unanalysierbar wird, und daß dann im allgemeinen ein mittlerer Ton herauskommt, beseitigt nicht jenen Gegensatz zwischen Ton- und Gesichtssinn.

Im gleichen Jahre (1916) kommt *Stumpf* auf seine Theorie der Gefühlsempfindungen zurück¹⁾, die er gegen *Brentano*, *Kölpe*, *Titchener*, *Ziehen* u. a. energisch verteidigt. Ein weiterer Artikel behandelt einen bemerkenswerten Fall von pathologischem „Verlust der Gefühlsempfindungen im Tongebiete“²⁾. *Stumpf* entnimmt ihm mit Recht, daß der sogenannte Gefühlston trennbar ist von den Tönen selbst, also keine immanente Eigenschaft der Tonempfindungen darstellt.

Zur 100-jährigen Wiederkehr von *Lotzes* Geburtstag (21. Mai 1817) veröffentlicht *Stumpf* als verehrender Freund und ausgezeichnete Kenner jenes großen Denkers und seiner Philosophie einen Gedächtnisaufsatz³⁾.

Mit einer unlängst erschienenen umfangreichen Akademieabhandlung dringt der Jubilar in ein neues Spezialgebiet, die Phänomenologie der Gesichtsempfindungen⁴⁾, ein. Den Hauptgegenstand einer sorgfältigen Untersuchung bildet die früher viel verhandelte Frage nach den Intensitätsunterschieden der Farbenempfindungen. *Stumpf* bahnt sich wiederum den Weg durch Festlegung begrifflicher Grundlagen, insbesondere des Attributsbegriffes. Unter den Attributen oder Grundeigenschaften einer Gattung von Sinnesempfindungen versteht er ihre immanenten, wesentlichen und primären Merkmale. Immanent heißen Merkmale, die aus den Empfindungsinhalten selbst geschöpft sind, nicht aus ihren Ursachen oder Wirkungen oder aus begleitenden Erscheinungen; darum gehört z. B. die Aufdringlichkeit, die Fähigkeit, sich der Aufmerksamkeit aufzudrängen, nicht zu den immanenten Merkmalen von Farbempfindungen. Primär nennt *Stumpf* Empfindungseigenschaften, die nicht auf Unterschieden der räumlichen Erscheinungsform und nicht auf individueller Erfahrung beruhen; der Glanz z. B. ist also nicht primär, da er wohl nur auf Grund gewisser räumlicher Anordnungen von Empfindungsinhalten auftritt.

Indem *Stumpf* überhaupt von den räumlichen und zeitlichen Eigenschaften absieht, kommt seine phänomenologische Untersuchung zu dem Ergebnis, daß mindestens drei Attribute an den Gesichtsempfindungen zu unterscheiden sind: *Qualität* (bei den getönten Farben auch Farberton genannt), *Helligkeit* und *Stärke*.

Der *Qualität* nach sind alle Gesichtsempfindungen (also auch Rotgelb, Grünblau, Rosa und dergl.) einfach („Einheitslehre“). Sie können auf sechs (bzw. fünf) ausgezeichnete Qualitäten: Schwarz, Weiß, Rot, Grün, Blau, Gelb, bezogen werden, und bei solchem Beziehen muß eine gegebene Farbenempfindung ihrer Natur nach zu ganz bestimmten Grundqualitäten hingeordnet werden. *Stumpf* erkennt den phänomenologischen Gehalt der Heringschen Lehre von den (eben angeführten) sechs Grund-, Haupt- oder Urfarben an (nur mit einem Vorbehalt in bezug auf die Dualität von Weiß und Schwarz).

Daß man neben der *Qualität* die *Helligkeit* als ein besonderes Attribut ansehen muß, geht aus der Tatsache der Eigenhelligkeit oder spezifischen Helligkeit der Urfarben hervor; unter den getönten Farben ist Gelb am hellsten, Blau am dunkelsten. Auch an der schwarzweißen Reihe sind *Qualität* und *Helligkeit* begrifflich auseinander zu halten. Die Grundfarben bilden unter gleichen Beleuchtungsverhältnissen und gleicher Adaptation nach ihrer Helligkeit eine zwischen dem tiefsten Schwarz und dem höchsten Weiß liegende Reihe.

Der *Stärke* nach liegen die Gesichtsempfindungen zwischen dem Augenschwarz und dem direkten Sonnenlicht. Diese Extreme zeigen einen deutlichen und großen Stärkeunterschied. Hingegen weisen die Farben bei gewöhnlicher Tagesbeleuchtung nur geringe, experimentell wohl kaum eindeutig feststellbare Stärkeunterschiede auf.

Die „Sättigung“ ist kein Attribut. Da jede Farbempfindung etwas einfaches ist, also z. B. die Rosaempfindung nicht aus einer Rot- und einer Weißempfindung zusammengemischt ist, kann sie auch nicht durch Verstärkung einer Teilempfindung, also etwa des Rot, stärker gesättigt werden. Doch kann man den Ausdruck Sättigung für die Annäherung einer Farbe an ihr „Ideal“ beibehalten. —

Überaus reich, vielseitig und gediegen ist die Forscherarbeit, von der wir zu berichten hatten. Möchte *C. Stumpf* noch viele Jahre lang mit frischer Kraft den Reichtum seines Werkes mehren.

Die Konkurrenz der männlichen um die weiblichen Keimzellen und das Zahlenverhältnis der beiden Geschlechter.

Von Prof. Dr. C. Correns, Berlin-Dahlem,
Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.

Es ist längst bekannt, daß man bei getrenntgeschlechtigen Organismen, Tieren wie Pflanzen, die beiden Geschlechter nicht in genau gleichen Zahlen findet, sondern daß bald das eine, bald das andere Geschlecht zahlreicher ist. Beim Menschen kommen in Mitteleuropa auf 100 Mädchen-geburten ungefähr 106 Knaben-geburten, und ge-

¹⁾ Apologie der Gefühlsempfindungen. Zeitschr. f. Psychol. Bd. 75, 1916, 38 S.

²⁾ Verlust der Gefühlsempfindungen im Tongebiete (musikalische Anhedonie). Zeitschr. f. Psychol. Bd. 75, 1916, 15 S.

³⁾ Zum Gedächtnis *Lotzes*. Kantstudien Bd. 22, 1917, 26 S.

⁴⁾ Die Attribute der Gesichtsempfindungen. Abh. d. k. p. Akad. d. Wiss., Jahrg. 1917. Phil.-Hist. Kl. Nr. 8, Berlin 1917.

nau das gleiche Verhältnis hat anfangs der 80er Jahre Heyer beim Bingelkraut (*Mercurialis annua*) gefunden. Bei anderen Arten überwiegt das weibliche Geschlecht, im Pflanzenreich z. B. beim Hanf.

Das Zahlenverhältnis der beiden Geschlechter ist also für jede Spezies charakteristisch. Freilich fällt es nicht immer genau gleich aus. Für den Menschen ist ja bekannt, daß die Sterblichkeit des männlichen Geschlechtes größer ist, so daß sich einerseits der Knabenüberschuß der Geburten allmählich ausgleicht und schließlich das weibliche Geschlecht überwiegt, und daß andererseits die Zahl der Knabenkonzeptionen die der Mädchenkonzeptionen noch weit mehr übersteigt, als die Zahl der Knabengeburten die der Mädchen Geburten, so daß für sie etwa das Verhältnis 125 zu 100 herauskommt. Die verschiedenen Sippen ein und derselben Art können sich ferner durch ihr Geschlechtsverhältnis unterscheiden. So wird bei den Negern der Vereinigten Staaten eher ein Überschuß von Mädchen geboren, während bei der weißen Bevölkerung das Verhältnis etwa das gleiche wie bei uns ist. Und schließlich hat man durch statistische Untersuchungen feststellen können, daß die verschiedensten Bedingungen darauf Einfluß haben können. Bei älteren Erstgebärenden ist z. B. der Knabenüberschuß noch bedeutend größer als sonst schon.

Es hat nun nicht an Bemühungen gefehlt, auf dem Wege des Experimentes eine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zu erzielen, ja, alle die vielen Versuche, die gemacht worden sind, um bei Tier und Pflanze die Geschlechtsbestimmung in die Hand zu bekommen, laufen auf dieses Problem hinaus. Aber von den vielen Rezepten, die man gefunden zu haben glaubte, haben nur ganz wenige einer kritischen Prüfung standgehalten. Ich will auf die vielen widerlegten Angaben nicht eingehen, sondern nur einige sichere Ergebnisse kurz erwähnen. Wir können in manchen Fällen, wo geschlechtliche und ungeschlechtliche Generationen abwechseln, die Geschlechtlichkeit überhaupt herbeiführen. Wir sind imstande, die Larven des Wurms *Bonellia viridis* je nach der Ernährung zu Männchen oder Weibchen werden zu lassen, wie das Baltzer gezeigt hat. Wir können bei einem anderen Wurm, *Dinophilus apatris*, durch Temperaturänderung mehr Eikeime als sonst verschmelzen lassen und so mehr große, weibchengebende Eier erhalten, oder die Verschmelzung verhindern, und so mehr kleine, männchengebende Eier erzielen. Mehrfach ist es gelungen, durch Ersatz des einen Elters in einem Elternpaare $A + B$ durch ein Individuum C , das eine andere geschlechtliche Veranlagung hat, eine anders zusammengesetzte Nachkommenschaft zu erhalten. Die ersten derartigen Versuche habe ich selbst bei Pflanzen, und Richard Hertwig bei Fröschen ausgeführt; in neuester Zeit hat R. Goldschmidt auf diese Weise sehr schöne Erfolge erzielt. Endlich ist noch

eines bekannten Versuches von Richard Hertwig zu gedenken, der dadurch, daß er die Befruchtung von Froscheiern weiter und weiter hinausschob, immer mehr Männchen und schließlich nur noch solche erhielt.

Diese wenigen Bemerkungen müssen genügen, um den Stand der Frage zu zeigen.

Die neuen Versuche, über die ich hier kurz berichten will¹⁾, gehen von folgender Überlegung aus.

Nach den Untersuchungen der letzten zehn Jahre wissen wir, daß die Geschlechtsbestimmung im Tier- und Pflanzenreich in weitaus der Mehrzahl der Fälle — *Bonellia* und *Dinophilus*, die oben erwähnt worden sind, gehören gewiß zu den seltenen Ausnahmen — in folgender Weise vor sich geht: Das eine „homogametische“ Geschlecht (in den meisten Fällen das weibliche) bringt nur einerlei Keimzellen (Eizellen) hervor, die alle die gleiche (weibliche) Tendenz besitzen, während das andere „heterogametische“ Geschlecht (meist das männliche) zwei Sorten von Keimzellen (Spermien) bildet, die sich im Tierreich oft schon dadurch unterscheiden, daß die eine in ihrer Kernsubstanz ein Chromosom mehr hat, als die andere. Die eine Sorte läßt die Tendenz der Keimzellen des homogametischen Geschlechtes (der Eizellen) unverändert, so daß wieder dieses (weibliche) Geschlecht entsteht. Die andere Sorte verändert dagegen irgendwie diese Tendenz und ruft so die Entstehung des eigenen, heterogametischen (männlichen) Geschlechtes hervor. Wir können den Vorgang der Geschlechtsbestimmung in völlige Parallele mit der Rückkreuzung eines einfachsten mendelnden Bastardes (= heterogametisches Geschlecht) mit seinem einen rezessiven Elter (= homogametisches Geschlecht) bringen.

In beiden Fällen müssen wir annehmen, daß die zwei Sorten Keimzellen durch eine bestimmte Kernteilung, die Reduktionsteilung, entstehen und deshalb zunächst im Verhältnis 1:1 vorhanden sein müssen. Ist das der Fall, dann müßten auch die beiderlei Individuen, die unter Beteiligung der zwei Sorten Keimzellen gebildet werden, in gleichen Zahlen entstehen. Das trifft nun für die Rückkreuzung des mendelnden Bastardes mit seinem rezessiven Elter im allgemeinen zu, nicht aber für die Geschlechtsbestimmung. Das Zahlenverhältnis der Geschlechter weicht fast ausnahmslos, und oft sehr auffällig, vom Verhältnis 1:1 ab, wie wir schon sahen.

Nun gibt es aber auch bei mendelnden Bastarden Fälle, wo das Zahlenverhältnis der Nachkom-

¹⁾ Die ausführliche Mitteilung „Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses“ ist in den Sitzungsberichten der Kgl. Preussischen Akademie der Wissenschaften 1917, S. 685 u. f. erschienen. Auf sie muß, sowohl wegen der theoretischen Grundlagen, als wegen der Versuchsanstellung und der Zahlenangaben verwiesen werden.

enschaft stark von dem abweicht, was nach der Theorie erwartet werden sollte. Ich konnte, als ich 1902 den ersten einschlägigen Fall beschrieb, auch gleich zeigen, daß die Keimzellen zwar genau im Verhältnis 1:1 gebildet werden, daß aber zwischen den zwei Sorten männlicher Keimzellen eine Konkurrenz um die weiblichen Keimzellen stattfindet. Die eine Sorte ist im Vorteil, wahrscheinlich — es handelt sich um eine höhere Pflanze, den Mais —, weil die Schläuche dieser Sorte Pollenkörner die (den Spermien der Tiere gleichwertigen) Spermakerne rascher zu den Eizellen der Samenanlagen befördern, als die Schläuche der andern Sorte die ihren. Sobald nämlich die Möglichkeit einer Konkurrenz ausgeschlossen wurde — wie, wollen wir hier nicht näher verfolgen —, stellte sich das zu erwartende Zahlenverhältnis ein.

Diese auf dem Gebiet der Bastardforschung entstandene Vorstellung von einem Konkurrenzkampf mit ungleichen Chancen unter zweierlei Sorten Keimzellen habe ich dann auf die Geschlechtsbestimmung übertragen und für die Abweichungen vom Geschlechtsverhältnis 1:1 verantwortlich gemacht. Später haben *Schleip* und *Fritz Lenz* den Vorteil der einen Sorte männlicher Keimzellen darin gesehen, daß sie mit weniger Chromatin beladen ist — es fehlt ihr das Geschlechtschromosom — und so beweglicher sein soll. So sinnreich diese spezielle Annahme auch ist, so kann sie nur auf einen Teil der Fälle Anwendung finden. Wenn das weibliche Geschlecht an Zahl überwiegt, oder wenn es die zweierlei Keimzellen hervorbringt, versagt sie, und ebenso überall da, wo keine Unterschiede im Chromatinbestand der männlichen und weiblichen Kerne vorhanden sind, unter anderem also im ganzen Pflanzenreich. Die Existenz eines Konkurrenzkampfes läßt sich aber gerade hier, wie wir gleich sehen werden, experimentell zeigen.

Nehmen wir an, wir hätten eine höhere Pflanze mit getrenntem Geschlecht vor uns. Die weiblichen Individuen bilden einerlei Keimzellen mit derselben weiblichen Tendenz, die männlichen Individuen dagegen zweierlei Pollenkörner in gleicher Zahl, solche, die männchenbestimmende, und solche, die weibchenbestimmende Spermakerne hervorbringen. Wir haben danach auch bei den Pollenkörnern selbst Männchenbestimmer und Weibchenbestimmer (ohne sie jedoch äußerlich unterscheiden zu können).

Die Weibchenbestimmer sollen etwas im Vorteil sein, indem ihre Schläuche rascher wachsen und so die Spermakerne rascher in den Fruchtknoten zu den Samenanlagen mit je einer Eizelle befördern. Solche Samenanlagen mögen etwa 300 vorhanden sein. Die beiderlei Pollenkörner sind schon durch ihre Entstehung so gut als möglich gemischt. Bringen wir nun etwa 300 Körner, also 150 Männchenbestimmer und ebensoviel Weibchenbestimmer, auf die Narbe, oder weniger, so

kann jeder Pollenschlauch eine Samenanlage finden und deren Eizelle befruchten. Denn wenn die Zeit reicht, kommen auch die langsamsten Schläuche der benachteiligten Sorte an ein Ziel. Die Folge wird sein, daß die Nachkommenschaft aus gleichviel Männchen und Weibchen bestehen wird. Anders, wenn wir die Zahl der Pollenkörner vergrößern, so daß sie das Doppelte oder mehr von der Zahl der Samenanlagen, also 600 und mehr, beträgt. Dann werden — vorausgesetzt, daß eine scharfe Grenze zwischen den beiden Sorten Pollen hinsichtlich der Schnelligkeit der Schlauchbildung besteht — ausschließlich die Weibchenbestimmer die Befruchtung ausführen. Wenn die Schläuche der Männchenbestimmer auch zu den Samenanlagen gelangt sind, ist es zu spät; diese sind schon befruchtet. Die ganze Nachkommenschaft wird also aus Weibchen bestehen. Liegt die Zahl der Pollenkörner zwischen 300 und 600, so beteiligen sich beide Pollensorten an der Befruchtung; je größer die Zahl der Körner im Verhältnis zur Zahl der Samenanlagen wird, desto mehr wird das Zahlenverhältnis zugunsten der Weibchen verschoben.

Ich habe absichtlich ein übertriebenes Beispiel gewählt, um recht deutlich den Einfluß zu zeigen, den die Schärfe der Konkurrenz hat, und wie sie von der Zahl der Pollenkörner abhängt. So durchgreifende Erfolge waren im Versuch nicht zu erreichen; immerhin ließ sich auf diesem Wege eine beträchtliche und sichere Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses erzielen.

Für die Versuche wurden unsere Lichtnelken, *Melandrium album* und *rubrum*, benützt, die schon vielfach zu Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung gedient hatten, so *Strasburger* und vor allem *Shull*. Beide haben nach Zählungen von mehr als je 10 000 Pflanzen das durchschnittliche Geschlechtsverhältnis zu 43 % Männchen und 57 % Weibchen ermittelt. *Shull* konnte aber außerdem zeigen, daß bei verschiedenen Familien sehr auffällige, offenbar erbliche Unterschiede vorhanden sein können. Daraus ließ sich für unsere Versuche als Hauptbedingung ableiten, daß nur die Nachkommen desselben Elternpaares miteinander verglichen werden durften.

Es wurden vier weibliche Pflanzen isoliert und mit dem Pollen eines ebenfalls isolierten Männchens bestäubt. Die Menge des Pollens wurde so abgestuft, daß ein Teil der Blüten der Weibchen sehr viel Pollen erhielt, etwa so viel, als in zwei ganzen männlichen Blüten gebildet wurde, ein Teil nur den Pollen eines einzelnen Staubbeutels und ein Teil endlich noch weniger, nur soviel, als nach Blasen und Schütteln noch an einer aufgesprungenen Anthere haften blieb. Auch diese geringe Pollenmenge rief oft noch ganz guten Samenansatz hervor. Es wurden einstweilen nur die auf extreme Weise — mit sehr viel und mit wenig Pollen — erzeugten Samen ausgesät. Im ersten Fall erhielt ich bis jetzt

895 Weibchen und 381 Männchen, also 30 % Männchen, im anderen Fall 737 Weibchen und 555 Männchen, also 43 % Männchen. Die Differenz beträgt somit 13 %. Berechnet man die Zahl der Männchen, die auf 100 Weibchen kommen, so erhält man einerseits 43, andererseits 75 Männchen.

Ich habe mit Hilfe der elementaren Wahrscheinlichkeitsrechnung die Sicherheit dieses Ergebnisses geprüft und den mittleren Fehler 5-mal kleiner als die Differenz von 13 % gefunden, so daß wir mit aller Sicherheit behaupten können, sie sei nicht durch den Zufall bedingt.

Jede der vier Versuchspflanzen zeigte, für sich genommen, schon das starke Überwiegen der Weibchen bei Zunahme der Pollenmenge. — Die Anpflanzung war alle Wochen am gleichen Tag, im ganzen 16 mal untersucht, und die blühenden Pflanzen entfernt worden. Auch diese Einzelaufnahmen, die gegen den Schluß des Sommers nur noch relativ wenig Individuen umfaßten, zeigten jedesmal auf den Beeten mit jenen Pflanzen, zu deren Erzeugung viel Pollen verwendet worden war, verhältnismäßig mehr Weibchen. Selbst bei den einzelnen 43 Versuchen trat das, trotz ihres geringen Umfanges, noch hervor.

Auf den ersten Blick ist die Differenz von 13 % nicht sehr auffällig, zumal da *Shull* viel größere Abweichungen gefunden hat. Bei ihm lagen aber sicher erbliche Unterschiede der Familien vor, während wir ja solche sorgfältigst vermieden haben.

Die Tatsache, daß einfach die Änderung der zur Betäubung verwendeten Zahl von Pollenkörnern einen solchen Erfolg erzielte, weist darauf hin, daß wirklich zweierlei miteinander konkurrierende Pollenkornsorten vorhanden sind, und stützt so die auch anderweitig gewonnene Überzeugung, daß bei *Melandrium*, wie wohl bei allen zweihäusigen Blütenpflanzen, das männliche Geschlecht heterogametisch ist und die zweierlei Keimzellen hervorbringt.

Daß wir zur Erklärung des Versuchsergebnisses keine Änderung der Potenzen der Keimzellen oder ihrer Tendenzen und Valenzen anzunehmen brauchen, ist ein Vorteil. Denn den Vorstellungen über solche Änderungen haftet einstweilen immer noch etwas Unklares an.

Es muß weiteren Versuchen überlassen bleiben, festzustellen, ob sich ein Einfluß der Konkurrenz, und damit der Zahl der Keimzellen noch bei anderen Versuchsobjekten, speziell auch im Tierreich und beim Menschen, nachweisen läßt. Der Möglichkeiten gibt es genug. In Fällen, wo die schon erwähnte, sinnreiche Annahme von *Schleip* und *Fritz Lenz* zutrifft, ist sogar von

vornherein ein solcher Erfolg bestimmt zu erwarten.

Es braucht aber nicht immer die Konkurrenz der Keimzellen an der Abweichung des Geschlechtsverhältnisses vom Verhältnis 1:1 Schuld sein; ebensogut kann z. B. auch die eine Sorte männlicher Keimzellen gegenüber allerhand Schädigungen empfindlicher sein und dadurch das Zahlenverhältnis der Keimzellen verschoben werden. In einem solchen Falle bleibt, wie leicht einzusehen ist, die Zahl der Pollenkörner ohne Einfluß. Oder die eine Sorte Embryonen ist weniger widerstandsfähig, als die andere usw.

Es werden auch vielfach verschiedene Ursachen zusammenwirken, um den endlichen Erfolg zu erzielen. Darauf weist schon unsere eigene Erfahrung hin. Bei den Bestäubungen mit wenig Pollen hatten wir die Konkurrenz nahezu oder völlig ausgeschlossen. Trotzdem haben wir nicht gleichviel Männchen und Weibchen bekommen, sondern noch immer beträchtlich mehr Weibchen als Männchen. Der Grund kann nur darin liegen, daß noch mindestens ein weiterer Unterschied zwischen den beiderlei Keimzellen vorhanden ist, auf den die *Abnahme* der Zahl der Pollenkörner ohne Einfluß bleibt, etwa eine größere Empfindlichkeit der einen Sorte Pollenkörner.

Auch die Tatsache, daß wir selbst bei größtmöglicher Steigerung der Konkurrenz nicht ausschließlich Weibchen, sondern immer noch 30 % Männchen erhalten haben, muß unsere Aufmerksamkeit erregen. Die Annahme einer neben der Konkurrenz wirkenden verschiedenen Resistenz der zwei Sorten Pollenkörner gegenüber äußeren Einflüssen hilft hier nicht weiter. Sie kann die Wirkung der zunehmenden Konkurrenz nicht verhindern. Neben den inneren Ursachen, die vererbt werden, und den äußeren Bedingungen, die, wie die Zahl der Pollenkörner dem Experimente zugänglich sind, spielen offenbar noch alle jene unfaßbaren äußeren Bedingungen, die wir als Zufall bezeichnen, eine Rolle, und zwar eine sehr wichtige, so daß ihnen gegenüber die auf erblichen Unterschieden beruhenden, konstanten Vorteile der einen Sorte Keimzellen vor der anderen nur relativ gering sein können.

Solange aber noch der Zufall bei der Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses und damit bei der Geschlechtsbestimmung eine so wichtige Rolle spielt, sind wir von dem Endziel, einer willkürlichen Geschlechtsbestimmung, noch recht weit entfernt, wenn wir auch, wie ich hoffe, durch die besprochene Untersuchung aufs neue einen kleinen Schritt vorwärts in dieser Richtung getan haben.