato-genese der freilebenden Generation, die *Schleip* nicht untersucht hat, und demonstrieren die Existenz von zwei spezifischen, als X-Chromo-

somen anzusprechenden Elementen in der Oogenese der Lungen-Generation. Wichtiger aber ist die Ergänzung, welche *Schleips* Arbeit zu der meinigen bringt, da gerade die Lücke, welche ich oben in betreff des Endverlaufs der Spermatogenese wegen Mangels dieser Stadien lassen musste, durch seine Beobachtungen ausgefüllt wird. Nach *Schleip* werden die beiden X-Chromosomen stets auf die beiden Spermatiden verteilt, entsprechend meiner Figur 16; aber nur das eine vereinigt sich mit der zugehörigen fünfzähligen Tochtergruppe, wogegen das der anderen Spermatide in der Nähe der Durchschnürrungsstelle liegen bleibt. Indem schliesslich jede Spermatide diesen Teil ihres Plasmaleibes als Restkörper abstösst, wird das hier gelegene X-Chromosoma der einen Schwesterspermatide entfernt. Es trifft also auf jedes sechszählige ein fünfzähliges Spermatozoon.

Es ist mir, trotz der Lücke, die mein Material an diesem Punkt aufweist, merkwürdig, dass ich von diesen Zuständen auch nicht eine Andeutung gesehen habe. Denn selbst in dem auf Seite 93 erwähnten Fall, wo an zwei noch verbundenen Spermatiden ein anscheinend in Abschnürung begriffenes Plasmaklumpchen zu sehen war, das man vielleicht dem *Schleip*'schen Restkörper vergleichen könnte, enthielt dieses Gebilde nicht ein Chromosoma, sondern zwei solche Körperchen. Auch müssten wohl, nach *Schleips* kurzer Mitteilung zu urteilen, auf dem Stadium meiner Fig. 19 (Seite 92) die Restkörper mit den ausgestossenen Chromosomen noch erhalten sein; es war aber hiervon keine Spur zu konstatieren. Endlich habe ich auch das von *Schleip* beschriebene Vorauseilen des einen X-Chromosoms vor dem anderen in den Spermatocyten I. O. niemals beobachtet, muss es sogar für mein Material in Abrede stellen. Nichtsdestoweniger hege ich durchaus keinen Zweifel an der Richtigkeit der *Schleip*'schen Beobachtungen; und die Frage wird nur die sein, inwieweit der Vorgang variabel ist und ob die von mir hypothetisch konstruierten Vorgänge vielleicht auf einer Kombination abnormer Zustände beruhen, die in den normalen Verlauf nicht hineingehören. Ich habe, nachdem dieser Aufsatz schon seit längerer Zeit abgeschlossen war, Ende Februar und Anfang März noch eine Anzahl von Individuen der Lungen-Generation untersucht und aus diesen Beobachtungen den Eindruck gewonnen, dass mit Eintritt des Winters die Spermatogenese zum Stillstand gelangt und nun degenerative Prozesse verschiedener Art einsetzen. Solche könnten vielleicht auch für einige der von mir im Herbst beobachteten Zustände verantwortlich zu machen sein.

Wie sich dies aber auch durch fernere Untersuchungen heraus-

stellen mag, jedenfalls lehren unsere beiderseitigen Befunde in voller Übereinstimmung, dass auch aus Zellen mit der weiblichen Zahl von X-Chromosomen zweierlei Spermatozoen, solche mit und solche ohne X-Chromosoma, hervorgehen können, und dass die Einleitung zu dieser Differenzierung im vorliegenden Fall darin besteht, dass sich die beiden X-Chromosomen nicht paaren.

Würzburg, 25. März 1911.

Literatur.

- Baehr, W. B. von*, 1908. Über die Bildung der Sexualzellen bei Aphididae. Zool. Anz. Bd. 33.
- Derselbe*, 1909. Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermato-genese von *Aphis saliceti*, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatin-verhältnisse. Arch. f. Zellforschung. Bd. 3.
- Boring, A. M.*, 1909. A small chromosome in *Ascaris megalocephala*. Arch. f. Zellforschung. Bd. 4.
- Boveri, Th.*, 1909. Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung. Sitz.-Ber. d. Phys.-med. Ges. Würzburg. Jahrg. 1909.
- Derselbe*, 1909. Über „Geschlechtschromosomen“ bei Nematoden. Arch. f. Zell-forschung. Bd. 4.
- Edwards, Ch. L.*, 1910a. The sex-determining chromosomes in *Ascaris*. Science.
- Derselbe*, 1910b. The idiochromosomes in *Ascaris megalocephala* and *Ascaris lumbricoides*. Arch. f. Zellforschung. Bd. 5.
- Heschler, K.*, 1900. Mollusca, in *A. Lang*: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere.
- Morgan, T. H.*, 1908. The production of two kinds of spermatozoa in Phylloxerans etc. Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med. Vol. 5.
- Derselbe*, 1909. A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids. Journ. Exp. Zool. Vol. 7.
- Schneider, A.*, 1860. Über eine Nematodenlarve und gewisse Verschiedenheiten in den Geschlechtsorganen der Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 10.
- Derselbe*, 1866. Monographie der Nematoden. Berlin.
- Wilson, E. B.*, 1905—1909. Studies on chromosomes. I—IV. Journ. Exp. Zool. Vol. 2, 3, 6.
- Derselbe*, 1910. The chromosomes in relation to the determination of sex. Science. Progress.