Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen I.

1. Untersuchungen über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere und des Geschlechts.

Von **Prof. Dr. Richard Goldschmidt** (München).

Mit Tafel I u. II und 23 Fig. im Text.

Inhalt:

	Seite
Einleitung	1
I. Kurze Übersicht der Resultate	3
II. Die gynandromorphen Weibchen von F_1	10
1. Die Flügel	11
2. Die Fühler	12
3. Das Abdomen	15
4. Die Flügelschuppen	18
5. Die äußeren Genitalien	18
6. Die Instinkte	26
7. Zusammenfassendes	28
III. Die gynandromorphen Männchen	30
IV. Begründung der Interpretation aus den Zuchtergebnissen	32
V. Allgemeine Schlußfolgerungen, besonders in bezug auf das Geschlechtsproblem	43

Die sekundären Geschlechtscharaktere und ihr, im Gegensatz zum Pflanzenreich, im Tierreich so häufiger Dimorphismus spielen in der neueren Literatur über das Problem der Geschlechtsbestimmung eine bedeutende Rolle. Denn die verschiedenen mendelistischen und nicht-mendelistischen Erklärungsversuche bedienen sich besonders gern des Verhaltens jener Charaktere zu ihren Zwecken: bald beweist das Auftreten der männlichen Charaktere beim Weibchen, daß dieses geschlechtlich heterozygot ist, bald wird der umgekehrte Schluß gezogen. Über die Bedeutung des Verhaltens der sekundären Geschlechtscharaktere für das Sexualitätsproblem kann man nun im wesentlichen auf doppelte Weise Aufschluß erhalten. Einmal auf dem indirekten Weg des Kastrations-, Transplantations- und Injektionsexperiments, das über die funktionellen Wechselbeziehungen zwischen Geschlecht

und sekundären Geschlechtscharakteren Aufschluß gibt. Solche Versuche haben bekanntlich in der Neuzeit hochinteressante Resultate gezeitigt, ich brauche nur die Namen OUDEMANS, MEISENHEIMER, HEGNER, KOPEC, SMITH, STEINACH zu nennen. Sie sind aber nach Lage der Versuchsanordnung nur imstande, über das physiologische und entwicklungsphysiologische Verhalten der sekundären Geschlechtscharaktere Aufschluß zu geben. An das Wesen des Geschlechtsproblems vermag jedoch nur der zweite Weg heranzukommen, das Vererbungsexperiment. Es dürfte nun wohl verschiedene Wege geben, im Vererbungsexperiment die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere zu analysieren. Der nächstliegende, den wir u. a. auch besprochen haben, ist der der Kreuzung sexual-dimorpher und nicht-dimorpher Formen. Ob er zu klaren Resultaten führen wird, vermag ich vor der Hand noch nicht zu sagen, weil mit diesen Versuchen teilweise die Schwierigkeit der Speziesbastarde verknüpft ist. Das gleiche gilt von einem ebenfalls eingeschlagenen Weg, der sich auf den intra-sexuellen Dimorphismus bezieht. Ich hoffe später über diese Versuche berichten zu können. Endlich der dritte Weg, der in der Tat zum Ziele führte, ist ein solcher, der sich wohl nicht leicht auf Grund theoretischer Erwägungen hätte finden lassen. Er wurde vielmehr auf Grund von Überlegungen eingeschlagen, die sich nachher als falsch erwiesen, und führte durch diesen Zufall auf den richtigen Versuch. Als ich bereits die entscheidenden Zuchten erhalten hatte, erfuhr ich wiederum zufällig aus E. STRANDS Bearbeitung des Genus *Lymantria* im SEITZschen Schmetterlingswerk sowie seiner lebenswürdigen Information, daß ein vortrefflicher Schmetterlingszüchter, der kürzlich verstorbene O. BRAKE in umfangreichen Zuchten der gleichen Art zu denselben Zuchtergebnissen gelangt ist, und darüber auch Mitteilungen veröffentlicht hat. Seine gewissenhafte Protokollführung und die Fortführung seiner Zuchten über 8 Generationen ermöglicht es erfreulicherweise, seine Ergebnisse wissenschaftlich zu verwerten. Da unsere Resultate, soweit die gleichen Versuche vorliegen, sich vollständig decken, stehe ich nicht an, auch seine weiteren Zuchten der späteren Generationen heranzuziehen und kann dies um so ruhiger tun, als ich durch das lebenswürdige Entgegenkommen seines Sohnes, Herrn Zahnarzt L. BRAKE in Dresden, in der Lage bin, das Originalmaterial selbst genau studieren, mit dem meinigen vergleichen und so der vererbungswissenschaftlichen Betrachtung zugänglich machen zu können. Ich hoffe auf dies Material noch einmal in anderem Zusammenhange zurückkommen zu können.

Die Objekte, um die es sich handelt, sind der Schwammspinner *Lymantria dispar* und seine japanische Varietät *japonica* (Taf. I Fig. 1—4). Die Systematik hat zwischen diesen beiden Formen eine Anzahl von Unterscheidungsmerkmalen aufgestellt, die bei STRAND nachzulesen sind. Es scheint aber, daß die meisten von ihnen nichts sind als geographische Fluktuationen. Während frisch importierte *japonica* sich durch ihre Größe, das gelbliche Weiß des Weibchens und das dunkle Braun des Männchens leicht von unserer *dispar* unterscheiden lassen, gehen alle diese Charaktere im Lauf der Kultur so zurück, daß eine Unterscheidung kaum mehr möglich ist. Auch unsere *dispar* ist ja eine Form, die besonders deutlich auf Ernährungs-, Temperatur usw.-Modifikationen reagiert, wie schon PICTET feststellte und ich auch bestätigen kann. Wie weit überhaupt konstante, mendelnde Faktoren die beiden geographischen Varietäten unterscheiden, wird erst aus meinen weiteren Zuchten hervorgehen. Bis jetzt scheint es mir, als ob nur Raupencharaktere — die Raupen sind in der Tat sehr verschieden — übrig blieben.

Der Schwammspinner diente nun schon bisher den Kastrations- und Transplantationsversuchen als Hauptobjekt wegen seines außerordentlichen Geschlechtsdimorphismus (*dispar* der Ungleiche). Die Differenzen der beiden Geschlechter ergeben sich deutlich aus den Abbildungen (Fig. 1—4). Sie seien hier nicht weiter aufgezählt, weil wir sie später ohnedies einzeln analysieren müssen. Wir werden dann auch erfahren, was alles zu dem Begriff der sekundären Geschlechtscharaktere gehört. Die folgenden Mitteilungen beziehen sich also alle auf Bastardierungen zwischen *dispar* und *japonica*¹⁾.

I. Kurze Übersicht der Resultate.

Der Einzelbesprechung der Versuche und ihrer Detailanalyse sei zunächst eine kurze Übersicht der Hauptergebnisse vorausgeschickt, die die Lektüre des weiteren erleichtern möge. Kreuzt man ein *japonica* ♀ $\times$ *dispar* ♂, so erhält man normale Bastard-♀♀ und ♂♂, die die Charaktere der Eltern gemischt zeigen, worauf in dieser Arbeit nicht

¹⁾ Es ist mir eine angenehme Pflicht, der K. Bayrischen Akademie der Wissenschaften und dem Direktor des Zoologischen Instituts, RICHARD HERTWIG, deren Liberalität es mir erlaubt, meine Vererbungsstudien in dem unumgänglich notwendigen breiten Umfang auszuführen, ferner Frä. MARIE FREIIN VON LÜTTGENDORF-LEINBURG für ihre selbstlose Hilfe bei der Besorgung meiner Kulturen von 1911, meinen herzlichen Dank auszusprechen.

weiter eingegangen werden soll. Aus der reziproken Kreuzung *dispar* ♀ $\times$ *japonica* ♂ schlüpfen aber in F_1 lauter Tiere, die auf den ersten Blick nur ♂♂ zu sein scheinen. Genauere Betrachtung zeigt aber, daß es wieder zur Hälfte ♀♀, zur anderen Hälfte ♂♂ sind. Während aber letztere normal sind, haben erstere sämtlich mehr oder weniger männlichen Habitus, sind gynandromorph. Wie die im folgenden zu gebende Einzelbeschreibung erweisen wird, sind es echte ♀♀, da sie ausschließlich Eierstöcke mit normalen und entwicklungsfähigen Eiern enthalten. Die sämtlichen sekundären Geschlechtscharaktere aber schwanken von einem nahezu rein männlichen bis zu einem überwiegend weiblichen Zustand mit merkwürdiger Mischung und häufiger Mosaikausbildung der Charaktere. Dies Resultat ist bei Verwendung von Freilandmaterial ein konstantes und erschien ebenso in BRAKES Zuchten, in meinen eigenen Kulturen, wie in einer Bastardzucht, die ich von einem Händler erwarb.

Die erstere Kreuzung *japonica* ♀ $\times$ *dispar* ♂ ergibt nun in F_2 neben den normalen ♂♂ in überwiegender Zahl normale ♀♀, aber auch Gynandromorphe. Wir werden später sehen, daß das Verhältnis 5 ♀ : 3 ♀ (wobei letzteres Zeichen gynandromorphe Weibchen bedeutet), ist. Auch aus der reziproken Kreuzung läßt sich F_2 erziehen, da manche der ♀♀, die nicht zu viel männliche Eigenschaften in den Begattungsorganen besitzen, befruchtungsfähig sind. In dieser F_2 -Generation tritt dann eine Spaltung ein, die etwa zur Hälfte wieder ♂♂, zur Hälfte ♀♀ liefert, von denen wieder eine Hälfte gynandromorph, eine Hälfte aber normal ist (wieder in Wirklichkeit $\frac{3}{8} : \frac{5}{8}$). Die beiden reziproken Kreuzungen ergeben also schematisch:

1. *Japonica* ♀ $\times$ *dispar* ♂
 F_1 normale ♀ und normale ♂
 F_2 $\frac{5}{8}$ normale ♀ : $\frac{3}{8}$ gynandromorphe ♀ : 1 normale ♂.
2. *Dispar* ♀ $\times$ *japonica* ♂
 F_1 gynandromorphe ♀ und normale ♂
 F_2 $\frac{5}{8}$ normale ♀ : $\frac{3}{8}$ gynandromorphe ♀ : 1 normale ♂♂.

Für die Interpretation dieses Resultats und aller weiterer Zuchten ist es nun von entscheidender Bedeutung, daß mir die Resultate der BRAKESchen Zuchten zu Gebote stehen. Die entscheidenden Gesichtspunkte ergeben sich nämlich daraus, daß dieser Züchter zufällig viele Jahre lang Inzuchtkulturen führte und diese immer wieder zur Bastardierung verwandte. Aus den dabei auftretenden merkwürdigen Verhältnissen konnte das wesentliche Erklärungsprinzip, das aus den

gewöhnlichen Kreuzungen niemals hätte abgeleitet werden können, deduziert werden, wie ich dies auch bereits in einer vorläufigen Mitteilung getan habe. Die betreffende entscheidende Tatsache ist die, daß in einer reinen *japonica*-Kultur durch dauernde Inzucht schließlich auch Gynandromorphismus der ♀ ♀ hervorgerufen wird. Da bei all diesen Kulturen aber nie andere als normale ♂ ♂ auftraten, so ergab sich notwendigerweise eine Erklärung, die beim ♀ beiderlei Faktoren für ♂ und ♀ sekundäre Geschlechtscharaktere postulierte, während das ♂ nur männliche benötigte. Eine solche Erklärung wurde denn auch in meiner vorläufigen Mitteilung durchgeführt. Wohl war es mir bekannt, daß in der Natur gelegentlich auch ♂ ♂ vorkommen, die auf den Flügeln Teile weiblicher Färbung zeigen. Ich glaubte aber bis auf weiteres dies nicht für die Interpretation mitverwerten zu sollen, da das Wesen dieser Erscheinung unbekannt ist. Nun haben sich aber doch noch Tatsachen ergeben, die die einfache Interpretation der vorläufigen Mitteilung als nicht genügend erscheinen lassen. Auch diese Tatsache ist wieder nur dem Zufall zu verdanken, der BRAKE immer wieder mit Inzuchtsmaterial arbeiten ließ, was ich oder ein anderer wegen der bei Schmetterlingen stets damit verbundenen physiologischen Nachteile sicher nicht getan haben würde. Und unter den Kulturen dieser Art traten im achten Zuchtjahr zuerst eine große Zahl wirklicher gynandromorpher ♂ ♂ auf, die mir sämtlich vorliegen. Damit ist eine Interpretation der Resultate gegeben, die zwar mit gleichen Prinzipien arbeitet, aber dadurch kompliziert wird, daß nunmehr in beiden Geschlechtern die Faktoren für beiderlei sekundäre Geschlechtscharaktere vorliegen. Es sei gleich voraus bemerkt, daß die Forscher, die neuerdings mit solchen Charakteren gearbeitet haben (DAVENPORT, DE MEIJERE) auch eine solche Annahme für wahrscheinlich halten: hier dürfte wohl zum erstenmal eine Analyse des Gesamtprozesses vorliegen.

Die Interpretation hat vor allem aus folgenden Tatsachen hervorzugehen: 1. wird normalerweise Geschlecht und sekundäre Geschlechtscharaktere gemeinsam vererbt. 2. Die gynandromorphen ♀ ♀ treten schon bei einfacher Bastardierung auf, wenn ein *japonica* ♂ benutzt wird; gynandromorphe ♂ ♂ dagegen werden in der Regel nie gebildet und erscheinen erst, wenn sich intensive Inzucht mit Bastardierung kombiniert. 3. Inzucht erzeugt auch in reinen Zuchten gynandromorphe Weibchen. 4. Die Gynandromorphen zeigen stets ein mehr oder minder fluktuierendes Gemisch der beiderlei Geschlechtscharaktere mit außerordentlicher Neigung zu Mosaikbildung. 5. F₂ gibt eine

Spaltung in bezug auf die sekundären Geschlechtscharaktere, so daß der für die Erscheinung des Gynandromorphismus entscheidende Faktor in beiden Geschlechtern heterozygot vorhanden sein muß.

Daraus ergibt sich nun die folgende Erklärung, die sowohl für die Geschlechtsbestimmung wie für die sekundären Geschlechtscharaktere an Hand der Tatsachen dann zu beweisen sein wird. Es sei gleich voraus bemerkt, daß wir später die scheinbar komplizierten Formeln auf die zytologischen Verhältnisse beziehen werden, wobei sie sich als etwas ganz einfaches erweisen. An der Geschlechtsvererbung sind insgesamt vier mendelnde Merkmalspaare beteiligt:

F (femina) der weibliche Geschlechtsbestimmer

f sein Fehlen

M (mas) der männliche Geschlechtsbestimmer

m sein Fehlen

G (γυνή) der Erbfaktor der weiblichen sekundären Geschlechtscharaktere

g sein Fehlen

A (άνήρ) der Erbfaktor der männlichen sekundären Geschlechtscharaktere

a sein Fehlen.

Es stehen nun die Faktoren F und M einerseits in einem epistatischen Verhältnis zueinander und ebenso G und A, derart, daß die männlichen Faktoren über die weiblichen epistatisch sind, eine höhere Wirkungs- oder Durchschlagskraft oder Potenz haben, also M epistatisch über F, A über G. Das quantitative Verhältnis müßte ein derartiges sein, daß zwei hypostatische Faktoren aber über einen epistatischen dominieren, also FF über M und GG über A. Wenn man annimmt — und wir werden die Berechtigung dazu wie zu der übrigen Formelaufstellung später beweisen — daß die Potenz dieser Faktoren quantitativ in supponierten Potenzeinheiten bestimmbar sei, so könnte also das Verhältnis in konkreten Zahlen etwa lauten $A = 60$ $G = 40$, somit überwiegt bei AG der männliche Faktor den weiblichen um 20 Einheiten, bei GGA aber umgekehrt die beiden weiblichen den männlichen um den gleichen Betrag. Die Formeln für die beiden Geschlechter sollen nunmehr lauten:

♀ FFMmGGaa

♂ FFMMGGAA.

Da Geschlecht und sekundäre Geschlechtscharaktere normalerweise gemeinsam vererbt werden, so muß für die beim ♀ heterozygoten Faktoren ein Abstoßungssystem angenommen werden ähnlich wie in

allen bekannten Fällen. Es muß derart sein, daß M und A und ebenso G und F wie ein Faktor vererbt werden (sie sind in einem Chromosom lokalisiert), so daß nun das ♀ nur zwei Arten von Gameten bilden kann, nämlich FMGA und FmGa. Das ♂ aber bildet nur Gameten FMGA. Daraus ergibt sich ohne weiteres das normale Verhältnis der Geschlechter bei der Fortpflanzung.

Diese Faktorenkonstitution muß nun der Form *japonica* ebenso zukommen wie *dispar*. Trotzdem muß aber eine Differenz vorhanden sein, die das verschiedene Verhalten bei den reziproken Kreuzungen erklärt. Sie ergibt sich aus einer Betrachtung des Verhältnisses von A zu G. A muß in beiden Fällen über G epistatisch sein, über eine gewisse größere Wirkungskraft oder Potenz verfügen: die relative Potenz von A : G wird bei beiden Formen wohl etwa die gleiche sein. Damit ist aber natürlich nicht gesagt, daß auch die absolute Potenz die gleiche ist. Wir können uns vielmehr vorstellen, daß die größere, kräftigere, intensiver gefärbte *japonica* auch in den dafür maßgebenden Faktoren einen höheren Potenzgrad aufweist. Wenn wir uns der gleichen angenommenen Potenzeinheiten bedienen, so könnte das A von *japonica* etwa 120 und das G 80 messen, also die gleiche Relation wie bei *dispar*, nämlich 12:8=6:4. Bei einer Kreuzung der beiden Rassen kämen dann die verschiedenartigen Faktoren zusammen, womit natürlich ein anderes epistatisches System als das normale gegeben wäre. Bezeichnen wir die hochpotenzierten Faktoren der *japonica* mit fetten Buchstaben, so könnte z. B. ein Bastardweibchen von der Formel

$$\text{FFMmGGaA}$$

gebildet werden. Da wir für den Faktor G den Wert 40 eingesetzt hatten, also $GG = 80$, für A aber 120, so hätten wir hier ein ♀ vor uns, in dem der Faktor für männliche sekundäre Geschlechtscharaktere überwiegt, also ein gynandromorphes ♀. Es ist klar, daß wenn dies Erklärungsprinzip richtig ist, sich aus den wirklichen Resultaten auch die relative Potenz der beteiligten Erbfaktoren berechnen lassen muß, wie später ausgeführt werden soll. Hier sei nur das Resultat für die normale Relation der beteiligten Faktoren gegeben. Es muß sein:

$$\begin{aligned} G &> G \\ \cdot A &> A \\ A &> G \\ A &> G \end{aligned}$$

Es ist nun natürlich anzunehmen, daß ein Minimum der Potenzdifferenzen existiert, bei dem ein Faktor noch dem anderen epistatisch ist, es könnte also z. B. A nur über G epistatisch sein, wenn die

Potentialdifferenz A—G mindestens 20 beträgt. 20 Potenzeinheiten wären in solchem Falle das epistatische Minimum. Ist es vorhanden oder übertroffen, so haben wir Individuen mit normalen Geschlechtscharakteren, ist es untertroffen, so haben wir Gynandromorphe, deren Maß in der Ausbildung der entgegengesetzten Charaktere von dem Maße abhängt, in dem das Minimum unterschritten wird. Die mitzuteilenden Resultate beweisen, daß die relative Größe dieses epistatischen Minimums e sich ergibt aus folgenden Ausdrücken:

$$\begin{aligned} 2 A - 2 G &> e \\ 2 G - A &> e \\ 2 G - A &> e \\ 2 G - A &< e \\ (G + G) - A &< e \end{aligned}$$

Es müssen somit die bei normalen Kreuzungen auftretenden Kombinationen der 4 Faktoren G, A, G, A, im weiblichen Geschlecht folgendes ergeben:

$$\begin{aligned} GG Aa &= \text{normales } \text{♀} \\ GG Aa &= \text{normales } \text{♀} \\ GG Aa &= \text{gynandromorphes } \text{♀} \\ GG Aa &= \text{normales } \text{♀} \\ GG Aa &= \text{gynandromorphes } \text{♀} \\ GG Aa &= \text{normales } \text{♀} \\ GG Aa &= \text{gynandromorphes } \text{♀} \\ GG Aa &= \text{normales } \text{♀} \end{aligned}$$

Für das ♂ ergibt sich aber als die am meisten unnormale Kombination die Formel GGAA. Da aber normalerweise bei den Kreuzungen die ♂♂ nicht gynandromorph werden, so muß A immer noch stärker als G sein.

Diese auf den ersten Blick vielleicht ungewöhnlich erscheinenden Annahmen — man hat ja mit dem Potenzbegriff im Mendelismus noch sehr wenig operiert — lassen sich nun denkbar exakt beweisen, und zwar aus den Zuchten BRAKES, die die Wirkung der Inzucht mit der Bastardierung kombinierten. Wir hörten schon, daß BRAKE durch lange Inzucht, die ja bei Schmetterlingen stets sehr schädlich ist, auch in reinen *japonica*-Kulturen gynandromorphe ♀ in steigendem Maße erhielt. Beruht deren Auftreten aber auf einer Verschiebung der relativen Potenz von A:G unter Überschreitung des epistatischen Minimums, so besagt das, daß die Inzucht die Potenz der beteiligten Faktoren herabsetzt, und zwar G stärker wie A.

Eine einfache variationsstatistische Überlegung nun, die im speziellen Teil ausgeführt wird, zeigt, daß unter diesen Umständen und

falls unser Erklärungsprinzip richtig ist, die mit Inzuchtmännchen von *japonica* ausgeführten Kreuzungen in jeder weiteren Generation den Gynandromorphismus immer mehr zur reinen Weiblichkeit hin verschieben muß. Es werden also zunächst neben den gynandromorphen ♀ ♀ normale Stücke erscheinen, deren Zahl weiterhin unter Abnahme des Maßes des Gynandromorphismus zunehmen und schließlich aus der gleichen Kreuzung nur noch normale ♀ ♀ hervorgehen müssen. Es muß das paradoxe Resultat auftreten, daß je schwächer die den Gynandromorphismus verursachenden ♂ ♂ werden, um so mehr normale ♀ ♀ erzeugt werden!

Und dies Resultat wurde auch tatsächlich erhalten! Damit wird aber auch die Möglichkeit gegeben, unter Umständen gynandromorphe ♂ ♂ zu erhalten. Die Männchenformel, deren Verhältnis maximal zu Ungunsten des Faktors A ist, lautet ja GGAA. Sie bedingt aber wegen der relativen Hochwertigkeit von A immer noch normale ♂ ♂. Könnte aber eine Kombination erzielt werden, bei der normal starke GG mit durch Inzucht geschwächten AA zusammentreffen, so müßten auch die ♂ ♂ schließlich anfangen, gynandromorph zu werden, und das trat bei BRAKE in der Tat im 8. Zuchtjahre auf!

Es bleibt nun nur noch für die elementaren Resultate der beiden reziproken Kreuzungen die Anwendbarkeit der so gewonnenen Formeln zu zeigen, alle Einzelheiten werden dann in den späteren Kapiteln gegeben.

Lymantria dispar

♀	♂
FFMmGGaa	FFMMGGAA

Lymantria d. japonica

FFMmGGaa × FFMMGGAA

I. *Japonica* ♀ × *dispar* ♂

FFMmGGaa × FFMMGGAA

Gameten: FMGA × FMGA

FmGa

F₁: FFMMGGAA × FFMmGGaa

normale ♂ normale ♀

GG ist natürlich über A epistatisch, die ♀ ♀ sind normal.

2. $F_1 \text{ ♀} \times F_1 \text{ ♂}$ FFMmGGaa $\times$ FFMMGGAA

Gameten: FMGA $\times$ FMGA
 FMGA $\times$ FMGA
 FmGa $\times$ FMGA
 FmGa $\times$ FMGA

Kombinationen: 1. FMGA 2. FMGA 3. FMGA 4. FMGA
 FMGA FMGA FMGA FMGA } ♂
 5. FMGA 6. FMGA 7. FMGA 8. FMGA
 FMGA FMGA FMGA FMGA }
 9. FmGa 10. FmGa 11. FmGa 12. FmGa }
 FMGA FMGA FMGA FMGA }
 13. FmGa 14. FmGa 15. FmGa 16. FmGa } ♀
 FMGA FMGA FMGA FMGA }

Von den Weibchen müssen alle normal sein, bei denen A vorhanden ist und von denen mit A die, bei denen GG ihm gegenübersteht, gynandromorph aber müssen diejenigen sein, bei denen A entweder GG oder GG gegenübersteht, das sind Nr. 9, 11, 15. Es entstehen somit in F_2 $\frac{5}{8}$ Gynandromorphe zu $\frac{3}{8}$ normalen ♀ ♀.

3. *Dispar* ♀ $\times$ *japonica* ♂FFMmGGaa $\times$ FFMMGGAA

Gameten: FMGA $\times$ FMGA
 FmGa

F_1 : FFMmGGAA und FFMmGGaa
 normale ♂ gynandromorphe ♀

4. $F_1 \text{ ♀} \times F_1 \text{ ♂}$

Gameten: FMGA $\times$ FMGA
 FMGA $\times$ FMGA
 FmGa $\times$ FMGA
 FmGa $\times$ FMGA

Kombinationen: Die 8 männlichen Kombinationen geben wieder nur normale ♂ ♂. Von den 8 weiblichen geben wieder alle 4, die Aa bekommen normale ♀ ♀. Von den 4 mit Aa gibt nur die Kombination GGaa normale ♀ ♀, die 3 anderen aber Gynandromorphe, so daß also wieder $\frac{3}{8}$ normale und $\frac{5}{8}$ gynandromorphe ♀ ♀ entstehen.

II. Die gynandromorphen Weibchen von F_1 .

Wir gehen nun dazu über, den Bau der Gynandromorphen zu betrachten und das Verhalten der einzelnen sekundären Geschlechts-

charaktere zu analysieren. Es sei nochmals betont, daß alle Gynandromorphe echte Weibchen sind. Sie enthalten nie etwas von Hoden, dagegen stets wohl entwickelte Ovarien. Deren Ausbildungsgrad schwankt nun allerdings beträchtlich und zwar rührt dies daher, daß der Hinterleib der Tiere von dem schmalen männlichen Habitus bis zu dem dicken weiblichen Leib fluktuiert. Die Eierstöcke, die sich ja, wie bekannt, ganz unabhängig von den sekundären Geschlechtscharakteren entwickeln, sind daher mehr oder weniger eingeengt und davon hängt ihre Ausbildung ab. Im günstigsten Fall sind sie völlig normal und enthalten ebensoviel reife Eier, wie ein normales Weibchen; meist enthalten sie eine mehr oder minder große Zahl von solchen, bis zu einigen wenigen herab und im ungünstigsten Fall sind die Eier in den Eiröhren so eng zusammengepreßt, daß sie sich nicht fertig entwickeln können. Unter den vielen Tieren, die seziert wurden, fanden sich aber niemals solche ohne normale, wenn auch nicht immer fertig entwickelte, Eierstöcke. Betrachten wir nun im einzelnen die sekundären Geschlechtscharaktere.

1. Die Flügel.

Im normalen Tier unterscheiden sich die Geschlechter in folgenden Charakteren der Flügel. Die Färbung ist beim ♀ weiß bis weißlich-gelb mit dunklen Zackenbinden (Fig. 2, 4) beim ♂ grau, graubraun bis zum tiefen braun der *japonica* (Fig. 1, 3). Die Zeichnung besteht beim ♂ aus 6 Zackenbinden, beim ♀ aus nur 5, indem die zweite des ♂ fehlt. Die Form der Flügel ist beim ♀ gestreckt, beim ♂ gedrungener. Die Flügelgröße (Spannweite) ist beim ♀ im Durchschnitt $1\frac{1}{2}$ mal so groß als beim ♂.

In allen diesen Charakteren nehmen nun die Gynandromorphen im großen ganzen eine Mittelstellung ein und zwar überwiegt bald mehr das weibliche, bald mehr das männliche Verhalten, letzteres aber häufiger. Die Spannweite ist immer geringer wie bei ♀ und nähert sich häufig der des ♂; die Form ist nur selten gestreckt-weiblich, meist gedungen, oft nicht weniger als beim ♂. Die Zeichnung steht ebenfalls in der Mitte, doch ist hier das Fehlen der männlichen 2. Binde häufiger als ihr Vorhandensein. Ähnlich verhält sich auch die Grundfarbe der Flügel. Sie ist niemals weiß, so daß man auf den ersten Blick stets glaubt, daß einer solchen Kultur nur ♂♂ entschlüpfen. Im günstigsten Fall ist sie grau und spielt von da fluktuierend zu einem Braun, das dem des *japonica*-♂ nicht viel nachsteht (Fig. 5—14). Besonders bemerkenswert ist, daß die Färbung eine

ganz besondere Neigung zu Mosaikbildung hat. Genau betrachtet liegt eigentlich fast immer ein Mosaik aus weiblich und männlich gefärbten Stellen vor. Es ist nur meist so verteilt, daß in brauner Grundfärbung feine weiße Stellen parallel zu der Richtung der Flügellängsachse angeordnet sind. Bei genügender Feinheit zeigt sich diese Anordnung nur unter der Lupe, ist oftmals aber auch so stark ausgebildet, daß sie auf den ersten Blick hervortritt. Die Figg. 8, 11, 12 illustrieren solches Verhalten. Es sei bereits hier auf die Wichtigkeit dieser Mosaikbildung hingewiesen, die uns in allen Organen begegnen wird. Es wird sich dabei ganz allgemein zeigen, daß alle Charaktere, die quantitativer Natur sind, wie Länge oder Form sich zu einem mittleren Zustand addieren, solche aber die qualitativ sind, wie Farbe und Struktur sich entweder gegenseitig anschließen oder ein Mosaik ergeben, was für die Interpretation nicht unwesentlich ist. Eine statistische Betrachtung dieser Fluktuation wird erst in anderem Zusammenhang erfolgen.

2. Die Fühler.

Beim normalen Tier unterscheiden sich die Fühler der Geschlechter auf den ersten Blick dadurch, daß sie beim ♀ fadenförmig, beim ♂ lang gekämmt sind. Die genauere Betrachtung ergibt das in Fig. A dargestellte. Der Schaft des männlichen Fühlers (*a*) ist etwa doppelt so dick als der des weiblichen (*c*) und besteht dementsprechend aus viel breiteren Gliedern. Die von ihm abgehenden Seitenäste sind beim ♀ sehr kurz, so daß die Fühler fadenförmig erscheinen. Beim ♂ sind sie dagegen etwa achtmal so lang, so daß wir in der Abbildung nur ihre Basis zeichnen konnten. Diese Fiedern sind beim ♀ mit wenigen kurzen Haaren an ihrem distalen Rande bedeckt und sind schwarzbraun gefärbt. Beim ♂ trägt der Rand der gelbbraunen Fiedern lange Haare in vier dichten Reihen gestellt. Die Chitinoberfläche dieser Fiedern erscheint bei schwacher Vergrößerung längsgestreift. Bei starker Vergrößerung zeigt sich eine Struktur, wie sie in Fig. B wiedergegeben ist. Längsverlaufende Rillen sind dicht mit kleinen parallel gestellten Dornen besetzt, die beim ♀ (1) viel weiter auseinanderstehen als beim ♂ (3). Die zwischen der Basis der Fiedern liegende Fläche der Schaftglieder trägt beim ♀ einige wenige kurze Haare, beim ♂ ziemlich viele (gegen 20) lange Haare. Der Seitenrand und die Rückseite der Schaftglieder ist beim ♀ dicht mit dunkeln Schuppen besetzt (*s*), beim ♂ nur schwach beschuppt mit heller Schuppenfarbe.

Fig. A.

In allen diesen Charakteren zeigen nun die Gynandromorphen ein Verhalten, das zwischen ♂ und ♀ steht, hierin fluktuiert oder ein Mosaik bildet und in den einzelnen Charakteren im Mittel mehr nach der männlichen oder weiblichen Seite neigt. Als Beispiel

Fig. B.

sei ein mittlerer Fall in Fig. A, b abgebildet. Was den äußeren Habitus betrifft, so ist der Eindruck immer ein männlicher, in dem die Fühler nie fadenförmig, stets gefiedert erscheinen. Im einzelnen aber ist das Verhalten nie rein männlich. Nur die Länge der Fiedern macht eine Ausnahme, sie kann die des ♂ erreichen, also etwa achtmal so groß wie die des ♀ sein und fluktuiert von da bis etwa fünfmal so lang, so daß also das Mittel stark nach der männlichen Seite verschoben ist. Dagegen

erscheint die Breite der Schaftglieder und die Dicke der Fiedern, ebenso wie ihre Färbung intermediär mit natürlich einer gewissen Fluktuation. In der Behaarung der Fiedern überwiegt der weibliche Charakter, indem stets wenig Haare vorhanden sind, deren Länge ebenfalls dem weiblichen Zustand sich nähert. Die Fluktuation

Fig. C.

geht einerseits bis zu fast völlig weiblichem Charakter, andererseits über den häufigsten etwa $\frac{3}{4}$ weiblichen Zustand, wie ihn Fig. A, b zeigt, bis zu einem Aussehen, das nach Zahl und Länge der Haare als $\frac{3}{4}$ männlich bezeichnet werden muß. Das gleiche gilt von den

Haaren auf den Schaftgliedern, die öfters den rein weiblichen Charakter zeigen, nie einen völlig männlichen. Und endlich läßt auch die feine Struktur der Chitinoberfläche der Fiedern das Überwiegen des weiblichen Zustandes erkennen, wie Fig. B, 2 zeigt. Die Beschuppung des Schaftes, also die einzige nicht-quantitative Struktur, zeigt aber typischerweise einen Mosaikcharakter. Zwischen rein männlichen hellen, locker angeordneten Schüppchen stehen Büsche von dunkeln weiblichen Schuppen oder auch vereinzelte solche, wie Fig. A, b zeigt. Bemerkenswert ist endlich noch das absonderliche Verhalten eines Charakters. Die Fiedern enden, wie der weibliche Fühler Fig. A, c zeigt, mit einem seitlich angebrachten geißelartigen Haar. Beim ♂ ist dies beträchtlich länger wie Fig. C zeigt. Beim gynandromorphen ♀ hat es in der Regel männliche Länge, merkwürdigerweise ist es aber oft so lang wie beide zusammen (Fig. C), eine Tatsache, die eine entwicklungsmechanische Betrachtung der Wirkung der Erbfaktoren nicht außer acht lassen dürfte.

3. Das Abdomen.

Männchen und Weibchen unterscheiden sich auf den ersten Blick, wie Fig. 1—4 zeigt, auch durch ihr Abdomen. Beim ♀ ist es dick walzenförmig, beim ♂ schmal und schlank. Beim ♀ ist es weißlich behaart, beim ♂ graubraun mit häufigem Hervortreten eines schwarzen Rückenstreifens. Das ganze weibliche Hinterende ist dicht behaart mit langen braunen Haaren, der sogenannten Afterwolle, mit der die abgelegten Eier bedeckt werden. Beim ♂ dagegen findet sich am Ende des Abdomens der so vielen Schmetterlings-♂♂ zukommende pinselartige Haarschopf.

Auch in allen diesen Charakteren stellen die Gynandromorphen ein Gemisch dar, bei dem im Durchschnitt das männliche Verhalten überwiegt und Mosaikbildung besonders häufig ist. Eine echt weibliche Form des Leibes ist äußerst selten; es sind das die wenigen Tiere, die auch zur normalen Eiablage gebracht werden können. Viel häufiger ist es hingegen, daß der Leib völlig männlich erscheint, so daß diese Tiere dann täuschend ähnlich wie ♂♂ aussehen. BRAKE bezeichnete sie deshalb auch als Scheinmännchen. Dazwischen liegen nun alle Übergänge mit Vorwiegen des männlichen Habitus. Sie sind im einzelnen so verschieden, daß man eigentlich jeden Leib einzeln beschreiben müßte, um vollständig zu sein. Ich weise deshalb auf die Fig. 5—18 Taf. I und Textfig. D hin. Im großen ganzen hat man

den Eindruck eines Kampfes zwischen drei wirksamen Faktoren, einer Neigung zu männlichem Habitus, einer solchen zu weiblichem und dem von innen heraus erfolgenden Druck des sich entwickelnden

Fig. D, a. Umrisse gynandromorpher Abdomina, die verschiedenartigen Deformationen zeigend.

Fig. D, b. Drei gynandromorphe weibliche Hinterleiber, von der Ventralseite photographiert. Alle median fast nackt. Der linke trägt am letzten Segment einen wie angeklebt erscheinenden weiblichen Haarbüsch, und am letzten einen männlichen Haarpinsel. Die beiden anderen zeigen Mosaikbüsche weißer weiblicher und dunkler männlicher Behaarung, sowie einzelne Schöpfe von Afterwolle. Im linken Leib sieht man aus der Schnittstelle Eier herausschauen, die Form des Leibes ist aber nahezu männlich.

Eierschatzes. Daraus folgen dann ganz plumpe und asymmetrische Gestaltungen und Deformationen, Verbiegungen, Abknickungen, Ausbuchtungen. Vielfach ist die Haut eines Segmentes, das für den darin

enthaltenen Eierschatz zu eng ist, nach einer Seite ausgebuchtet, oder die die einzelnen Segmente verbindenden Intersegmentalmembranen sind vorgestülpt und erscheinen dann wie eingeschaltete Segmente (Fig. D, a 5). Die deformierten Leiber sind dann auch an ihren normalen Bewegungen verhindert und werden oft von den kriechenden Tieren wie ein lebloser Anhang nachgeschleift.

Fig. E. Die hinteren Körpersegmente gynandromorpher Weibchen mit verschiedenartigen Mosaikbildungen. *x* Mosaikschöpfe von Afterwolle, *i* Intersegmentalmembran. 4 von der Dorsalseite, die anderen von der Ventralseite gesehen.

In der Behaarung des Leibs zeigt sich ebenfalls das Bild eines Kampfes zweier entgegengesetzter Prinzipien mit wechselndem Ausgang. Merkwürdig häufig fällt die Behaarung ganz fort und ein mehr oder minder großer Teil der Chitinbedeckung erscheint ganz nackt. Oder es sind die vorderen Abdominalsegmente behaart, die hinteren nackt und am häufigsten die Dorsalseite und die Flanken behaart, die

Ventralseite nackt. Dazu kommen nun die absonderlichsten Mosaikbildungen Textfig. *D*, *b* und *E*). Da sitzt auf einem sonst nackten Segment eine Portion weiblicher Haare, die irgendwo wie abgeschnitten aufhört und etwa den Eindruck erweckt, als ob sie auf den Leib aufgeklebt sei. Oder an einem der letzten Segmente steht ein oder einige vereinzelte Schöpfe Afterwolle. Dann trägt ein mehr oder weniger weiblicher Leib am letzten Segment einen richtigen Haarpinsel wie ein ♂, der, wenn er an einer sonst nackten Stelle sitzt, ebenfalls wie angeklebt erscheint. Es ist unmöglich, alle diese Mosaikkombinationen zu beschreiben, einige wenige sind in den Fig. *E* und *D*, *b* skizziert und photographiert. Es sei schließlich noch erwähnt, daß der Leib, wenn er behaart ist, abgesehen von weiblichen weißen Mosaikstellen, das männliche graubraun zeigt und auch der schwarze Rückenstreifen sich häufig findet.

4. Die Flügelschuppen.

Auch an gewissen Formen der Flügelschuppen läßt sich ein gemischtes Verhalten der Gynandromorphen zeigen, wie Fig. *F* illustriert. *a* und *b* zeigen die Umrisse der betreffenden Schuppen von *dispar* ♂ (*a*) und ♀ (*b*) charakterisiert durch tiefe Einkerbung der Randpartien. Bei *japonica* zeigen diese nun eine deutliche Differenz der Geschlechter, indem beim ♂ (*c*) gegenüber dem ♀ (*d*) die Zacken abgestumpft sind oder fehlen. Das Bastard-♂ (*e*) zeigt ein einigermaßen intermediäres Verhalten, während des gynandromorphe ♀ (*f*) neben gewöhnlichen weiblichen Schuppen solche besitzt, die dem *japonica*-♂ entsprechen.

5. Die äußeren Genitalien.

Von besonderem Interesse ist das Verhalten des Begattungsapparates, der sich als zu den sekundären Geschlechtscharakteren gehörig erweist. Der normale Zustand des männlichen chitinösen Begattungsapparats ist in den Fig. *G—J* wiedergegeben, von denen die ersten beiden ebenso wie der Wortlaut des folgenden MEISENHEIMER entlehnt sind, die letzte eine Umrißzeichnung in der gleichen Manier wie die folgenden zur Erleichterung des Vergleichs darstellt. „Es ruht zunächst der eigentliche Begattungsapparat in einem ringförmigen Chitinstück (*r*), das dorsal in Form eines Siegelrings verbreitert erscheint, ventral dagegen sich stark verengt zu einem schmalen Band und nach vorn hin eine in der Medianebene gelegene, etwas dorsalwärts aufgebogene Tasche (*sa*)

Fig. F. Schuppenumrisse.

den sogen. *Saccus* trägt. Der Chitinring stellt das umgewandelte 9. Abdominalsegment dar, der *Saccus* geht aus einer Einstülpung der Inter-

Fig. G u. H. Männlicher Begattungsapparat von *L. dispar*.
a von ventral, b von der Seite. Nach MEISENHEIMER.

Fig. J. Umrißskizze eines normalen ♂-Begattungsapparats.

segmentalmembran zwischen 8. und 9. Abdominalsegment hervor und bildet die Insertionsstelle starker Muskelbündel. An die dorsalwärts gelegene Platte des Chitinrings schließt sich ferner nach hinten ein hakenartig gekrümmtes, spitz auslaufendes Chitinstück an, der sog. *Uncus* (*un*), der morphologisch als ein Anhang des zehnten Abdominalsegmentes aufzufassen ist. In diesem Chitinring hängt nun der eigentliche Begattungsapparat, bestehend aus zwei seitlich gelegenen Genitalklappen oder *Valvae* und dem *Penis*. Die *Valvae* (*va*) sind beweglich mit dem Aufhänger ring verbunden, sie bilden nach vornhin eine breitere Platte und laufen nach hinten spitz

aus. Sie dienen zum Festhalten des Weibchens bei der Begattung. Der Penis besteht aus einem stark chitinierten Endstück (*p*) und einem weit ins Innere des Körpers hineinragenden membranösen Teile, welch letzterer am macerierten Abdomen nicht erhalten bleibt. Das chitinöse Endstück (*p*) erscheint als leicht gekrümmtes Rohr, dessen vorderes Ende an seiner Dorsalfläche eine längliche ovale Öffnung (*m*) trägt, an welcher sich der membranöse Abschnitt mit dem Chitinrohr verbindet. Vor dieser Öffnung liegt eine blindsackartige Ausstülpung (*bl*), in welcher der Retraktormuskel des vorstülpbaren *Ductus ejaculatorius* Aufnahme findet. Der hintere Endabschnitt des

Fig. K. Weiblicher Begattungsapparat von *L. dispar*, von der Ventralseite.
Nach MEISENHEIMER.

Penisrohrs ist endlich noch von einer Penistasche (*pt*) umschidet, von der namentlich die verdickte ventrale Wand in Form einer stark chitinierten Rinne hervortritt“.

Den normalen weiblichen Begattungsapparat illustriert MEISENHEIMERS Fig. K und meine Skizze Fig. L, die in der gleichen Vergrößerung wie alle folgenden gezeichnet ist. „Der äußere Geschlechtsapparat verteilt sich über das 8.—10. Segment. Das 8. Segment trägt auf seiner Ventralseite des *Ostium bursae* (*ob*), dessen Umgebung stärker chitiniert und dunkler gefärbt erscheint. Es dient zur Einführung des Penis bei der Begattung. 9. und 10. Abdominalsegment sind miteinander verschmolzen und tragen an ihrem Hinterende die Endplatten (*laminae abdominales*, *la*), zwischen denen Vaginal- und Afteröffnung gelegen ist. Die letzten Abdominalsegmente sind nach Art eines

Ovipositors vorstreckbar, und als Führung der Segmente bei dieser Bewegung dienen zwei Paare von Chitinstäben, die Apophysen. Ein vorderes Paar derselben (*ap I*) setzt sich mit der hinteren Spitze an das 8. Segment an, das hintere Paar (*ap II*) inseriert an den Endplatten“.

Fig. L. Umriß eines normalen weiblichen Begattungsapparats.

Bei den Gynandromorphen treffen wir nun wieder die verschiedenartigsten Zustände dieser äußeren Genitalien: im günstigsten Falle einigermaßen normal weiblichen Zustand und somit Kopulationsfähigkeit und von da aus alle Rückbildungs- und Mosaikstufen bis zu einer vorwiegend männlichen Erscheinung. Rein und voll ausgebildete männliche Genitalien sind mir allerdings nie begegnet. Die verschiedenartigen Kombinationen sind nun auch hier wieder so zahlreiche, daß es un-

möglich ist, sie alle zu schildern. Es seien deshalb nur einige Typen illustriert, die eine Reihe derselben von einem nahezu weiblichen bis zu dem am meisten männlichen Zustand, beobachtet wurde, darstellen. Die Zeichnungen sind alle nach Macerationspräparaten bei der gleichen Vergrößerung wie die Fig. *J* und *L* entworfen und geben nur die Konturen der Chitintteile wieder. Die Bezeichnungen sind die gleichen wie in jenen Abbildungen. Fig. *M* zeigt einen annähernd normalen weiblichen Apparat. Die Chitinplatte, die das *Ostium bursae* einschließt (punktiert), ist fast normal vorhanden, aber nicht mehr völlig geschlossen. Das 8. Segment (*r*) ist nicht mehr recht weiblich ausgebildet, sondern nähert sich bereits dem Zustand des männlichen Chitinringes. Links und rechts ist ein Rudiment der Apophysen (*Ap. I.*) erhalten, in der Mitte aber

Fig. *M*.

findet sich eine Erhöhung, die vielleicht schon den männlichen *Saccus* (*sa*) andeutet. Hinten finden sich die beiden echt weiblichen *Laminae abdominales* (*la*), die aber gegenüber dem normalen Zustand beträchtlich verkleinert erscheinen, wie ein Vergleich mit Fig. *L* lehrt.

Der Genitalapparat Fig. *N* ist in der Richtung zur Männlichkeit weiter vorgeschritten. Die punktierte weibliche Chitinplatte ist hinten weit offen, so daß die Stelle des *Ostium bursae* nur noch angedeutet ist. Der Chitinring *r* hat bereits ziemlich männlichen Habitus und trägt nur knopfförmige Rudimente der Apophysen (*Ap. I.*). Die *Laminae* sitzen ihm hinten ähnlich an wie der *Uncus* beim Männchen und das männliche Prinzip der Unpaarheit ist sichtlich mit dem weiblichen der Paarigkeit bereits in erfolgreichen Kampf getreten, da das Stück nur noch ventral

bis auf die Basis tief eingekerbt ist, und deshalb nur noch am hintersten Ende paarig erscheint. Und die eine *lamina la (un)* ist sogar an ihrem Hinterrande mit einem Haken ausgerüstet wie ein *Uncus*. Hinter dem *Ostium bursae* liegen noch 2 Chitinstücke, die von jetzt ab meistens auftreten. Ich vermag nicht mit Bestimmtheit anzugeben, was sie darstellen, möglicherweise sind es Rudimente einer Penisscheide.

Fig. O gibt einen weiteren Schritt wieder, vor allem in der noch stärker unpaaren Beschaffenheit der *laminae* bestehend, die in ihrem paarigen distalen Teil schon ganz einem *Uncus* gleichen. Fig. P aber gleicht im allgemeinen mehr dem Stadium von Fig. N, zeigt aber zum

Fig. N.

ersten Mal ein schwaches Rudiment der männlichen Genitalklappen oder *Valvae (va)* in Form eines behaarten Höckers auf der linken Seite. Und Fig. Q stellt ein ähnliches Stadium dar, das in den *laminae abdominales* noch einen weiteren Schritt zur Männlichkeit ausgeführt hat. Bis auf das äußerste Ende ist das Chitinstück unpaar und spaltet sich dort in zwei Spitzen von völlig *Uncus*-artigem Charakter.

Bei allen weiter nach Männlichkeit hinliegenden Genitalien ist dieses Stück unpaar und gleicht einem *Uncus*, der nur durch seine Stärke und breite Insertion am Ring sich als etwas besonderes dokumentiert. In Fig. R findet sich an seiner Basis noch ein kleiner Höcker (*la*), wohl ein Rudiment der paarigen weiblichen Beschaffenheit. Der Chitinring mit

· seinem *Saccus* ist nahezu männlich ausgebildet, die Stelle, an der das *Ostium bursae* liegen sollte, kaum angedeutet. Dafür liegt aber rechts und links eine zwar rudimentäre, aber deutliche, männliche Genitalklappe

Fig. O.

Fig. P.

(*va* punktiert). In der Tiefe finden sich dann noch Chitinstücke (*p* ?), die möglicherweise Rudimente eines Penisrohrs sind.

Fig. *S* und *T* geben endlich zwei noch weiter männlich entwickelte Apparate wieder, bei denen sich, wie häufig, merkwürdige und schwer zu interpretierende Mosaikbildungen finden. Der stark männliche Chitinring, *saccus* und *uncus* fallen sofort in der Zeichnung auf, ebenso wie die punktierten Valven. Dieses Präparat war nun vor der Maceration nicht enthaart worden, was meist nötig ist und da sehen wir rechts (in der Figur links) auf einer pigmentierten Hautstelle einen der früher erwähnten Mosaikbüschel weiblicher Afterwolle stehen (*W*). Neben ihm liegt nun in der ventralen Wand des Segments eine nur hinten festgewachsene, vorne freie Chitinbildung, deren vorderer Rand ganz wie der Rand einer *lamina* aussieht (*la*), der hintere Teil aber der Chitinplatte des *Ostium bursae* ähnelt, und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß es sich hier um ein versprengtes Mosaikstück eines weiblichen Genitals handelt. Ganz ähnliches zeigt Fig. *T*, nur finden sich hier zwei derartige Mosaikteile symmetrisch angeordnet, von denen der linke aussieht wie die Platte des *Ostium bursae* (*ob*), der rechte aber wie ein verkleinertes 8. Segment (*VIII*). Ob diese Deutung richtig ist, erscheint fraglich, jedenfalls sind es aber Mosaikstücke eines weiblichen Apparates.

Wie gesagt sind mit diesen Beispielen die Mannigfaltigkeiten noch nicht erschöpft, aber es ist nicht möglich und auch nicht nötig, jede einzelne Kombination zu beschreiben und abzubilden. Im großen und ganzen liegt aber auch hier das Mittel der Fluktuation mehr nach der männlichen Seite hin. — Schließlich sollten eigentlich im Zusammenhang mit dem Begattungsapparat auch die Endteile der Geschlechtsausführwege und die Bewegungsmuskulatur der einzelnen Teile sowie ihre Innervierung behandelt werden, ferner könnte die genauere histologische Analyse der einzelnen Teile manches interessante Resultat, besonders in entwicklungsmechanischem Sinn, ergeben. Ich habe aber diese Studien, die mich zu weit von meinem eigentlichen Untersuchungsgegenstand abführen würden, nicht ausgeführt, hoffe aber, sie einmal nachtragen lassen zu können.

6. Die Instinkte.

Besonders merkwürdig erscheint es, daß auch in leicht zu beobachtenden Instinkten — die übrigens zum Teil wohl auch mit bestimmten Verhältnissen des Muskelsystems zusammenhängen mögen

— die Gynandromorphen zwischen weiblichem und männlichem Verhalten fluktuieren. Das ist der Flug- und der Kopulationsinstinkt. Schiebt man den Finger von vorn an ein normales ♂ heran, so flattert es sogleich davon und bleibt oft noch eine zeitlang unruhig. Es gibt

Fig. Q.

Fig. R.

daher keine bequemere Art die ♂♂ zu greifen, als die, daß man mit der hohlen Hand von hinten an sie heranrührt, wobei sie stets in die Hand fliehen. Führt man aber das gleiche mit dem ♀ aus, so kann man es schon sehr heftig stoßen, ohne daß es überhaupt reagiert. Drängt man es dann stärker, so stellt es die Flügel langsam auf und klammert sich mit den Beinen an der Unterlage fest, von der man es mit Gewalt lösen muß, um es zu greifen. Die Mehrzahl der Gynandromorphen zeigt nun ein annähernd intermediäres Verhalten. Bei Berührung verhalten sie sich nicht indifferent, flattern aber auch nicht, sondern laufen mit in Ruhelage befindlichen Flügeln davon und bleiben dann bald wieder still sitzen. Manche sind mehr weiblich veranlagt und bewegen sich nur wenig, wenn mir auch kein Exemplar begegnete, das sich völlig weiblich benahm. Viel häufiger aber sind solche, die sich mehr männlich gebärden und etwas flattern, ja sogar einzelne kommen vor, die völlig wie ein ♂ spontan im Käfig herumfliegen.

Was den Kopulationsinstinkt betrifft, so ist er bei den meisten Gynandromorphen ziemlich schwach entwickelt. Zunächst üben sie auf die kopulationslustigen ♂♂ eine ziemlich geringe Anziehungskraft aus, und wenn jene die Kopulation versuchen, verhalten sie sich so passiv, daß jene den Versuch bald aufgeben, oder aber sie laufen davon. Wenn sie aber reagieren, so krümmen sie den Hinterleib ganz ähnlich ein, wie ein kopulierendes ♂. Nur die ganz wenigen fast weiblichen Individuen kopulieren auch normal. Unter den stark nach der männlichen Seite ausschlagenden gynandromorphen ♀♀ wurde sogar einmal eines beobachtet, das wie ein richtiges ♂ bei einem anderen ♀♀ Begattungsversuche machte.

Also auch bei diesen Instinkten zeigt sich eine Fluktuation vom männlichen zum weiblichen Zustande hin mit einem durchschnittlichen Überwiegen der männlichen Charaktere.

7. Zusammenfassendes.

Aus der vorgehenden Einzelbeschreibung ergeben sich nun folgende für die Interpretation wichtige allgemeinen Züge: Zunächst zeigt sich, daß das gemischte Verhalten sämtliche sekundären Geschlechtscharaktere gleichzeitig betrifft, soweit sie untersucht wurden. Es dürften sich also die Gesamtheit dieser Charaktere, die so ziemlich die meisten Organsysteme betreffen, auf Grundlage eines Erbfaktors vererben, resp. einer Anzahl streng korrelierter, was für die theoretische Betrachtung identisch ist. Es läßt sich so nun auch mit Zuverlässigkeit bestimmen, was alles

Fig. S.

Fig. T

zum Begriff der sekundären Geschlechtscharaktere gehört. Als weitere allgemeine Erscheinung läßt sich der typisch fluktuierende Charakter der gynandromorphen Einzeleigenschaften hervorheben und die besonders hervortretende Neigung zur Mosaikbildung. Sodann zeigt sich bei der Mehrzahl der Eigenschaften, daß das Mittel der Fluktuation mehr nach der männlichen Seite zu liegt. Wenn wir das Maß des Gynandromorphismus in einer Kurve ausdrücken wollten, so ergäbe sich ein Bild wie in Fig. *U*, auf das wir später noch zurückkommen werden.

Es fragt sich schließlich noch, ob bei einem und demselben Individuum das Maß des Gynandromorphismus für die verschiedenen untersuchten Eigenschaften an der gleichen Stelle der Kurve liegt, also eine feste Korrelation in der Variabilität besteht. Die folgende Tabelle gibt darüber für einige Tiere Aufschluß. Die gynandromorphen ♀ sind dabei je nach ihrer größeren Weiblichkeit in 5 Klassen eingeteilt von $\frac{5}{6}$ Weiblichkeit bis $\frac{1}{6}$, d. h. nahezu Männlichkeit. Wo bei den Flügeln oder Instinkten ein ? steht, sind die betr. Exemplare nicht gespannt worden, resp. über den Instinkt nichts weiteres notiert worden:

Individuum- Nr. der Kultur D ₁	Grad der Weiblichkeit in bezug auf			
	Begattungsapparat	Abdomen	Flügel, Form und Farbe	Instinkt
17	$\frac{5}{6}$	$\frac{4}{6}$	$\frac{5}{6}$	?
18a	$\frac{3}{6}$	$\frac{3}{6}$	$\frac{4}{6}$	?
16	$\frac{3}{6}$	$\frac{3}{6}$	?	$\frac{3}{6}$
1	$\frac{4}{6}$	$\frac{4}{6}$	$\frac{4}{6}$	$\frac{4}{6}$
6	$\frac{2}{6}$	$\frac{2}{6}$	?	$\frac{2}{6}$
21	$\frac{1}{6}$	$\frac{1}{6}$	$\frac{2}{6}$	?
19a	$\frac{1}{6}$	$\frac{1}{6}$	?	?
14	$\frac{1}{6}$	$\frac{1}{6}$	$\frac{1}{6}$	$\frac{1}{6}$
8	$\frac{1}{6}$	$\frac{1}{6}$	$\frac{1}{6}$	$\frac{1}{6}$

Die Tabelle zeigt in der Tat einen beträchtlichen Grad von Korrelation. Die Fühler wurden darin nicht aufgenommen, weil sie stärker als alle anderen Charaktere zur Männlichkeit kandieren und deshalb bei dieser Einteilung stets zwischen $\frac{2}{6}$ und $\frac{1}{6}$ stehen würden.

III. Die männlichen Gynandromorphen.

In der obigen kurzen Zusammenfassung wurde bereits darauf hingewiesen, daß BRAKE im 8. Zuchtjahre in seinen Kulturen auch gynandromorphe ♂ erhielt. Er bezeichnete sie mit dem Sammelausdruck

Farbenzwitter. Die genauere Untersuchung dieser Tiere, die ich nun ausführen konnte, läßt keinen Zweifel darüber aufkommen, daß es sich wirklich um gynandromorphe ♂♂ handelt, die gerade erst die Grenze zwischen Normalität und Gynandromorphismus überschritten haben (das epistatische Minimum ist gerade unterschritten). Der äußere Habitus dieser ♂♂ geht aus den Abbildungen Fig. 2 bis 9, Taf. II hervor, die eine Reihe solcher ♂♂ in verschiedenem Ausbildungsgrad zeigt. In Fig. 10 u. 11 ist ein normales Pärchen mit abgebildet, um den Vergleich der Tonwerte in der nichtfarbigen Tafel zu erleichtern. Bei diesen Tieren ist also der äußere Habitus des ♂♂ in Größe, Flügelschnitt und Form des Hinterleibes ziemlich gewahrt, so daß sie ohne weiteres als ♂♂ erkannt werden. Nur in zwei Organsystemen tritt der Gynandromorphismus bereits deutlich in Erscheinung, nämlich in der Flügel-färbung und in den äußeren Genitalien, also den gleichen Organsystemen, die auch beim gynandromorphen ♀ zuerst nach der männlichen Seite abändern.

Auch beim Weibchen trat die gynandromorphe Flügelfärbung in Mosaikform auf; hier beim ♂ ist das gleiche der Fall, das Mosaik ist aber viel gröber und so kommen die eigenartigen gestreiften Formen zustande, die ein Blick auf die Tafel besser als eine Beschreibung charakterisiert. Auch in der Behaarung des Hinterleibes findet man schon einige weibliche Mosaikbüsche, aber noch nicht so deutlich wie im umgekehrten Fall. Entscheidend für die Interpretation ist aber, daß auch in den Begattungsorganen sich der gynan-

Fig. U.

dromorphe Charakter bereits deutlich erkennen läßt. Bei den gynandromorphen ♀ ♀ war das erste, was sich dort zeigte, daß die paarigen Genitalklappen des letzten Segments anfangen teilweise unpaar zu werden. Hier bei den ♂ ♂ ist ganz das reziproke Verhalten zu konstatieren: Der unpaare *Uncus* fängt an paarig zu werden und ist bei dem einen darauf untersuchten Exemplare peripher gespalten, bei dem anderen der ganzen Länge nach doppelt. Weiter gehen die Veränderungen aber an diesen ♂ ♂ noch nicht. Wie weit sie in weiteren Zuchten noch getrieben werden können, werden dann die nächsten Jahre ergeben.

IV. Begründung der Interpretation aus den Zuchtergebnissen.

Es wurde oben bereits die Interpretation der Ergebnisse auseinandergesetzt und es ist nunmehr ihre Richtigkeit an Hand der tatsächlichen Zuchten zu erweisen. Bei den F_1 - und F_2 -Zuchten wie den Rückkreuzungen kann ich meine eigenen Zuchten heranziehen, die mit denen des Herrn BRAKE völlig übereinstimmen, für einige weitere Proben berufe ich mich ausschließlich auf BRAKE'sche Zuchten. Ich bemerke dabei im voraus, daß nicht der geringste Grund vorliegt, an der völligen Zuverlässigkeit von dessen Protokollangaben zu zweifeln, die sich überall, wo ich sie kontrollieren konnte, durchaus bewährten. Da er selbst ja nicht eine vererbungswissenschaftliche Interpretation versucht hat und als Laie auch nicht versuchen konnte, sind seine Angaben, da durch keinerlei theoretische Vorstellungen beeinflusst, sogar noch wertvoller. Oft genug bemerkt er ja auch, wie unbegreiflich dieses oder jenes Resultat erscheint, das nun auf Grund unserer Interpretation so ausgefallen sein muß.

Wir haben also angenommen, daß die Formeln für die Weibchen $FFmGGaa$ und für die Männchen $FFMMGGAA$ lauten. Wir haben also für das Geschlecht nicht die einfache Formel $ff = ♀$ $ff = ♂$ benutzt und auch nicht für die sekundären Geschlechtscharaktere $Gg =$ weibliche $gg =$ männliche. Der Grund dazu ist natürlich die Betrachtung der Gesamtergebnisse, die zur Annahme selbständiger Faktoren für männliche und weibliche Eigenschaften in epistatischem Verhältnis zwingt. Für die Geschlechtsvererbung selbst, die in ganz normaler Weise immer verläuft, ist allerdings kein zwingender Grund vorhanden, von der Ff - ff -Formel abzugehen, außer dem, daß bei der normalerweise absolut korrelativen Vererbung von Geschlecht und Geschlechtscharakteren, die

für einen Komplex erwiesene Formel wohl auch analog für den anderen zu gestalten ist. Wir haben weiterhin angenommen, daß F und G, ebenso wie M und A stets gemeinsam vererbt werden, so daß das ♀ nur die Gameten FMGA und FmGa bilden kann. Wir machen weiterhin die Annahme, daß die Faktoren A und G von *japonica* eine absolut höhere Potenz haben als die entsprechenden Faktoren von *dispar* und deshalb A und G zu schreiben sind. (Ob zwischen F und M der beiden Rassen auch eine solche Potentialdifferenz besteht, soll später erörtert werden, jedenfalls macht sie sich in den Kreuzungen zunächst nicht geltend und wird daher als nicht bestehend angenommen.) Trifft nun bei einem ♀ ein A zusammen mit GG oder GG, so wird das epistatische Verhältnis durchbrochen, seine höhere Potenz macht sich geltend und im Wettstreit zwischen den jetzt wirksamen beiderlei Faktoren entstehen die gynandromorphen Mosaiktiere, indem bald A bald G, bald beide sich während der Entwicklung im gleichen Individuum durchsetzen.

Im folgenden seien nun verschiedene Zuchten mit Hilfe dieser Interpretation analysiert. Es sei dabei vorausgeschickt, daß die Zahl der ♂ ♂ stets niedriger ist wie $\frac{1}{2}$. Die Geschlechtsrelation ist in solchen Kulturen sehr der Einwirkung äußerer Schädigungen unterworfen, von denen manche mehr die weiblichen, andere mehr die männlichen Raupen treffen. Sowohl bei BRAKE wie bei mir schlüpften in allen Zuchten viel mehr ♀ ♀ (auch da, wo es keine Gynandromorphen gab), und zwar mehr als doppelt so viel, so daß also in bezug auf die ♂ ♂ die berechnete Erwartung immer meist untertroffen werden wird. BRAKE hat übrigens leider für die meisten Kulturen die Zahl der ihn nicht interessierenden ♂ ♂ nicht angegeben; sie läßt sich auch nicht nachtragen, da die ♂ ♂ nur zum geringsten Teil seiner Sammlung einverleibt wurden.

1. *Japonica* ♀ × *dispar* ♂.

Die Erwartungen sind bereits im I. Kapitel abgeleitet, alle Tiere müssen normal sein. Erhalten von BRAKE und GOLDSCHMIDT.

2. F₂ hieraus.

Wie oben abgeleitet sind $\frac{5}{8}$ normale ♀ und $\frac{3}{8}$ gynandromorphe zu erwarten. Erhalten 47 normale, 25 gynandromorphe (GOLDSCHMIDT). Die zu geringe Zahl der Gynandromorphen ist nicht wesentlich, da gerade in dieser Kultur durch einen Fehler große Sterblichkeit auftrat. Ihre Wiederholung ist im Gang. Bei BRAKE fehlt sie.

3. *Dispar* ♀ × *japonica* ♂.

Wie oben abgeleitet sind nur gynandromorphe Weibchen zu erwarten, was bei BRAKE, GOLDSCHMIDT und einer gekauften Bastardkultur zutraf.

4. F_2 hieraus.

Wie abgeleitet, muß sie ebenso ausfallen wie Nr. 2.

Erhalten ♀	♀	♂
BRAKE 35	43	39
GOLDSCHMIDT . . . 31	24	41
	<hr/> 66	<hr/> 80

Es erscheinen zu viele Gynandromorphe bei BRAKE, entsprechend der Erwartung bei mir. Bei der Schwierigkeit, gerade von diesen Gynandromorphen Eier zu erhalten und bei ihrer sehr niedrigen Zahl (etwa $\frac{1}{10}$ der Normalzahl) können genaue Zahlenverhältnisse nur bei sehr zahlreichen Einzelversuchen erwartet werden. Wegen der zu geringen Zahl von Männchen siehe obige Bemerkung.

5. Gynandromorphes F_1 ♀ von Nr. 3 × *dispar* ♂.

FFMmGGaA × FFMMGGAA

Sämtliche Weibchen bildende Kombinationen erhalten von der Mutter a, vom Vater aber A, sie müssen also alle normal sein, da nur A gynandromorphe ♀♀ hervorruft. Nur normale Tiere erhalten von BRAKE und GOLDSCHMIDT.

6. Gynandromorphes F_1 ♀ von Nr. 3 × *japonica* ♂.

FFMmGGaA × FFMMGGAA

Gameten: FMGA

FMGA

FMGA

FmGa

FmGa

Resultat: FFMMGGAA : FFMMGGAA : FFMmGGaA : FFMmGGaA

♂

♂

♀

♀

Von den Weibchen sind die Hälfte gynandromorph.

Erhalten: 21 ♀ : 24 ♀ : 30 ♂ (GOLDSCHMIDT)

7. *Dispar* ♀ × F_1 ♂ von Nr. 3.

FFMmGGaA × FFMMGGAA

Gameten: FMGA

FMGA

FmGa

FMGA

FMGA

FMGA

Resultat: 4 männliche Kombinationen, die immer normal sind und die weiblichen:

FFMmGG $\mathbf{Aa}$: FFMmGG $\mathbf{Aa}$: FFMmGG $\mathbf{Aa}$: FFMmGG $\mathbf{Aa}$

♀

♀

♀

♀

Von den Weibchen ist somit die Hälfte gynandromorph.

Erhalten: 158 ♀ : 137 ♀ : 171 ♂ (GOLDSCHMIDT)

Es stimmen somit alle Resultate mit den Erwartungen überein. Bei den F_2 -Ergebnissen allerdings könnte das Verhältnis der normalen ♀ zu den gynandromorphen ♀ ebenso gut, ja noch besser als mit $\frac{5}{8} : \frac{3}{8}$ mit 1 : 1 interpretiert werden. Dies tat ich auch in meiner vorläufigen Mitteilung. Die dort gegebene Formel genügt aber sicher nicht zur Interpretation aller Tatsachen, so daß sie als nicht existierend zu betrachten ist. Um die Richtigkeit der hier gegebenen Formel zu beweisen, fehlt nun noch eins: Die F_2 -♀ wie ♂ repräsentieren eine ganze Reihe differenter Genotypen, wie aus obiger Kombination S. 10 ersichtlich ist. Durch eine große Reihe von Einzelpaarungen müßte nun deren Vorhandensein festgestellt werden. Diese sind von mir bisher noch nicht ausgeführt worden, werden aber in den nächsten Jahren nachgetragen werden. Bei BRAKE finden sich allerdings auch F_3 -Zuchten, für die aber nicht feststeht, ob sie aus einer oder mehreren Paarungen gewonnen wurden; es kann deshalb das erhaltene Verhältnis von 225 ♀ : 65 ♀ auf sehr verschiedene Weise zustande gekommen sein. Und leider gilt dies auch für die meisten weiteren Zuchten BRAKES, die dadurch unanalysierbar werden. Ich muß also noch einige Jahre warten, bis ich selbst den Schlußstein zu diesem Fall legen kann.

Und nunmehr kehren wir nochmals zum Potenzbegriff zurück und wollen sehen, wie aus gewissen Erfahrungen unseres Züchters sich ein wirklicher Beweis für ihre Existenz ableiten läßt. Wenn unsere Interpretation zu Recht besteht, so ist die Potenz eines Erbfaktors eine Eigenschaft, deren Maß Schwankungen unterworfen sein kann. Es ist dies ja auch keine neue Idee, sie wird vielmehr bekanntlich von CASTLE besonders lebhaft verfochten und wir werden im allgemeinen Teil noch mehr davon hören. Es ist nun selbstverständlich, daß diese Potenz, ebenso wie jede andere Eigenschaft, der Fluktuation unterworfen ist und es ist jedenfalls erlaubt, anzunehmen, daß diese auch dem Queteletschen Gesetz gehorcht, mithin in ihrem Wert eine Variationsreihe mit binomialer Verteilung darstellt. Wir wollen nun die folgenden Deduktionen zunächst etwas vereinfachen, um sie verständlicher zu machen und erst zum Schluß die kleine Korrektur anbringen, die nötig ist. Die Faktoren,

deren relative Potenz eine Rolle spielt, sind G , A , G und A . Wenn wir jetzt im folgenden zunächst völlig von den Männchen absehen, so ist für die Ausbildung der Gynandromorphen $\varnothing$ entscheidend das Verhältnis von $A : G + G$ oder von $A : G + G$, da ja diese Kombinationen in unserer Formel die gynandromorphen Weibchen bedingen sollten. Um die Ausführungen zu vereinfachen, nehmen wir nun zunächst einmal an, daß die Weibchen nicht GGA hießen, sondern ΓA , daß also nur ein Faktor für weibliche sekundäre Geschlechtscharaktere im Spiel wäre, Γ , der maximal die Potenz von $G + G$ besitzen müßte. Wir brauchen dann nur mit dem jedem Weibchen zukommenden Faktor Γ und den beiden Faktoren A von *dispar* und A von *japonica* zu rechnen. Mit anderen Worten tun wir so, als ob die $\sigma \sigma$ keinen Faktor für weibliche sekundäre Geschlechtscharaktere besäßen und nur den Faktor A respektive A , die Weibchen aber nicht nur bloß einen männlichen Faktor A , sondern auch bloß einen weiblichen Faktor, den aus den beiden wirklich vorhandenen zusammengezogenen Faktor Γ . Damit also wirkliche $\varnothing \varnothing$ entstehen, muß Γ über A epistatisch sein, während das Vorhandensein von A das richtige epistatische Verhältnis stört.

Nehmen wir nun an, wir besäßen ein Maß für die Potenz, Potenz-einheiten, so könnten wir die Potenz der einzelnen Faktoren in konkreten Zahlen ausdrücken. Es muß nun das aus den beiden G zusammengezogene Γ eine höhere Potenz als A haben. Das Maß sei nun für Γ im Mittel 100 mit einer Variationsbreite von 80—120. Für das dem Γ hypostatische A sei das Maß im Mittel 50 mit einer Variationsbreite von 40—60. Es sei nochmals betont, daß dies eine vereinfachte Annahme ist. In Wirklichkeit müssen die Zahlenrelationen der einzelnen Faktoren komplizierter liegen, wenn auch die $\sigma \sigma$ und die Zusammensetzung des Γ mit berücksichtigt wird. Für die Durchführung des Erklärungsprinzips können wir aber ruhig mit der vereinfachten Annahme, die uns bequem zu manipulierende Zahlen gibt, arbeiten. Bei der normalen Befruchtung treffen also beim weiblichen Tier Γ und A zusammen, d. h. es kombinieren sich die beiden Variationsreihen der Potenz von Γ und A nach Wahrscheinlichkeitsgesetzen. Wenn wir der Einfachheit halber Potenzstufen von 10 % des Mittels, also 10 resp. 5 Einheiten annehmen, kombinieren sich also die Reihen:

$\Gamma = 80$	90	100	110	120
		$\times$		
$A = 40$	45	50	55	60

Es entsteht also die Kombinationsreihe, die das Potenzverhältnis von Γ zu A wiedergibt, deren Glieder symmetrisch verteilt sind. (Auf

die Zahl der Varianten brauchen wir nicht mehr weiter Rücksicht zu nehmen, sie müssen stets wieder eine symmetrische Variationsreihe ergeben.) Betrachten wir nun anstatt des Potenzverhältnisses von Γ zu A , des Bruchs $\frac{\Gamma}{A}$, der Einfachheit halber die Potentialdifferenz $\Gamma - A$, so ergibt sich für diese Differenz aus der Kombination die Reihe

20 25 30 35 40 45 50 55 60 65 70 75 80,
deren Mittel natürlich die Potentialdifferenz der Mittel der Einzelpotenzen $100 - 50 = 50$ ist, deren niedrigstes Glied die Differenz zwischen dem niedrigsten Γ und dem höchsten A , also $80 - 60 = 20$ und deren höchstes Glied die Differenz zwischen dem höchsten Γ und dem niedrigsten A , also $120 - 40 = 80$ darstellt. Diese Potentialdifferenz zwischen Γ und A ist natürlich dann die Ursache und das Maß der Epistase, die also in unserem Beispiel bei der Potentialdifferenz $d = 20$ noch stattfindet. $d = 20$ soll also das epistatische Minimum heißen, also gleich der Potentialdifferenz sein, bei der noch Γ über A epistatisch ist.

Wir haben nun angenommen, daß die beiden Faktoren G und A bei *japonica* relativ die gleiche, aber absolut höhere Potenz haben. Von G können wir jetzt absehen, da es bei den die gynandromorphen φ erzeugenden Kreuzungen nicht in Betracht kommt, resp. ja auch bereits in unserem Γ mit enthalten ist. Nehmen wir nun als absolute Potenz für A im Mittel 125, mit einer Variationsbreite von 105—145, was also die Reihe ergibt:

$$A = 105 \quad 115 \quad 125 \quad 135 \quad 145$$

Befruchtet nun *japonica* σ das *dispar* φ , so kommt also im φ die Potenzreihe von Γ mit der von A zusammen, also

$$\begin{array}{ccccccccc} \Gamma = & 80 & & 90 & & 100 & & 110 & & 120 \\ & & & & & \times & & & & \\ A = & 105 & & 115 & & 125 & & 135 & & 145 \end{array}$$

Das ergibt aber für die Potentialdifferenz $\Gamma - A$ im Bastard die Reihe:

$$15 \quad 5 \quad -5 \quad -15 \quad -25 \quad -35 \quad -45 \quad -55 \quad -65$$

Ist, wie angenommen, das epistatische Minimum $+20$, so kann hier keine Epistase von Γ über A statthaben, da die Differenz maximal nur 15 beträgt: der Faktor A dringt stets durch, es entstehen die gynandromorphen φ , die je nach der Potentialdifferenz mehr oder weniger männlich erscheinen, in unserem Beispiel mit dem Mittel -25 im Durchschnitt mehr nach der männlichen Seite neigend.

Und nun müssen wir die in der einleitenden Übersicht schon genannte wichtige neue Tatsache berücksichtigen, die in den späteren Kulturen BRAKES, die ich selbst erst im Laufe der nächsten Jahre erhalten

werde, zu Tage trat, von deren Richtigkeit ich mich aber an dem Originalmaterial vollauf überzeuete. Er züchtete seine *japonica*-Kulturen, die zur Bastardierung dienten, in Inzucht. Nun sind Schmetterlinge bekanntlich gegen Inzucht sehr empfindlich (ich kenne Formen, die nach 4 Generationen Inzucht aussterben) und so traten nach einigen Generationen Inzucht auch die bekannten Schädlichkeiten auf, Abnahme der Größe, Verminderung des Kopulationsdranges und der Fruchtbarkeit, Sterblichkeit der Raupen nach der Überwinterung. Das erste Zeichen einer solchen Schädigung war aber, daß in dieser normalen *japonica*-Zucht gynandromorphe weibliche Falter auftauchten, und zwar zunächst nur ein stark gynandromorphes Stück, die anderen (55 von 113 Faltern) aber schwach gynandromorph, aber mit einem deutlichen Beginn des Durchdringens männlicher Charaktere. In der folgenden Inzuchtgeneration traten aber zahlreiche, echte Gynandromorphe auf (in der 6. Inzucht fast ausschließlich), das Maß des Gynandromorphismus hatte also weiterhin zugenommen! Auf Taf. I Fig. 15—18 sind solche reinen *japonica* ♀ BRAKEScher Zucht abgebildet.

Was das aber bedeutet, ist ohne weiteres klar; es besagt, daß die Inzuchtschädigung auch verschiebend auf die Potentialdifferenz $GG-A$ wirkte, und zwar derart, daß das epistatische Minimum überschritten wurde, somit A gegenüber GG in Wirkung treten konnte. Das wird aber jedenfalls so geschehen sein müssen, daß G und A in ihrer Potenz durch die Inzucht herabgesetzt wurden (und zwar jedenfalls G mehr als A) und jede weitere Inzuchtgeneration durch weitere Schwächung das Verhältnis noch zu Ungunsten von G verschob. Ist das aber richtig, dann haben wir einen exakten Weg gefunden, um den benutzten Potenzbegriff als richtig zu erweisen. Wird durch Inzucht die Potenz der Faktoren A und G geschwächt und ein solches *japonica*-Inzucht ♂ nun mit *dispar* ♀ gekreuzt, so muß das Resultat ein ganz anderes sein, als wenn ein frisches ♂ verwandt wird. Nehmen wir an, die Potenz des Faktors A sei durch Inzucht von 105—145 auf 85—125 herabgesetzt worden. Es kombinieren sich dann bei der Kreuzung *dispar* ♀ $\times$ *japonica* ♂ die Potenzreihen für Γ und G folgendermaßen:

$\Gamma = 80$	90	100	110	120
		$\times$		
$A = 85$	95	105	115	125

(Dabei ist für die Wirklichkeit wieder die hier zunächst nicht berücksichtigte Komplikation zu beachten, daß bei der Bastardkombination

GGA ja auch das **G** geschwächt ist, was das Resultat etwas paralyziert. Wir sehen aber davon ab und lassen Γ unverändert, da auch bei seiner Zusammensetzung **GG** nichts Wesentliches geändert wird.) Die Potentialdifferenzen zwischen Γ und **A** lauten dann:

35 25 15 5 — 5 — 15 — 25 — 35 — 45

Vergleichen wir das aber mit der ursprünglichen Reihe, die von —15 — —65 ging, so bedeutet das eine starke Verschiebung nach der Plusseite hin. Nun sollte 20 das epistatische Minimum sein, das nun hier wieder überschritten wird: d. h. es müssen in dieser Kreuzung normale ♀ ♀ auftreten und außerdem bei den Gynandromorphen das Maß der Männlichkeit zurückgehen, die Kurve wird nach der Seite der Weiblichkeit hin verschoben! Nimmt nun die Potenz von **A** bei weiterer Inzucht progressiv ab, so muß jede erneute Kreuzung eine weitere Verschiebung gegen die Weiblichkeit hin bedeuten und es muß einmal der Augenblick kommen, wo die Potenz von **A** = der von **A** ist, also 40—60 oder gar noch weniger beträgt. In diesem Moment aber ist natürlich das normale epistatische Verhältnis zwischen Γ und **A** hergestellt, die Kreuzung *dispar* ♀ × *japonica* ♂ darf keine Gynandromorphe mehr ergeben. Graphisch dargestellt muß also die Kreuzung unter Verwendung fortgesetzter Inzucht von *japonica* folgendermaßen verlaufen (Fig. V).

Dieses Resultat geht aber tatsächlich aus den BRAKEschen Zuchtangaben hervor! BRAKE kreuzte 1908 ein gewöhnliches

dispar ♀ mit einem *japonica* ♂ 3. Inzuchtgeneration. Anstatt daß lauter gynandromorphe ♀ erschienen wären, traten aber jetzt in F_1

Fig. V.

211 + einige¹⁾ gynandromorphe ♀ und 171 normale ♀ ♀ auf, also ein obiger Kurve II entsprechendes Ergebnis. Und dies trifft auch z. B. in folgendem Fall zu: Die nicht gynandromorphen Weibchen von F_2 haben, wie obige Kombinationen zeigen, die gametische Zusammensetzung GAa , GAa oder GAa . Sie bilden also weibchengebende Gameten Ga oder Ga . Mit einem normalen *japonica* ♂ befruchtet gibt es also entweder GAa oder GAa , d. h. entweder lauter normale Tiere oder lauter gynandromorphe ♀. Wäre aber das *japonica* ♂ durch Inzucht geschwächt, so würde bei der letzteren Kombination eine Verschiebung der Kurve nach der Seite der normalen Tiere hin stattfinden müssen. Bei BRAKE findet sich diese Kreuzung in der Tat mit dem Ergebnis von 209 „ausgeprägt gynandromorphe Falter“, 29 „weniger charakteristische gynandromorphe ♀ ♀“ (das sind natürlich die Tiere, die näher beim epistatischen Minimum, etwa zwischen 10 und 20 Potentialdifferenz liegen!) und 50 normale ♀ ♀. Also genau das, was wir postulieren müssen!

Wir haben schon erwähnt, daß bei der 4. Inzucht von *japonica* die Schwächung der Potenz so stark geworden war, daß auch in der Normalkultur die gynandromorphen ♀ ♀ auftraten. Wurde nun ein ♂ der 4. Inzuchtgeneration von *japonica* mit *dispar* ♀ gekreuzt, so traten überhaupt keine Gynandromorphen mehr auf! BRAKE bemerkt dazu: „Ein sehr merkwürdiges, unerklärliches Resultat, vollkommener Rückschlag auf die Normalform“. Für uns ist es sehr erklärlich, wir stehen vor der obigen Kurve III! Diese gewiß ohne theoretische Voreingenommenheit gewonnenen Ergebnisse des gewissenhaften Züchters dürfen wohl den Anspruch auf höchste Beweiskraft zugunsten unserer Interpretation erheben.

Und nun noch die Probe auf das Exempel! Ist unsere Annahme richtig, so muß noch etwas weiteres folgen. Wir haben gesehen, daß durch Inzucht nicht nur A , sondern auch G in seiner Potenz abnehmen muß. Falls sich die Inzucht lange genug durchführen läßt, muß also auch einmal der Fall eintreten, daß G soweit geschwächt ist, daß GG oder GG selbst über A nicht mehr epistatisch sind und dann müssen in einer Kreuzung *japonica* ♀ $\times$ *dispar* ♂ auch Gynandromorphe aufzutreten beginnen. BRAKE, von dessen Zuchten ich leider erst kurz vor seinem Tode Kenntnis bekam, hat diese Zucht noch nicht ausgeführt, da er natürlich ihre Bedeutung nicht ahnen konnte. Ich habe aber aus seinem Nachlaß eine *japonica*-Kultur 7. und 8. Inzuchtgeneration erhalten

¹⁾ BRAKE gibt für die auf der männlichen Seite der Kurve liegenden Tiere, die er als Schein-♂♂ und hochgradige Gynandromorphe aufführt, nur „eine Anzahl“ an.

und wenn überhaupt daraus noch normale ♀ ♀ schlüpfen, was leider unwahrscheinlich ist, so werde ich im nächsten Jahr auch diese Kultur bekommen, an deren Ergebnis ich nicht zweifle. Wir können aber auch jetzt schon unsere Interpretation als exakt bewiesen betrachten.

Es wäre natürlich wünschenswert, diese ganze Seite unseres Problems noch durch variationsstatistische Studien auf exaktere Basis zu stellen. Ich hoffe dies auch noch nachzutragen, sobald ich selbst alle einschlägigen Kulturen erhalten haben werde; die BRAKESche Sammlung ist leider, weil nicht stückweise vollständig in vielen Zuchten, dazu unverwendbar.

Und nun müssen wir noch auf 3 Punkte zurückkommen: nämlich 1. die Korrektur, die sich für die vorhergehenden Deduktionen daraus ergibt, daß wir mit der Kombination ΓA statt GGA gearbeitet haben. 2. die Frage, was unter solchen Umständen aus den Männchen wird und 3. die Frage, ob von allen diesen Dingen dann die Faktoren F und M nicht mit betroffen werden.

Was den ersten Punkt betrifft, so ist es klar, daß durch die wirklichen Verhältnisse die Kombinationsreihen wesentlich komplizierter gestaltet werden müssen, als es hier ausgeführt wurde. Denn Γ setzt sich ja aus 2 variablen Größen $G + G$ oder $G + G$ zusammen. Bei Betrachtung der Inzuchtschädigung muß daher auch darauf Rücksicht genommen werden, daß das geschädigte Männchen ja auch einen geschwächten Faktor G mit einführt. So lange dieser größer als G bleibt, ändert sich allerdings nichts, sobald er aber kleiner wird, erscheint die ganze Sachlage so verschoben, daß dadurch die nach der Normalseite hin wirkende kurvenverschiebende Eigenschaft des geschwächten A wieder etwas paralysiert wird. Um also den Fall ganz exakt darstellen zu können, müßte man wissen, wie die Inzuchtschwächung auf die beiden Faktoren G und A relativ einwirkt, was wohl kaum durchführbar ist. Ebenso wenig dürfte es möglich sein, die Variationsbreite der Faktoren, die natürlich wesentlich ist, genau festzustellen, wenn man sich auch denken kann, daß es gelänge, durch äußere Einwirkungen sie zu verändern und dadurch das Resultat weiter zu komplizieren. In welchem wirklichen Verhältnis die Potenzen der einzelnen Faktoren auf Grund der gegebenen Überlegungen und der Versuchsergebnisse stehen müssen, damit die Wirklichkeit der durchgeführten vereinfachten Annahme entspricht, läßt sich allerdings berechnen. Doch dürfte eine auf so schwankendem Boden errichtete Rechnung nur Exaktheit vortäuschen, weshalb sie auch nicht gegeben sei.

Der zweite noch unbesprochene Punkt ist nun das Verhalten der ♂ ♂. Wir wissen, daß 1. bei den gewöhnlichen Kreuzungen die ♂ ♂

normal bleiben. Da dabei die Faktorenkombination **GGAA** auftreten kann, so müssen wir eben den Schluß ziehen, von dem wir auch bei Aufstellung der Formeln Gebrauch machten, daß **2A—2G** noch mehr ist, als das epistatische Minimum. Natürlich könnten wir auch annehmen, daß für das männliche Geschlecht ein anderes, kleineres epistatisches Minimum gilt als für das weibliche. 2. Wir wissen, daß wenn infolge von Inzucht gynandromorphe Weibchen auftreten, die Männchen normal bleiben. Damit ist nicht gesagt, daß bei weiterer Fortsetzung der Inzucht nicht auch schließlich gynandromorphe ♂♂ erscheinen, doch fehlt dafür noch ein Beweis. 3. Wir wissen, wie schon aus obiger Übersicht der Resultate bekannt ist, daß bei kombinierter Wirkung von Inzucht und Bastardierung schließlich doch gynandromorphe ♂♂ erscheinen. Es ist klar, daß eine genaue Analyse des Auftretens dieser ♂♂ Anhaltspunkte dafür liefern muß, ob das epistatische Minimum in beiden Geschlechtern das gleiche ist, ob die progressive Schwächung der Faktoren **G** und **A** durch Inzucht eine verschiedene ist oder, worauf es sonst beruht, daß die ♂♂ so schwer zum Gynandromorphismus gelangen. Auf Grund unserer bisherigen Annahmen müßten wir sagen, daß dann erst männliche Gynandromorphe auftreten können, wenn hochpotente Faktoren **GG** sich mit stark geschwächten **AA** kombinieren. Leider läßt sich aus den BRAKESchen Zuchten dafür nichts entscheidendes entnehmen, da bei dem regellosen Durcheinanderkreuzen es unmöglich ist, den genauen Stammbaum der Kulturen, in denen diese ♂♂ auftreten, zu eruieren. Sicher ist nur, daß die gleiche Kultur, die 1910 ein gynandromorphes ♂ ergeben hatte, bei Inzucht 1911 dann 24 ergab, was darauf hindeutet, daß wir einen Parallelvorgang zur Bildung der gynandromorphen Weibchen vor uns haben. Es soll mein Bemühen sein, im Lauf der nächsten Jahre diesen Punkt noch zu klären. Das paradoxe Gesamtbild erscheint jedenfalls jetzt so, daß je normaler die verwandten *japonica* ♂♂ sind, um so mehr gynandromorphe ♀♀ bei Bastardierung erzeugt werden, daß je mehr diese ♂♂ durch Inzucht geschädigt sind, um so mehr normale ♀♀ von ihnen bei Bastardierung produziert werden und daß die Kombination von Bastardierung und Inzucht schließlich auch die ♂♂ gynandromorph macht.

Es bleibt nun nur noch die Frage, ob auch die eigentlichen Geschlechtsfaktoren **F** und **M** von all diesen Dingen betroffen werden. Wir werden im folgenden Abschnitt zu besprechen haben, welche Nutzanwendung sich aus den hier mitgeteilten Tatsachen auf das Geschlechtsproblem ergibt und sehen, daß in der Tat mit der Möglichkeit von Potenzschwankungen bei den Geschlechtsfaktoren gerechnet werden

muß. In unserem Fall nun scheint es, daß das Geschlecht als solches von den epistatischen Verschiebungen nicht betroffen wurde. Es wäre das insofern sehr wichtig, als daraus hervorginge, daß die sicher korrelativ mit dem Geschlecht vererbten Faktoren für die sekundären Geschlechtscharaktere doch eine gewisse Unabhängigkeit von den Geschlechtsfaktoren aufwiesen und daraus könnte man wieder schließen, daß die eigentlichen Geschlechtsfaktoren in ganz anderen quantitativen Beziehungen zueinander stehen. Ich möchte aber mit solchen Schlüssen noch sehr zurückhaltend sein. Zunächst steht noch eine genaue histologische Analyse der Gonaden durch die ganze Serie der Generationen aus und erst wenn ich sie durchgeführt haben werde, vermag ich zu entscheiden, ob doch Hand in Hand mit den Veränderungen der sekundären Geschlechtscharaktere eine wenn auch langsamere Umstimmung der Sexualität geht. Indes ist sogar einige Wahrscheinlichkeit vorhanden, daß dem so ist. Unter den vielen aus der Natur beschriebenen Gynandromorphen der verschiedensten Tiere zeigt nämlich ein großer Teil echt zwitterigen Charakter der Gonaden in den verschiedensten Ausbildungsstufen. Und der nach unserem einzige Fall von Bildung von Gynandromorphen in großem Maßstab, der bisher bekannt ist, nämlich der berühmte Gynandromorphe erzeugende EUGSTERSche Bienenstock, wies nach v. SIEBOLD Gynandromorphe beiderlei Sexualität und aller Zwischenstufen auf. Ob dieser in mehr als einer Beziehung dem unsrigen vergleichbare Fall — vorausgegangene Bastardierung geographischer Rassen, analoge Mosaikbildungen — nur in den besonderen Sexualitätsverhältnissen der Bienen seine Erklärung findet oder einfach dem unseren analog ist, wird vielleicht bald in anderem Zusammenhang zu besprechen sein. Es sei schließlich noch darauf hingewiesen, daß bei Schmetterlingen nach Bastardierung besonders häufig Zwitter entstehen, wie vor allem durch STANDFUSS vielfach gezeigt wurde.

V. Allgemeine Schlußfolgerungen, besonders in bezug auf das Geschlechtsproblem.

Wir haben in unseren bisherigen Erörterungen nun bereits eine Folgerung vorausgenommen, die sich eigentlich erst am Schluß ergibt: nämlich, daß auch die Geschlechtsbestimmung auf Grund eines epistatischen Systems geschieht, das dem für die Erklärung der Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere benutzten analog ist, also mit positiven Faktoren für beide Geschlechter arbeitet. Es steht das ja in Widerspruch mit der weitverbreiteten Annahme, daß das Geschlecht ein-

fach nach dem Schema $Ff—ff$ oder in anderen Fällen $Mm—mm$ vererbt wird. Es ist nun selbstverständlich, daß der gelieferte Nachweis des Vorhandenseins von beiderlei Faktoren für die sekundären Geschlechtscharaktere auch für die primären entscheidend ist. Aber auch wenn der Beweis für die sekundären Charaktere nicht vorhanden wäre, so ließe sich für die Geschlechtsfaktoren selbst die Notwendigkeit eines solchen epistatischen Systems auf dem Umweg über die Cytologie erweisen. Wir nehmen also zunächst einmal an, das Geschlecht würde nach dem Schema von BATESON $Ff = \varnothing$ $ff = \sigma$ vererbt. Um dann die sekundären Geschlechtscharaktere unter Berücksichtigung der Tatsachen des Gynandromorphismus unterzubringen (der im Minimum in einem Geschlecht G und A verlangen würde, auch wenn die gynandromorphen σ σ unbekannt wären), müßten wir mit der Formel arbeiten, die ich selbst ursprünglich benutzt habe, nämlich $FfGgAa = \varnothing$ $ffggAA = \sigma$, wobei G über A epistatisch ist. Es ist dabei nötig anzunehmen, daß das $\varnothing$ nur zweierlei Gameten bildet, nämlich FGa und fgA , daß also in mendelistischer Ausdrucksweise eine Faktorenabstoßung zwischen F und A und zwischen G und A stattfindet. Es hat sich nun in den letzten Jahren gezeigt, daß das Prinzip der Faktorenabstoßung, das zur Erklärung aller Fälle geschlechtsbegrenzter Vererbung nötig ist, nichts anderes ist als eine symbolistische Ausdrucksweise für die Vorgänge, die durch den merkwürdigen Chromosomenmechanismus der geschlechtsbestimmenden Chromosomen bedingt werden. CASTLE, SPILLMAN, GULICK, WILSON, MORGAN und ich selbst haben dies näher ausgeführt, wie alle diese Erscheinungen sich auf das einfachste auflösen, wenn man annimmt, daß die betreffenden *sex-limited* vererbten Eigenschaften sich auch innerhalb des x-Chromosoms finden. Die Faktorenabstoßung ist dann nichts weiter, als die Verteilung des x-Chromosoms, dem kein Partner zur Seite steht, auf die Hälfte der Gameten. Es ist dies so einfach und einleuchtend, daß man es jetzt als gesichert annehmen darf und ich wegen der zahlreichen Beweise dafür auf obige Autoren und meine eigene Diskussion in meinem Vererbungsbuch verweisen kann. Nur auf zwei Punkte sei hingewiesen. DONCASTER ist bei seiner rein mendelistischen Interpretation zu dem absurden Schluß gekommen, daß die wilden *grossulariata*- σ heterozygot sind für den *lacticolor*-Charakter, der nie in ihre Erbmasse gekommen sein kann. Ich habe (a. a. O.) ausgeführt, wie einfach sich dies erklärt, wenn man die chromosomale Interpretation annimmt, indem dann die betreffenden Formen a priori heterozygot sind für jede im Gefüge des x-Chromosoms auftretende Mutation. Vielleicht den klarsten Beweis für die Richtigkeit

jener Annahme kann ich aber aus einem Fall geschlechtsbegrenzter Vererbung bei *Lymantria monacha* erbringen, dessen Analyse noch nicht abgeschlossen ist und über dessen Einzelheiten ich hier später berichten werde. Das wesentlich neue an diesem Fall ist, daß die geschlechtsbegrenzte Vererbung nicht zwangsläufig, sondern fakultativ ist. Ein und dieselbe Mutation vererbt sich bei einem Individuum mit, bei einem anderen ohne geschlechtsbegrenzte Vererbung. Die Erklärung ist eine sehr einfache, wenn man annimmt, daß der die Mutation bedingende Faktor „vagierend“ ist, also sich bald dem einen, bald dem anderen Chromosom addiert (es handelt sich um eine Additionsmutation). Tritt er am X-Chromosom auf, dann und nur dann findet sich auch geschlechtsbegrenzte Vererbung in der Form, die MORGAN ganz gut als *criss-cross*, Übers Kreuz-Vererbung bezeichnet.

Übertragen wir nun die chromosomale Anschauung auf unseren Fall mit obiger Annahme, so ergibt sich ohne weiteres folgendes: Jene Faktorenzusammensetzung erfordert einen geschlechtsbestimmenden Mechanismus, der gekennzeichnet ist durch das Vorhandensein von 2 K-Chromosomen im ♂ und einem X- und Y-Chromosom im ♀. Ein jedes dieser x-Chromosomen trägt den Faktor f für die Geschlechtsbestimmung, oder anders ausgedrückt, enthält keine Weibchen hervorrufende Sexualsubstanz. Es ist aber gleichzeitig der Träger für den Faktor der männlichen sekundären Geschlechtscharaktere; es heißt also fG_A. Das Y-Chromosom des ♀ enthält aber die ♀ bestimmende Substanz F und außerdem den Faktor für ♀ sekundäre Geschlechtscharaktere G, heißt also FG_A. Folgendes Schema veranschaulicht diese beiden Chromosomenpaare der Geschlechter, wie sie sich in der Reduktionsteilung trennen (Fig. W).

Es ist auf den ersten Blick klar, daß dann die Gameten so gebildet werden, wie wir es postuliert hatten und daß dann die doppelte Faktorenabstoßung etwas Selbstverständliches ist.

Diese Überlegung führt nun zu etwas weiterem: diese Interpretation kann nur bestehen auf Grund eines x—y-Chromosomenmechanismus. (Und die einfachere Erklärung, die ja auch für die sekundären Geschlechtscharaktere den Mechanismus Gg—gg annehmen könnte, der kein Y-Chromosom benötigt, wird durch die Tatsachen des Gynandromorphismus unmöglich, die das Vorhandensein von A postulieren.) In sehr vielen Fällen existiert ein solcher x—y Mechanismus aber nicht, sondern das x-Chromosom ist unpaar, hat keinen Partner und dann muß der Mechanismus anders verlaufen, d. h. eine andere Formel ist nötig. Falls also ein Y-Chromosom nicht vorhanden ist, liegt die Sache folgender-

maßen: Es muß das unpaare x-Chromosom des Weibchens genau das gleiche enthalten, wie die paarigen des Männchens, denn darauf beruht ja der ganze Mechanismus, nämlich den Faktor A und kein G, also Ag. Andererseits können wir den Faktor G für die weiblichen sekundären Geschlechtscharaktere nicht entbehren, da ja auf seinem epistatischen Verhältnis zu A die ganze Möglichkeit, unsere Versuche zu interpretieren, beruht. Daraus folgt aber, daß der Faktor G in einem anderen Chromosom vorhanden sein muß; da alle anderen aber paarig sind, bleibt nichts übrig,

Fig. W.

als daß er in beiden Geschlechtern homozygot vorhanden ist. Die Geschlechter müssen also in bezug auf die sekundären Geschlechtscharaktere so wie wir es auch seither immer geschrieben haben, heißen: GGaa das ♀ und GGAA das ♂, A ist dabei epistatisch über G. Nun ist aber die Schwierigkeit doch nur für die Faktoren G und A überwunden: wir hatten aber den Faktor F auch im Y-Chromosom. Und das führt nun zur Schlußfolgerung, daß für den Geschlechtstypus genau das gleiche gelten muß, wie für die Faktoren der sekundären Geschlechtscharaktere. Auch sie müssen als positive Faktoren F für das weibliche, M für das männliche Geschlecht vorhanden sein, mit dem gleichen epistatischen Verhältnis wie zwischen G und A. Auf die Chromosomen übertragen heißt das aber, daß auch der

Faktor F in einem anderen Chromosom liegen muß, während m der Faktor ist, der den drei x-Chromosomen innewohnt! (Ob es ein Erbfaktor ist, ein Gen, oder eine quantitativ wirkende Substanz, ist zunächst natürlich ganz gleichgültig.) Die Chromosomenverhältnisse müssen also so sein, wie es das folgende Schema zeigt (Fig. X)¹⁾.

Fig. X.

Die Erbformeln aber lauten für das ♀ $FFMmGGa$ und für das ♂ $FFMMGGAA$ mit epistatischem M und A. Die Gameten des ♀ sind natürlich $FMGA$ und $FmGa$. Es sei denn auch gleich auf den wichtigsten Unterscheidungspunkt dieser Interpretation von der sonst meist benutzten hingewiesen, nämlich daß jedes Geschlecht auch die Faktoren für das andere Geschlecht und seine sekundären Geschlechtscharaktere ent-

¹⁾ Neuerdings hat auch MORGAN auf Grund anderer Überlegungen die Vermutung ausgesprochen, daß ein zweites Chromosom an der Geschlechtsbestimmung teilnimmt.

hält, wobei die stets homozygoten Faktoren, also F und G hypostatisch sein müssen. Es scheint mir nun aber diese neugewonnene Formel für das gesamte Geschlechtsproblem wesentlich zu sein, denn sie erlaubt unter Hereinbeziehung des Potenzbegriffes nunmehr eine große Zahl widerspruchsvoller Tatsachen aus dem Gebiet der Geschlechtsvererbung zu erklären.

Die große Zahl der Schwierigkeiten, die sich bisher einer einheitlichen Interpretation des Geschlechtsproblems entgegen stellten, sind im wesentlichen in folgendem gegeben. Hatte man ein Geschlecht als heterozygot, das andere als homozygot angenommen, so durften bei letzterem nicht die primären oder sekundären Geschlechtscharaktere des anderen Geschlechts auftreten können; es gibt aber Fälle, in denen es trotzdem eintritt und das hat manche Autoren zur Überzeugung geführt, daß beide Geschlechter heterozygot sein müssen. Dann erhebt sich aber die Notwendigkeit komplizierter Hilfsannahmen, wie Dominanzwechsel und selektive Befruchtung. In anderen Fällen brachten die Chromosomenverhältnisse den Konflikt: bei *Rhabdonema nigrovenosum* gibt es eine hermaphrodite Generation mit weiblichem Habitus und weiblicher Chromosomenzahl homozygoter ($2x$) Beschaffenheit, während das Männchen mit $1x$ -Chromosom doch das heterozygote Geschlecht sein sollte. Andere Schwierigkeiten bringen die Verhältnisse dioecischer und monoecischer Pflanzen und ihre Bastardierungen, wobei sich die bekannten Widersprüche zwischen CORRENS' und SHULLS Resultaten, ja sogar innerhalb letzterer, ergaben. Dann kommen die Schwierigkeiten, die sich aus dem Studium besonderer Geschlechtsverhältnisse, wie der der gynodiöcischen Pflanzen ergeben, oder gar die Komplikation der Generationsfolgen vieler Tiere mit ihren merkwürdigen Beziehungen zu den Faktoren der Außenwelt. Endlich aber die ganze Fülle der Tatsachen, die für eine experimentelle Beeinflussung der Geschlechtsverhältnisse sprechen, die von der herrschenden mendelistischen Interpretation nicht erklärt werden können und deshalb einfach geleugnet werden. Es scheint mir, daß alle diese verschiedenartigen Tatsachenkomplexe nun sich gut einer einheitlichen Interpretation unterordnen lassen, für deren Berechtigung — sie basiert natürlich auf den Begriffen der relativen und fluktuierenden Potenz, des epistatischen Minimums usw. — die oben mitgeteilten Untersuchungen beweisend erscheinen.

Ehe wir nun versuchen, mit Hilfe unserer Interpretation einige bisher widerstrebende Fälle zu analysieren, sei noch etwas vorausgeschickt. Eine jede Erklärung der Geschlechtsvererbung, ob mendelistisch oder cytologisch, muß die Annahme machen, daß ein Geschlecht

normaler Weise zweierlei Gameten bildet, das andere nur einerlei. In der üblichen Ausdrucksweise bedeutet das, daß ein Geschlecht in *e i n e m* der zur Geschlechtsbestimmung notwendigen Faktoren heterozygot, das andere homozygot sei. Wohlverstanden nur in *e i n e m* der Faktoren, es können natürlich noch beliebig viele in beiden Geschlechtern homozygote außerdem vorhanden sein. Welches Geschlecht nun das homo- resp. heterozygote ist, ist gleichgültig und es wird heute wohl niemand mehr zweifeln, daß beide Möglichkeiten vorkommen, daß also z. B. bei *Abraxas* (DONCASTER), *Lymantria dispar* und *monacha* (noch nicht abgeschlossene eigene Untersuchungen) es das weibliche ist, das heterozygot erscheint, bei *Drosophila* (MORGAN) aber das männliche. Wir nehmen nun an, daß außer dem heterozygot auftretenden Faktor für ein Geschlecht der für das andere noch homozygot in beiden Geschlechtern vorhanden ist, wobei stets ersterer über letzteren epistatisch sein muß. Auf solche Weise gewinnen wir für die Geschlechtsvererbung ein „epistatisches System“ folgender Beschaffenheit:

A. *Abraxas*-Typus.

♀	♂
MmFF	MMFF

M ist epistatisch über **F** (deshalb fett gedruckt), natürlich zwei **F** über nur ein **M**.

B. *Drosophila*-Typus.

♀	♂
MMFF	MMFf

F ist epistatisch über **M**, aber 2 **M** besiegen ein **F**.

Sobald nun ein solches epistatisches System vorliegt, haben wir das Recht, in Analogie mit unserem Fall mit der Möglichkeit von Potenzverschiebungen zu rechnen. Nehmen wir etwa an, es werde beim *Drosophila*-Typus die Potenz der Faktoren **F** im ♀ so geschwächt, daß sie der von **M** gleichkommt, also jetzt **F** zu schreiben ist, dann haben wir einen ganz analogen Fall vor uns wie bei unseren Gynandromorphen: 2 normalerweise in epistatischem Verhältnis stehende Faktoren sind so gegeneinander ausgeglichen, daß bald der eine, bald der andere stärker sein wird, d. h. wir haben einen Mosaikbastard von **F** und **M** vor uns und das ist ein Hermaphrodit. Weitere Schwächung von **F** resp. Stärkung von **M** könnte sogar möglicherweise das Verhältnis so umkehren, daß aus dem ♀ ein ♂ von der Gametenbeschaffenheit des *Abraxas*-Typus entsteht, nämlich **MMFF**. Aber auch aus dem ♂ des *Drosophila*-Typus

MMFf könnte ein Hermaphrodit entstehen, wenn M so geschwächt wird, daß 2 M gerade noch F in ihrer Potenz die Wage halten. Es ist klar, daß ein Fall im allgemeinen leichter eintreten wird, welcher, wird natürlich von der normalen Potentialdifferenz zwischen F und M abhängen. Bei unseren Gynandromorphen haben wir nun die Inzucht als Potenz verändernden Faktor kennen gelernt; ist unsere Erklärung richtig, dann können derartige Potenzverschiebungen mit Verschiebungen der Sexualität auch durch schädigende oder stärkende Außen- oder Innenfaktoren bewirkt werden. Ja, bei fluktuierender Potenz muß sogar eine Selektion in bezug auf die Sexualität möglich sein können. Das ist nun im einzelnen an Hand des vorliegenden Tatsachenmaterials zu prüfen.

Beginnen wir mit den viel diskutierten Untersuchungen, die im Bastardierungsexperiment das Wesen der Geschlechtsvererbung aufzuklären suchten. Im Tierreich war bisher noch keine Möglichkeit dazu vorhanden (obwohl sie nicht ausgeschlossen ist), für das Pflanzenreich liegen dagegen die so widerspruchsvollen Resultate ergebenden Versuche von CORRENS und SHULL vor. Sie dürften sich auf Grund unserer Interpretation einfach auflösen.

Was zunächst die CORRENS'schen *Bryonia*-Versuche betrifft, so handelt es sich um eine diözische, also geschlechtlich normale Art und um eine monözische. Eine solche kann in noch höherem Maß als ein tierischer Hermaphrodit als ein Mosaikbastard mit zwei positiven Faktoren betrachtet werden, bei dem bald der eine, bald der andere Geschlechtsfaktor überwiegt, was die Entstehung weiblicher oder männlicher Blüten bedeutet. (Diese Annahme ist zwar schon früher gemacht worden, konnte aber, weil andersartig begründet, von CORRENS mit guten Gründen verworfen werden.) In unserer Schreibweise nun sind die diözischen Bryonien in bezug auf das Geschlecht nach dem *Drosophila*-Typus strukturiert, nämlich

$$\begin{array}{cc} \text{♀} & \text{♂} \\ \text{MMFF} & \text{MMFf} \end{array}$$

Sie erzeugen somit unter normalen Verhältnissen wieder nur ♀ und ♂. Die monözische Form ist aber eine solche, deren Formel MMFF lautet mit etwa gleicher Potenz von M und F. Und nur die geringen Fluktuationen der Potenz lassen in der Pflanze bald ♂ bald ♀ Blüten zum Vorschein kommen. Es ist klar, daß eine solche Pflanze (die eigentlich ja ♀ ist), immer wieder nur Zwitter erzeugt. Was muß nun die Kreuzung *dioica* × *monoecia* (*alba*) unter dieser Voraussetzung ergeben?

1. *Dioica* ♀ × *monoecia* ♂.

$$\text{MMFF} \times \text{MMFF}$$

Gameten: **MF** **MF**Resultat: **MMFF**

Es dürfen also nur ♀ Pflanzen entstehen, das Resultat, das bekanntlich CORRENS erhielt. Diese ♀ sind allerdings anders gebaut als die ursprünglichen, sie haben ja nur ein **F**; leider ist die beweisende F_2 -Generation nicht möglich. Es wäre übrigens nicht zu verwundern, wenn ein solches ♀ gelegentlich zwittrig oder rein ♂ erschiene, nämlich falls eine besonders starke Minusvariation der Potenz von **F** eintritt und mit einer ebensolchen von **F** zusammentrifft.

2. *Monoecia* ♀ × *dioica* ♂.

$$\text{MMFF} \times \text{MMFf}$$

Gameten: **MF** $\left\{ \begin{array}{l} \text{MF} \\ \text{Mf} \end{array} \right.$ Resultat: **MFMF** **MFMf**

Das sind aber ♀ und ♂, was ebenfalls CORRENS in der Tat erhielt. Leider läßt sich keine F_2 -Generation gewinnen, aus der ohne weiteres hervorgehen müßte, ob die Interpretation richtig ist.

Ganz anders sind nun aber die Resultate SHULLS bei *Lychnis*. Der Versuch zeigt allerdings auch einen prinzipiellen Unterschied dem von CORRENS gegenüber. Die zur Bastardierung benutzten zwittrblütigen Pflanzen sind nämlich gelegentliche Zwitterbildungen innerhalb der gleichen Art, also eine Art von Mutationen, wie sie SHULL direkt nennt. Bedenken wir nun, was wir eben über die Möglichkeit gelegentlicher Zwitterbildung sagten, so ergibt sich folgendes: die normale *Lychnis dioica* hat wieder die Formeln:

$$\begin{array}{cc} \text{♀} & \text{♂} \\ \text{MMFF} & \text{MMFf} \end{array}$$

Daraus können nun akzidentelle Zwitterpflanzen auf mehrere Arten entstehen. Entweder wird beim ♀ die Potenz von **FF** geschwächt und der Zwitter **MMFF** entsteht, der dann ebenso strukturiert ist wie die *Bryonia alba*. Er würde also geselbstet wieder Zwitter geben. Eine andere Möglichkeit wäre ganz analog dem Auftreten vieler Mutanten. In einem oder einigen Pollenkörnern einer normalen ♂-Pflanze tritt als Mutation eine Potenzveränderung von **F** ein, derart daß dieses **F** die Eigenschaft annimmt, unter der Wirkung irgend welcher kleiner Reize stark nach der Minusseite seiner Potenz auszuschlagen, also gewissermaßen zwischen einem hochpotenzierten und niedrigpotenzierten Zustand zu pendeln,

in der gleichen Art wie es in bezug auf andere Faktoren die *ever sporting varieties* tun. Wir können diesen Weiblichkeitsfaktor $\overset{\infty}{F}$ schreiben. Aus der Befruchtung mit solchem Pollen entstehen natürlich außer normalen ♂ ♂, weibliche Pflanzen von der Zusammensetzung $\overset{\infty}{MMFF}$ und das sind die Zwitter. Bei Plusausschlag des $\overset{\infty}{F}$ entstehen gewöhnliche weibliche Sexualorgane $\overset{\infty}{MMFF}$, bei Minusausschlag männliche von der Zusammensetzung $\overset{\infty}{MMFF}$. (Für diese Art des ersten Auftretens läßt sich dann auch anführen, daß mehrere der so seltenen Zwitter gleichzeitig in einer Pedigreefamilie SHULLS auftraten.) Ein derartiger Zwitter nun muß folgende Fortpflanzungsverhältnisse zeigen:

$$\begin{array}{l}
 1. \quad \text{♀} \times \text{♀} \text{ (Zwittergeselbstet).} \\
 \quad \quad \quad \overset{\infty}{MMFF} \times \overset{\infty}{MMFF} \\
 \text{Gameten: } MF \quad \left\{ \begin{array}{l} MF \\ MF \\ \infty \end{array} \right. \\
 \text{Resultat: } 1 \overset{\infty}{MMFF} : 1 \overset{\infty}{MMFF} \\
 \quad \quad \quad 1 \text{ ♀} : 1 \text{ ♀}
 \end{array}$$

Dieses Resultat erhielt SHULL bei einem Teil seiner Zwitter.

$$2. \quad \text{♀} \times \text{♀} \text{ (Weibchen befruchtet mit Pollen eines Zwitters).}$$

$$\overset{\infty}{MMFF} \times \overset{\infty}{MMFF}$$

Muß das gleiche Resultat geben, da ja die gleiche Gametenzusammensetzung. Es wurde auch von SHULL erhalten.

$$3. \quad \text{♀} \times \text{♂} \text{ (Weibliche Zwitterblüte mit normalem Pollen).}$$

$$\overset{\infty}{MMFF} \times MMFF$$

Dies ist das gleiche wie eine normale Fortpflanzung, gibt also ♀ und ♂, was SHULL ebenfalls erhielt.

Nun erhielt SHULL von zwei anderen Zwitterpflanzen ganz andere Resultate. Sie besaßen nur befruchtungsfähigen Pollen, der bei Befruchtung eines normalen ♀ Männchen und Weibchen lieferte. Diese Zwitter müssen also anders entstanden sein wie erstere. Sie könnten einmal genau so zustande gekommen sein, wie die monoecischen Bryonien, also aus ♀, deren $\overset{\infty}{F}$ auf $\overset{\infty}{F}$ abgeschwächt sind, so daß sie geselbstet wieder Zwitter liefern müßten und mit einem ♀ rückgekreuzt nur ♀ ♀ erzeugen. Das war aber nicht der Fall. Sodann könnten sie aus ♂ hervorgehen, deren $\overset{\infty}{M}$ in der gleichen Weise schwankend geworden wäre, wie früher das $\overset{\infty}{F}$. Dann hätte eine solche Pflanze weibliche Organe

von der Zusammensetzung $\text{MM}\overset{\infty\infty}{\text{Ff}}$, indem die nach der Minusseite aus-
schlagenden MM nun dem F hypostatisch wären, während die männlichen
Organe $\text{MM}\overset{\infty\infty}{\text{Ff}}$ hießen, also genau wie die normalen ♂ strukturiert wären
und daher mit normalen Weibchen auch ♂ und ♀ erzeugen. Es
könnte dafür natürlich nur durch Selbstbestäubung dieser Blüten der
Beweis erbracht werden. Jedenfalls aber zeigt sich, daß die Annahme
von Potenzfluktuationen und von Potenzumschlägen nach Art der
ständig umschlagenden Sippen die vorliegenden Tatsachen leicht zu er-
klären vermag. Es braucht wohl auch nicht besonders hervorgehoben
zu werden, daß damit auch die Schwierigkeiten behoben werden, die
SHULLS Interpretation dadurch erwachsen, daß STRASBURGER fand, daß
mit *Ustilago* infizierte weibliche *Melandryen* Zwitterblüten bildeten.
Man hat ja auch früher schon (BURCK, CORRENS, BAUR, SHULL) den
Begriff der ständig umschlagenden Sippen für die Lösung des Geschlechts-
problems besonderer Fälle (der gynomonoecischen Pflanzen) angewandt,
aber in einer mehr allgemeinen Weise, so daß wir nicht näher darauf
einzugehen brauchen. Es sei denn auch bloß angedeutet, daß vielleicht
auch für die Erklärung der absonderlichen Vererbungsverhältnisse
solcher Sippen, wie sie neuerdings von Miss SAUNDERS (Vortrag auf der
Confér. intern. génét., Paris 1911) festgestellt wurden, der Begriff der
umschlagenden Potenz einen einfachen Schlüssel geben könnte¹⁾.

Es kann nun nicht unsere Aufgabe sein, auf Grund unserer Inter-
pretation die sämtlichen Varianten und Besonderheiten der Geschlechts-
vererbung zu beleuchten; der theoretische Teil dieser Arbeit möchte
sonst gar zu umfangreich werden. Wir greifen deshalb nur einige Tat-
sachenkomplexe heraus, über die neuere exakte Untersuchungen exi-
stieren. Das Prinzip scheint mir insbesondere in allen jenen Fällen

¹⁾ Im Begriff, diese Arbeit zum Druck zu schicken, erhalte ich die neue Publi-
kation SHULLS (Botan. Gaz. V. 52, Nov. 1911) über die Fortsetzung seiner Lychnis-
kulturen und konstatiere mit Vergnügen, daß die Resultate, die er in F_2 erhielt, aus-
nahmslos die sind, die nach obiger Interpretation erwartet werden müssen. Die
Erwartung ist ja nach obigen Gametenformeln, daß alle Hermaphroditen des 1. Typus,
welcher Herkunft sie auch seien, sich gleich verhalten und daß aus Hermaphroditen
gezeugene Weibchen sich genau wie normale ♀ verhalten. Dies trifft auch zu. Für
den 2. Typus aber ist zu erwarten, daß die erzeugten ♂ und ♀ sich nicht von
normalen unterscheiden, also rein weiterzüchten, was auch zutrifft. SHULL betrachtet
sie deshalb als nur somatische Modifikationen, was aber durchaus nicht nötig ist, wie
aus obiger Erklärung hervorgeht. Leider fehlt aber noch die entscheidende reziproke
Kreuzung. SHULLS Interpretation seiner Befunde klingt zwar wesentlich anders wie
meine, vielleicht aber ist die Hauptdifferenz die Ausdrucksweise, und SHULL wird mit
gutem Gewissen sich der meinigen anschließen können.

anwendbar zu sein, wo normalerweise oder im Experiment die sexuellen Verhältnisse schwankend sind und besonders in mehr oder minder hohem Maß sexuelle Zwischenstufen auftreten. Auch hier liegen wieder vor allem Untersuchungen aus dem Pflanzenreich vor, in dem solche Fälle ja ziemlich häufig vorkommen. Besonders CORRENS hat durch seine Zuchtversuche die verwickelten und für jedes Objekt nahezu spezifischen Verhältnisse geklärt. Betrachten wir nun einmal den Fall der *Plantago lanceolata*. Hier gibt es einmal rein weiblich blühende Pflanzen, dann zwittrige und dazwischen allerlei Übergangsstufen. Die Zwitter sind selbststeril. Es wurden nun einmal die gleiche weibliche Pflanze mit verschiedenartigem Pollen bestäubt, sodann umgekehrt mehrere Eipflanzen mit dem gleichen Pollen. Das Resultat war mit CORRENS' eigenen Worten: „1. Die Zusammensetzung der Nachkommenschaft hinsichtlich ihres Geschlechts hängt von der die Eizellen liefernden Pflanze ab“. Jede der drei Versuchspflanzen 122, 124b, 128 gab mit dem gleichen Bestäuber eine anders zusammengesetzte Nachkommenschaft; sie brachten z. B. mit Nr. 118 97, 81 und 59 % rein weiblicher Pflanzen hervor. 2. Die Zusammensetzung der Nachkommenschaft hängt aber auch von der die Pollenkörner liefernden Pflanze ab. Nach der Bestäubung mit dem Pollen von Nr. 118 bildete jede der drei obengenannten Versuchspflanzen mehr rein weibliche Nachkommen als nach der Bestäubung mit dem Pollen von Nr. 148, durch den jedesmal mehr zwittrige entstanden. 3. Je ausgesprochener eine Pflanze Keimzellen mit der weiblichen Tendenz bildet, um so geringer ist der Einfluß der Herkunft des Pollens. Bei den Stöcken Nr. 122 und 124b, die offenbar sehr stark und echt weiblich sind, ließ sich durch die Bestäubung mit dem Pollen von Nr. 149 statt mit dem von Nr. 118 die Prozentzahl der Weibchen nur um 7 % herabdrücken, bei Nr. 128, die nur teilweise echt weiblich ist und schon mit dem Pollen von Nr. 118 nur 59 % gebildet hatte, dagegen um 40 %. Dabei kann es unentschieden bleiben, ob die Unterschiede in der Entfaltungstärke der weiblichen Anlagen liegen oder in der Prozentzahl, in der neben den Keimzellen mit weiblicher Tendenz solche mit mehr oder weniger zwittriger Tendenz gebildet werden. 4. Der Einfluß des Pollens zeigt sich aber nicht nur bei den zwei extremen Geschlechtsformen, er tritt auch bei den Zwischenstufen hervor. Unter dem Einfluß des Pollens von Nr. 149 steigt die Prozentzahl der überwiegend zwittrigen Nachkommen, unter dem des Pollens von Nr. 118 die der überwiegend weiblichen Nachkommen“.

Für eine Interpretation dieser Tatsachen ist nun die erste Voraussetzung die, daß man sich über die faktorielle Grundlage dieses Systems im Klaren ist. Und da scheint es mir selbstverständlich zu sein, daß sowohl die reinen Weibchen wie die Zwitter und die Übergänge faktoriell des gleichen Geschlechts, nämlich weiblich sind und ihnen die Erbformel $MMFF$ zukommt. Ob ein ♀, ♂ oder Übergang vorliegt, hängt aber ausschließlich von dem Potentialverhältnis von M zu F ab. Benutzen wir den früher schon benutzten Begriff des epistatischen Minimums, so ist eine Pflanze rein ♀, bei der die Potentialdifferenz $(FF) - (MM)$ nicht kleiner ist als das epistatische Minimum. Ist sie aber kleiner bis zu dem Betrag, der bereits M das Übergewicht über F geben würde, so entstehen die verschiedenen Stufen der Zwitter, in denen bald F bald M die Oberhand behält, ähnlich wie die Faktoren G und A bei unsern Gynandromorphen. Diese Interpretation erfordert also die Annahme, daß im Gegensatz zu normalgeschlechtlichen Pflanzen bei diesen gynodioecischen Pflanzen die Potenz des Geschlechtstfaktors F eine stark variable ist. Wir wissen ja aus der Variationslehre, daß es Eigenschaften gibt, die nur eine geringe Neigung zur Fluktuation haben, andere die schon auf schwache Reize hin stark fluktuieren: eben so dürfen wir auch für die Potenz des Faktors F annehmen, daß sie normalerweise wenig auf alltägliche Reize reagiert, bei diesen Formen aber die Neigung zu starker Fluktuation besitzt.

Wir haben also weibliche Pflanzen, wenn bei der Befruchtung eine Faktorenkombination entsteht, bei der die Potentialdifferenz $(FF) - (MM)$ das epistatische Minimum überschreitet. Bei der Bildung der Keimzellen einer solchen Pflanze wirken dann die Potenzfluktuationen bedingenden Außen- oder Innenreize und bestimmen den Mittelwert und die Variationsbreite der Potenzfluktuation. Da die Potenz hier von Haus aus eine ziemlich hohe ist, so ist nach Analogie mit den Tatsachen der Variationslehre (Prinzip der Düngung der Mutterpflanze von De VRIES!) anzunehmen, daß das Mittel der Potenz im allgemeinen relativ hoch bleiben wird. Genau das gleiche nur in umgekehrtem Sinn muß dann für die fluktuationsfähigen Potenzen von F der Zwitterpflanzen gelten, bei denen ja $(F + F) - (M + M)$ kleiner ist als das epistatische Minimum. Der Grad der Potenzfluktuation der Faktoren F ist also in diesen Versuchen das, was sich als die individuell schwankende Geschlechtstendenz der beiderseitigen Eltern zeigte. Illustrieren wir das an einem fingierten Beispiel, ganz analog unseren obigen Ausführungen über die Potenzen von G und A .

Nehmen wir an, die Potenz von M betrage hier 50 Einheiten, und 20 sei das epistatische Minimum für Weibchen. Jedes F muß also

mindestens den Wert 60 haben, damit Weibchen entstehen. Geringere Werte führen aber zu mehr oder weniger hochgradigen Zwittern. Nehmen wir nun 3 weibliche Pflanzen an, die also als solche hochpotenziert (mit gutgenährter Potenz!) geboren sind, in deren Keimzellen somit die Fluktuation der Potenz von F um einen relativ hohen Mittelwert herum erfolgen wird. Die Fluktuationsbreite soll betragen bei Pflanze 1 60—100, bei Pflanze 2 50—90 und bei Pflanze 3 40—80. Zur Bestäubung werden zwittrige Pflanzen verwandt, und zwar eine mit sehr günstigen Fluktuationen von F im Pollen, nämlich 40—80, eine andere mit $F=30$ —70. Alle diese Fluktuationen treten in annähernd binomialer Verteilung auf.

Wird nun $\varnothing$ 1 mit Pollen 1 bestäubt, so ergibt sich für die Potentialdifferenz $(F+F)-(M+M)$ bei Annahme von Klassen von je 10 in der Nachkommenschaft die Reihe der Potentialdifferenzen:¹⁾

0 10 20 30 40 50 60 70 80

Sie könnten etwa in folgender (variationsstatistisch nicht einwandfreien, was aber für unsere Beweisführung gleichgültig ist) Reihe von Prozentzahlen vertreten sein:

Potentialdifferenz: 0 10 20 30 40 50 60 70 80
 % Individuen: 3 6 10 18 26 18 10 6 3

Da das epistatische Minimum für Weiblichkeit = 20 ist, so entstehen bei dieser Paarung 19 % Zwitter (alle Individuen links von 20).

Die Pflanze 2 mit dem gleichen Pollen bestäubt ergibt in gleicher Art:

Potentialdifferenz: — 10 0 10 20 30 40 50 60 70
 % Individuen: 3 6 10 18 26 18 10 6 3

Das sind aber 37 % Zwitter.

Die Pflanze 3 aber gibt mit dem gleichen Pollen die Reihe:

Potentialdifferenz: — 20 — 10 0 10 20 30 40 50 60
 % Individuen: 3 6 10 18 26 18 10 6 3

Das sind aber 63 % Zwitter.

Diese 3 Beispiele zeigen also die Interpretation für den oben zitierten 1. Satz von CORRENS: 3 verschiedene $\varnothing$ geben mit dem gleichen Bestäuber 3, 19 und 41 % Zwitter.

Wenden wir nun bei den gleichen $\varnothing$ $\varnothing$ den zweiten Bestäuber mit Potenz 30—70 an, so erhalten wir die 3 Reihen:

¹⁾ $M+M$ ist stets = 100. $F+F$ kombiniert sich aus den Reihen 60, 70, 80, 90, $100+40$, 50, 60, 70, 80. Die Minimalsumme beträgt also $60+40=100$, die Maximalsumme $100+80=180$.

1. Potentialdifferenz: — 10 0 10 20 30 40 50 60 70
 % Individuen: 3 6 10 18 26 18 10 6 3

Das sind aber 37 % Zwitter.

2. Potentialdifferenz: — 20 — 10 0 10 20 30 40 50 60
 % Individuen: 3 6 10 18 26 18 10 6 3

Das sind 63 % Zwitter.

3. Potentialdifferenz: — 30 — 20 — 10 0 10 20 30 40 50
 % Individuen: 3 6 10 18 26 18 10 6 3

Das sind aber 81 % Zwitter.

So sehen wir also die Illustration zum 2. Satz von CORRENS, daß mancher Pollen mehr Zwitter erzeugt, als anderer; wir finden aber auch den dritten Satz erklärt, daß die Herkunft des Pollens umsoweniger in Betracht kommt, je stärker die weibliche Tendenz einer Pflanze ist. In der hochpotenzierten Pflanze 1 wurden durch den 2. Pollen 18 % mehr Zwitter erzeugt, bei der Pflanze 2 aber 26 % mehr durch den gleichen Pollen. Und auch der letzte Satz trifft zu, die Wirkung des Pollens auf die sexuellen Zwischenstufen, deren Ausbildung natürlich von der Lage der Potentialdifferenz zum O-Punkt abhängt. Je niedriger die Potenz, um so zahlreicher werden die Glieder links vom Nullpunkt, also die hochgradigen Zwitter. Die Interpretation erweist sich also als ausreichend für die Erklärung des Falls. Auf ihrem Grund läßt sich sogar eine Möglichkeit sehen, auf variationsstatistischem Wege wirkliche (natürlich relative) Zahlenwerte für die Potenzen zu bestimmen. Es wäre dazu nur isolierte Aufzucht jeder einzelnen Tochterpflanze teils unter identischen, teils unter differenten Bedingungen nötig und nachherige Bestäubung mit dem gleichen wie mit differentem Pollen.

Diesen bedeutungsvollen Untersuchungen von CORRENS steht nun ein direktes Analogon aus dem Tierreich gegenüber, R. HERTWIGS Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei den Fröschen. Die prinzipielle Differenz besteht nur darin, daß es sich um normalerweise bisexuelle Tiere handelt, also reine ♂ und ♀, so daß sich also hier der normale bisexuelle Geschlechtsbestimmungsmodus mit der Wirkung von Potenzschwankungen kombinieren muß. HERTWIGS Hauptresultat ist nahezu identisch mit dem CORRENS'schen: Es gibt ♀ sowohl wie ♂, die nach Lokalitäten oder Individuen verschiedene Neigung haben, normale Tiere oder sexuelle Zwischenstufen zu erzeugen. Wenn bestimmte ♂ ♂ mit verschiedenartigen ♀ ♀ gepaart werden, welche letztere von Lokalitäten stammen, die normale Geschlechtsentwicklung zeigen, fördern sie in starkem Maß das Auftreten der sexuellen Zwischenstufen.

(sog. indifferente Formen). Wird das gleiche Sperma aber zu Eiern gegeben, die zur Bildung der Indifferenten neigen, so erscheint ein Überschuß an Weibchen. Auch dieser Fall läßt sich auf Grund der Annahme von Potenzfluktuationen verstehen. Wenn wir für das ♀ die Formel $FFMm$ und das ♂ $FFMM$ mit epistatischem M annehmen, so wird der Fall ohne weiteres durch Annahme von Potenzfluktuationen der Faktoren F und zwar im Sinn einer Potenzerhöhung erklärt, wie das sich im einzelnen leicht auf Grund der vorhergehenden Ausführungen durchführen läßt.

Wenn sich somit die Begriffe der fluktuierenden, umschlagenden und erblich wechselnden (also ständig mutierenden) Potenz der Geschlechtsfaktoren für mancherlei Fälle des Geschlechtsproblems als klärend erweisen, so gibt es andererseits eine Fülle von Tatsachen, zu deren Interpretation weder die rein mendelistische Erklärung noch ihre Kombination mit dem Potenzbegriff ausreicht. Das sind alle jene komplizierten Geschlechtsformen mit Generationswechsel, Heterogonie, obligater Parthenogenese usw. Für alle diese Fälle ist außer den sonst vorhandenen prinzipiell wohl einheitlichen Verhältnissen der Erbfaktoren noch ein besonderer Mechanismus nötig. Denn das Wesen aller dieser komplizierteren Fortpflanzungsmodi ist immer eine gewisse Zwangsläufigkeit, also z. B. Parthenogenese erzeugt bei der Biene nur Männchen, Befruchtung bei Daphnien und Blattläusen nur Weibchen, bei *Ascaris nigrovenosa* in einem Fall getrennte Geschlechter, im anderen Hermaphroditen. Gerade über solche Fälle besitzen wir aber dank der zytologischen Studien der letzten Jahre eine gewisse Kenntnis: eine ganze Reihe solcher Erscheinungen sind dadurch völlig verständlich geworden, während sie sonst einfach rätselhaft bleiben müßten. Diese Tatsache, ebenso wie die, daß sich die geschlechtsbegrenzte Vererbung anders als zytologisch nicht verständlich machen läßt, sollte den Forschern zu denken geben, die, wie etwa JOHANNSEN neuerlich, so lebhaft gegen die Chromosomentheorie und die Verbindung der zytologischen Forschung mit der Erblchkeitslehre auftreten. Wir wollen hier auf diese Tatsachen nur soweit noch kurz eingehen, als sie uns durch Mitverwendung des Potenzbegriffes noch weiter geklärt werden zu können scheinen.

Die wichtigsten Tatsachenkomplexe, die für die Erklärung solcher verwickelter Erscheinungen sich bisher fruchtbar erwiesen haben, sind: 1. Das Vorhandensein determinierter Reifeteilungen. Beispiel: Bei *Phylloxera* entfernen die Eier, aus denen ♂♂ entstehen, bei der Reife-

teilung ein Chromosom mehr aus dem Ei. Nach unserer Schreibweise ist dies eines der Chromosome, die den epistatischen Faktor F enthalten; wenn die ♀♀ FFMM heißen, sind die Männchen MMFf. 2. Das Zugrundegehen einer Art von Spermatozoen, wenn 2 Arten gebildet werden. Beispiel: Bei *Phylloxera* gehen die ihrer Chromosomenzahl nach ♂♂ bestimmenden Spermatozoen (Mf) zugrunde, ebenso bei *Ascaris nigrovenosa*. 3. Das Entfernen eines Chromosoms in einem frühen Stadium der Geschlechtszellen, so daß die weibliche Zahl in die männliche übergeht. Beispiel: Die hermaphroditische Generation von *Ascaris nigrovenosa*. In diesem Fall bildet also der Hermaphrodit Spermatogonien weiblicher Faktorenkonstitution FFMM, die dann in FfMM übergehen. 4. ♂ und ♀ werden bei Generationswechsel nicht amphigon erzeugt, sondern ungeschlechtlich im Zusammenhang mit Reduktionsteilungen (Sporentetraden der Kryptogamen). Es erzeugt also die diploide Generation MMFf (oder auch FFMM?) durch die Reduktion bei der Sporenteilung die haploiden ♂♂ Mf und ♀♀ FM. 5. Bei Wechsel parthenogenetischer und amphigoner Vermehrung haben parthenogenetische ♀♀ die diploide, ♂♂ und befruchtungsbedürftige Eier die haploide Chromosomenzahl (*Neuroterus*, Rotatorien?, Daphnien?).

In allen diesen Fällen ist das Wesen der Geschlechtsvererbung durch den spezifischen Chromosomenmechanismus festgelegt, der sich jetzt schon in so vielen Fällen hat nachweisen lassen. Wie man im einzelnen dabei sich die Faktorenverteilung vorstellen will, bleibt in letzter Linie gleichgültig, wenn die Hauptsache feststeht, daß der ordnungsmäßige Ablauf des gegebenen Mechanismus die betreffenden spezifischen Erscheinungen der Geschlechtsvererbung mit der Notwendigkeit einer maschinellen Produktion bewirkt. In allen diesen Fällen kommt aber ein neues Element noch zum Geschlechtsproblem hinzu, zur Frage der Geschlechtsvererbung gesellt sich noch die nach der Geschlechtsbestimmung, d. h. nach jenen Faktoren, welche den betreffenden Mechanismus im richtigen Augenblick in Bewegung setzen, welche also z. B. im *Phylloxera*-Ei gerade ein Chromosom austreiben oder welche bestimmte Spermienarten nicht zur Befruchtung kommen lassen. Welcher Art diese Faktoren sind, ist zweifellos ein Problem für sich. Eins kann bereits als sicher betrachtet werden, daß für die meisten Fälle irgendwelche Zusatzfaktoren nach mendelistischer Art, also ein Abstoßungsfaktor für das x-Chromosom oder dgl., nicht zur Erklärung herangezogen werden können. Denn gerade diese, den Sexualmechanismus bestimmenden Kräfte sind nicht einem alternativen Vererbungsmechanismus unterworfen (vielleicht mit Ausnahme des reinen Gene-

rationswechsels und der reinen Heterogonie?), sondern sind labil, in hohem Maß von inneren wie äußeren Faktoren beeinflussbar, wie vor allem die Experimente mit Rotatorien, Phylloxerinen, Daphnien lehren. Vielleicht könnte aber auch hier der Begriff der fluktuierenden Potenz der Geschlechtsfaktoren sich als fruchtbar erweisen. Auch sie zeigte sich als von äußeren und inneren Faktoren beeinflussbar und könnte in ihren verschiedenen Zuständen auch verschiedenartige Abstoßungen und Anziehungen bedingen¹⁾. Doch hat es keinen Zweck, darüber Hypothesen auszuspinnen, die vor der Hand ebenso wenig besagen würden, als die schon vorhandenen.

Zum Schluß seien noch ein paar Sätze zugefügt über zwei Punkte, über den Potenzbegriff und über den Gynandromorphismus. Es ist nicht das erste Mal, daß der Begriff der Potenz eines Erbcharakters aufgestellt wird. Vor allem hat CASTLE ihn mit Glück benutzt, um die Wirkung der Selektion bei der Färbung der „hooded rats“ zu erklären. Es scheint mir, daß noch manche andere Erscheinung der Erblchkeitslehre unter diesem Gesichtspunkt an Klarheit gewinnen könnte, z. B. die Mosaikbastarde, und die *Presence-absence*-Theorie. Ich hoffe, bald diese Fragen an Hand eigener Befunde gesondert besprechen zu können. Was sodann die in dieser Arbeit behandelte Erscheinung des Gynandromorphismus betrifft, so möchte ich nicht so weit gehen, die Erklärung, zu der wir gelangten, auf alle Fälle anwenden zu wollen. Die verschiedenartigen bekannten Gynandromorphen sind ihrem Wesen nach nicht identisch. Manche sind äußerlich bilateral, andere mosaikartig ausgebildet, manche sind eingeschlechtig, andere aber zwittrig. Es ist daher im einzelnen Fall getrennt zu entscheiden, was vorliegt, unter Berücksichtigung des für die betreffende Form gültigen Mechanismus der Geschlechtsvererbung. Ich bezweifle allerdings nicht, daß das Erklärungsprinzip stets das gleiche sein muß. Und ganz das entsprechende gilt überhaupt für die Art der Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere, die bei prinzipieller Gleichartigkeit doch im einzelnen sehr verschieden sein kann. Ich spare mir aus diesem Grunde auch eine Besprechung der betreffenden Literatur bis zu weiteren Mitteilungen auf, die ich später über ähnliche Gegenstände hoffe machen zu können.

¹⁾ Es ist nicht uninteressant, in diesem Zusammenhang auf folgende Tatsache hinzuweisen: Wir hatten Inzucht als potenzherabsetzenden Faktor kennen gelernt. Ich werde später hier über einen Fall berichten, in dem in einer Schmetterlingskultur durch Inzuchtschädigung ein Faktorenausfall stattfand. Der Ausfall eines Geschlechtsfaktors spielt ja bei obigen Mechanismen auch oft eine Rolle und die dauernde Parthenogenese und Inzucht sind vielleicht mehr verwandt, als es auf den ersten Blick scheint.

Zitierte Literatur.

- BAUR, E. Neuere Untersuchungen über die Vererbung der Geschlechtsformen bei den polyözischen Pflanzen. (Krit. Ref.) Botan. Zeitg. v. 65 1907.
- BRAKE, B. Resultate der Kreuzung zwischen *Lymantria japonica* Motsch und *Lymantria dispar*. Entom. Zeitschr. 1907.
- Zuchtergebnisse von *Lym. hybr.* (v. *japonica* ♂ $\times$ *dispar* ♀). Ibid. 1908.
- Drittes Zuchtergebnis von *Lym. hybr.* usw. Ibid. 1909.
- Fortsetzung der Hybridenzuchten von *Lym. v. japonica* usw. Ibid. 1910.
- C. FRINGS. Einige weitere Ergebnisse der BRAKESchen *Lymantria dispar* L.-Zuchten. Ibid. 1911.
- BURCK, W. On plants, which in the natural state etc. Proc. Kon. Ak. Weetensch. Amsterdam 1906.
- CASTLE, W. E. A mendelian view of sex heredity. Science 1909.
- Heredity. New York and London 1911.
- CORRENS, C. Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiözischen Blütenpflanzen. Ber. deutsch. Bot. Ges. 26a 1908.
- DONCASTER, L. Sex Inheritance in the moth *Abraxas grossulariata* and its var. *lacticolor*. Rep. Evol. Ctee. 1908.
- GOLDSCHMIDT, R. Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig 1911.
- GULICK, A. Über die Geschlechtschromosomen bei einigen Nematoden. Arch. Zellf. 6 1911.
- HEGNER, R. W. Effects of removing the germ-cell determinants etc. Biol. Bull. 16 1908.
- KOPEČ, St. Experimentaluntersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen. Bull. Ac. Sc. Cracovie, Cl. Sc. Math. Nat. 1908.
- MEISENHEIMER, J. Experimentelle Studien über Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. Jena 1909.
- MORGAN, Th. H. An Attempt to analyze the constitution of the Chromosomes on the basis of sex-limited inheritance in *Drosophila*. Journ. Exp. Zool. 11 1911.
- OUDEMANS, J. Th. Falter aus kastrierten Raupen. Zool. Jahrb. Abt. Syst. 12 1899.
- PICET, A. Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons. Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève 35 1905.
- SHULL, G. H. Inheritance of sex in *Lychnis*. Bot. Gaz. 49 1910.
- SMITH, H. Studies in the experimental analysis of sex. Quart. J. Micr. Sc. 54 1910.
- SPILLMAN, W. J. Spurious allemorphism. Amer. Natur. 42 1908.
- STEINACH, E. Geschlechtstrieb und echtsekundäre Geschlechtsmerkmale usw. Centrbl. Physiol. 24 1910.
- STRASBUGER, E. Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. wiss. Bot. 48 1910.
- WILSON, E. R. The chromosomes in relation to the determination of sex. Science Progress 16 1910.
- Studies on chromosomes VII. Journ. Morphol. 22 1911.

Tafelerklärung zu Tafel I und II.

Tafel I.

Photo. 1 ♂ } *Lymantria dispar*.

„ 2 ♀ }

„ 3 ♂ } v. *japonica*.

„ 4 ♀ }

„ 5—14. *hybr. dispar* $\times$ *japonica*. Aufsteigende Reihe gynandromorpher Beschaffenheit von dem fast normalen ♀ Fig. 5 bis zu dem ♀ Fig. 14, das äußerlich kaum von einem ♂ zu unterscheiden ist. Nr. 5—8, die an der Grenze des normalen liegen, zeigen den schwachen Gynandromorphismus, wie er erst bei Kreuzung von Inzuchtmaterial in BRAKES Zuchten auftrat. Die Stücke 8, 11, 12 zeigen deutlich die hellen Mosaikflecken.

„ 15—18. Durch Inzucht von BRAKE erhaltene gynandromorphe *japonica* ♀.

Tafel II.

Serie gynandromorpher ♂♂ BRAKEScher Zucht in stufenweiser Ausbildung. Unten zum Vergleich ein normales Pärchen.

Goldschmidt: *Lymantria*