

haltenen Stamm angehören, muß angenommen werden, daß helle und dunkle Tiere für weiße Abzeichen im Durchschnitt gleich veranlagt waren, daß also die beobachteten Unterschiede in der Entwicklung der Abzeichen auf die Wirkung der Intensitätsfaktoren zurückzuführen sind. Eine ähnliche Verbindung zwischen Färbung und Abzeichen ist ja auch schon beim Pferd beschrieben worden (WALTHER: Die Vererbung unpigmentierter Haare [Schimmelung] und Hautstellen [„Abzeichen“] bei Rind und Pferd als Beispiele transgressiv fluktuierender Faktoren. *Z. Abstammungslehre* 10, 1913), wo z. B. die Fuchsfarbe die weißen Abzeichen bei gleichem Genotyp phänotypisch in viel größerem Ausmaß in die Erscheinung treten läßt als die Rappfarbe. Das ist deshalb von praktisch züchterischem Interesse, weil es bisher bei den Khaki-Campbell-Enten Schwierigkeiten gemacht hat, diese verhältnismäßig junge Züchtung von den immer wieder auftretenden unerwünschten weißen Abzeichen zu befreien. Die Ursache für diese züchterische Schwierigkeit liegt also nach unseren Beobachtungen darin begründet, daß der für die Khakifarbe notwendige Verdünnungsfaktor die weißen Abzeichen bei einem großen Teil der Tiere phänotypisch verdrängt, so daß immer wieder mit Tieren gezüchtet wird, die

zwar keine weißen Abzeichen zeigen, solche aber erblich führen.

Als Resultat unserer Untersuchungen können wir feststellen: Es bestehen bei den im Versuch verwendeten Enten zwei allele Faktoren, ein Verdünnungs- und ein Pigmentverdichtungsfaktor, die sowohl auf das jugendliche Gefieder wie auf das der erwachsenen Tiere wirken. In Kreuzungsversuchen zeigte sich, daß der Faktor für dunkles Kückengefieder dominant über hellfarbiges ist. Die Anlage für diesen Faktor liegt im Geschlechtschromosom, es handelt sich um einen Fall von geschlechtsgebundener Vererbung.

Eine Berücksichtigung dieser Befunde in der Praxis wird für die Entenhaltung von wirtschaftlichem Vorteil werden können. Bisher waren die Methoden der Geschlechtsbestimmung bei frischgeschlüpften Enten sehr wenig sicher, auch dem geübten Fachmann konnten leicht Irrtümer unterlaufen, abgesehen davon, daß durch die Art der Untersuchung die jungen Enten oft in der Gesundheit geschädigt wurden. Bei Zusammenstellung von geeigneten Paarungen würde man, wie die Versuche zeigen, die Erpel sofort nach dem Schlupf erkennen und die Aufzucht entsprechend der Verwendung der Tiere einrichten können.

(Aus dem Zoologischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität, Münster i. W.)

Hermaphroditismus im Tierreich vom genetischen Standpunkt.

Von **Curt Koßwig**.

Bei der Mehrheit der Tiere sind die Individuen einer Art in Männchen und Weibchen differenziert. Derartige getrenntgeschlechtliche Tiere nennt man Gonochoristen. Doch gibt es in den verschiedensten systematischen Gruppen, die gar nicht näher miteinander verwandt sind, einzelne Arten oder auch ganze Ordnungen innerhalb einer Tierklasse, ja auch ganze Klassen, bei denen jedes Individuum gleichzeitig oder aufeinander folgend die Organe für beide Geschlechter trägt und in ihnen beiderlei Geschlechtszellen, Spermatozoen und Eier, erzeugen kann. Derartige Tiere nennt man Zwölfer oder Hermaphroditen. Da der Ausdruck Zwölfer ein alter Sammelbegriff ist, unter dem auch alle möglichen sexuellen Besonderheiten zusammengefaßt wurden, soll er im folgenden

vermieden werden. Unter dem Namen Zwölfer wurden früher außer den Hermaphroditen in ihren verschiedensten Typen auch die Gynandromorphen und die Intersexe gezählt. Beides sind abnorme Erscheinungen, und zwar handelt es sich bei ihnen um Individuen mit Charakteren beider Geschlechter bei solchen Arten, die normalerweise getrenntgeschlechtlich sind.

Beim Hermaphroditismus haben wir es im Gegensatz zu diesen Abnormalitäten mit einem für die betreffende Art typischen, allen Individuen eigentümlichen Charakter zu tun, mit der Fähigkeit beiderlei Geschlechtsorgane und -zellen zu bilden. Zunächst sei ein Beispiel von Hermaphroditismus geschildert, bei dem die Geschlechtszellen beider Geschlechter in einem

Tier gleichzeitig oder fast gleichzeitig zur vollen Entwicklung gebracht werden und ihr Träger bald als Männchen, bald als Weibchen funktioniert.

Unsere Weinbergschnecke (*Helix pomatia*) und alle ihre als Lungenschnecken (*Pulmonaten*) zusammengefaßten Verwandten sind derartige funktionelle Hermaphroditen, die wir deswegen an den Anfang unserer Erörterungen stellen

führung des Spermias in den Begattungspartner dient. Bei der Begattung zweier hermaphroditer Schnecken, funktioniert die eine der anderen gegenüber als Männchen. Wird jedoch ein Tier isoliert, so daß keine Wechselbefruchtung möglich ist, so kann sich die Schnecke auch selbst befruchten. Dies hat KÜNKEL für zwei unserer nackten Wegschnecken, *Arion empericorum* und *Limax cinereoniger* experimentell bewiesen. Alle

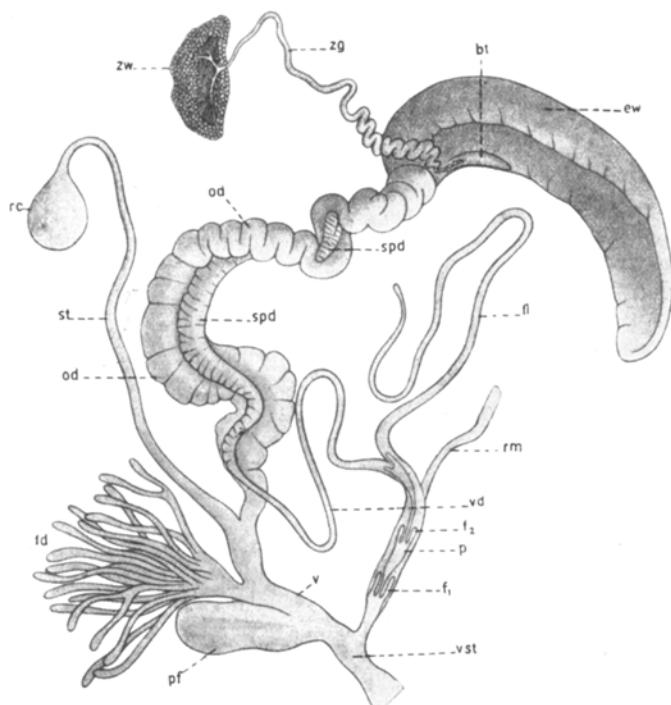


Abb. 1. Zwittriger Genitalapparat einer Weinbergschnecke (*Helix pomatia*) nach MEISENHEIMER 1912 aus MEISENHEIMER 1921.

bt = Befruchtungstasche.
ew = Eiweißdrüse.
fd = Fingerförmige Drüsen.
fl = Flagellum.
od = Oeader.
p = Penis.
pf = Liebespfeilsack.

rc = Receptaculum femininum.
rm = Rückziehmuskel des Penis.
spd = Samenleiter.
st = Stiel des Receptaculums.
v = Vagina.
vst = Vorräum.
zg = Zwittergang.
zw = Zwitterdrüse.

wollen, weil sie die Charakteristika dieses Geschlechtstyps am eindeutigsten zeigen. In ihrer Gonade, der sogenannten Zwitterdrüse, werden Eier und Spermien erzeugt. Beiderlei Geschlechtsprodukte werden, wenn sie reif sind, zunächst durch einen gemeinsamen Gang befördert, der sich nach kurzem Verlauf in den breitlumigen Ei- und den schmaleren Samenleiter trennt. Der letztere geht in das männliche Begattungsorgan, den Penis, über, der der Über-

Geschlechtszellen, männliche wie weibliche, entstammen dem gleichen Keimepithel, wie man das Gewebe nennt, das das Lumen der Zwitterdrüse umhüllt. Während wir bei den Gonochoristen über den Mechanismus der Geschlechtsbestimmung mit Hilfe der Heterochromosomen ausgezeichnet unterrichtet sind und uns auch von ihrer Physiologie in großen Zügen ein Bild machen können, wissen wir bei den Hermaphroditen über beides sehr wenig. Im wesent-

lichen müssen wir uns darauf beschränken, festzustellen, daß es andere Ursachen sind, die die Geschlechtszellen der Hermaphroditen zu männlichen oder weiblichen Gameten determinieren als bei den Gonochoristen. Bei letzteren ist ja bereits in der befruchteten Eizelle durch den Heterochromosomenmechanismus darüber entschieden, ob der sich aus dieser Eizelle entwickelnde Organismus später selbst Eier oder Spermien produziert. Bei den Hermaphroditen dürfte allgemein die Entscheidung darüber, daß sich eine Zelle männlich oder weiblich differenziert, erst viel später im Laufe der Entwicklung erfolgen. Bei den Pulmonaten z. B. nach der Anlage der Zwitterdrüse, aus deren Keim-

Forschung vorliegen oder die morphologischen Tatsachen ein so klares Bild geben, daß auf Grund ihrer Kenntnis eine genetische Deutung möglich ist, sei noch kurz erwähnt, daß wir Hermaphroditismus oft in Korrelation zu der Ökologie gewisser Tiergruppen antreffen. Wir sagten eingangs, daß man in den verschiedensten Tiergruppen auf Hermaphroditismus trifft, und — so können wir hinzufügen — ohne daß sein Auftreten aus der Lebensweise der betreffenden Tierform verständlich wird. Wenn aber gerade an zwei verschiedenen Biotypen bei allen möglichen dort vorkommenden Tieren Hermaphroditismus oft herrscht, so stoßen wir hier auf ein Problem, das schon wegen seiner phylogenetischen Seite das Interesse des Genetikers beanspruchen darf. Sowohl unter den Parasiten wie auch unter den ortsgebunden lebenden Tieren ist Hermaphroditismus häufig, wenngleich natürlich auch Ausnahmen vorkommen, die in Anbetracht der Mannigfaltigkeit tierischer Organisation nicht Wunder nehmen. Abgesehen von der biologischen und phylogenetischen Fragestellung werden wir sowohl unter den Parasiten wie unter den sessilen Tieren Fälle kennen lernen, die innerhalb eines hermaphroditischen Verwandtschaftskreises durch ihre geschlechtliche Differenzierung aus dem gewöhnlichen Rahmen ihrer Verwandten herausfallen und gerade dadurch den Weg aufzeigen, auf dem eine Analyse des Hermaphroditismus vielleicht möglich ist.

In mehreren Tiergruppen gibt es Arten, die eine ortsgebundene Lebensweise führen; aber es kann nicht zweifelhaft sein, daß sie von frei-zügigen Verwandten abstammen. Sehr oft trifft man bei derartigen festsitzenden Tieren der verschiedensten systematischen Gruppen Hermaphroditismus, während ihre Verwandten getrenntgeschlechtlich sind. Es scheint, als böte für die festsitzenden Tiere der Hermaphroditismus irgendwelche Vorteile, so daß er mehrfach beim Übergang zur veränderten Lebensweise erworben wurde. Die Krebse sind im allgemeinen streng getrenntgeschlechtlich. Zu ihnen gehört jedoch die Gruppe der Rankenfüßler (*Cirripedien*), die von kräftigen Kalkschalen umhüllt, eine ortsgebundene Lebensweise führen. Die überwiegende Mehrzahl der Arten der Cirripedien ist hermaphroditisch. Mit Hilfe eines langen Penis können sich die nebeneinander wohnenden Tiere wechselseitig begatten. Bei einigen hermaphroditen Arten gibt es außer den großen festsitzenden Tieren viel kleinere Individuen, die an den Hermaphroditen leben und

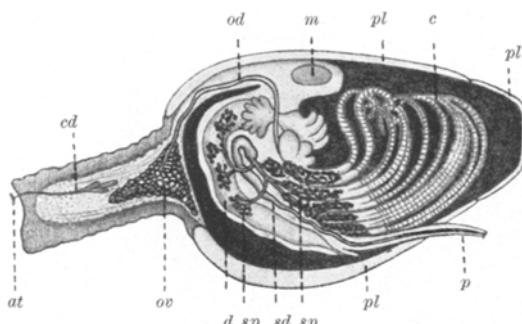


Abb. 2. Schematische Darstellung der Organisation eines ortsgebundenen Krebses aus der Ordnung der Cirripedier (Gattung *Lepas*) nach CLAUS-GROBBEN aus MEISENHEIMER 1921.

at = Heftantenne.	m = Schließmuskel.	pl = Kalkplatten.
c = Rankenfüße.	od = Eileiter.	sd = Samenleiter.
ed = Zementdrüse	ov = Ovarium.	sp = Hoden.
d = Darm.	p = Penis.	

epithelzellen sich ja erst die Spermatogonien und Eizellen differenzieren.

Eine Kausalanalyse, die uns einen tieferen Einblick in die geschlechtsbestimmenden Ursachen in der Zwitterdrüse der Pulmonaten gewährt, ist bislang nicht durchgeführt worden. Auch dürften für experimentelle Arbeiten die Schnecken wenig geeignet sein, so daß wir uns bei ihnen auf eine Betrachtung der in Morphologie und Entwicklungsgeschichte zusammengetragenen Tatsachen beschränken müssen. Überhaupt ist das Problem des Hermaphroditismus von genetischer Seite noch kaum in Angriff genommen worden und wir müssen uns heute noch auf manche Hypothese zur Erklärung der hermaphroditen Erscheinungen stützen. Ehe wir zur Erörterung derjenigen Fälle von Hermaphroditismus schreiten, von denen entweder wenigstens Ansätze zu experimenteller

rein männlich sind. Diese Komplementärmännchen, wie DARWIN sie nannte, haben die gleiche Chromosomenzahl wie die Hermaphroditen. Daher ist ihre Entstehungsursache noch völlig ungeklärt. Interessanterweise gibt es unter den Verwandten der Hermaphroditen mit Komplementärmännchen einige Arten, die getrenntgeschlechtlich sind, bei denen jedoch die großen festsitzenden Tiere reine Weibchen sind, an denen winzig kleine, den Komplementärmännchen entsprechende Zwergmännchen sitzen. Unter den polychaeten Ringelwürmern finden sich die meisten Hermaphroditen in den Gattungen der festsitzenden Serpuliden. Hermaphroditisch ist auch die im System isoliert stehende, sessile Gattung Phoronis und die mit ihr entfernt verwandten ebenfalls festsitzenden Moostierchen (*Bryozoen*). Auch im Verwandschaftskreis der Wirbeltiere ist unter den festsitzenden Ascidiens und ihren sekundär wieder freizügigen Verwandten Hermaphroditismus allgemein verbreitet.

Wie wir schon vorhin sagten, gibt es auch ortsgebundene Tiergruppen, die nicht hermaphroditisch sind. MEISENHEIMER weist z. B. auf die extrem ortsgebundene Muschel *Teredo navalis*, den Schiffsbohrer, hin, der stets getrenntgeschlechtlich ist.

Auch für Parasiten ist hermaphroditische Konstitution sehr typisch. Zahlreiche Parasiten gehören zum Tierstamm der Plattwürmer (*Plathelminthes*). Doch muß betont werden, daß auch die frei lebenden Plathelminthen, die Strudelwürmer (*Turbellarien*), von denen sich die parasitischen Saugwürmer (*Trematoden*) und Bandwürmer (*Cestoden*) ableiten lassen, bereits Hermaphroditen sind. Ebenso wie die erwähnten ortsgebundenen Hermaphroditen finden wir auch bei den Plattwürmern eine Trennung der Geschlechtsorgane in Hoden und Ovarien. Doch kommen beide im gleichen Tier als funktionsfähige Organe vor. Unter den freilebenden Turbellarien gibt es nur eine Ausnahme von dieser Regel. Die Gattung *Sabussowia* ist getrenntgeschlechtlich. Für die parasitischen Plattwürmer kann der Besitz von beiderlei Geschlechtsorganen für die Erhaltung der Art höchst zweckmäßig sein, denn bei dem oft sehr erschwerten Weg in den definitiven Wirt sind die Chancen dafür, daß mehrere Tiere, die sich gegenseitig begatten könnten, in den gleichen Wirt kommen, recht gering.

Die zu den Plattwürmern gehörenden Bandwürmer sind mit einer Ausnahme Hermaphro-

diten, wie ihre freilebenden Verwandten, die Turbellarien. Durch eine Multiplikation des Geschlechtsapparates in den Proglotiden und alternierend rechts oder links ausmündende Begattungsöffnungen können sie sich selbst befruchten. Nur eine Bandwurmgattung, die in Wasservögeln lebt, *Dioecoccestus*, ist getrenntgeschlechtlich. Stets findet man im selben Wirt ein Männchen und ein Weibchen. Wie der Wurm dafür sorgt, daß stets zwei verschiedengeschlechtliche Tiere gemeinsam in einem Wirt leben, ist noch nicht völlig aufgeklärt. Wahrscheinlich entstehen aus einer Finne zwei Band-

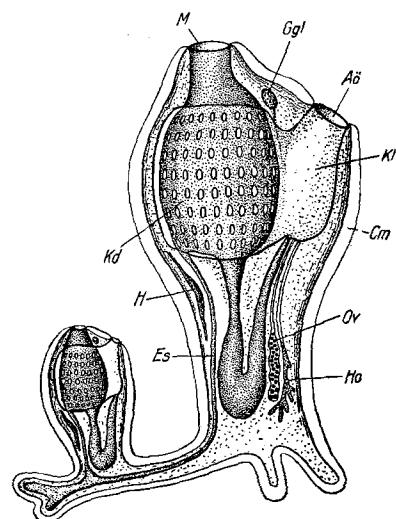


Abb. 3. Schema der Organisation einer Ascidie (Tunicat) nach KÜHN 1928.

Aö = Ausfuhr-(Egestions-)öffnung. *Ho* = Hoden.

Cm = Cellulosemantel.

Es = Fortsetzung des Kiemendarms in einer Knospe.

Ggl = Ganglion.

H = Herz.

Kd = Kiendarm.

KI = Kloake.

M = Mund (Ingestionsöffnung).

Ov = Ovar.

wurmköpfe, von denen der eine nur männliche, der andere nur weibliche Geschlechtsorgane bildet, trotzdem beide Tiere auf ungeschlechtlichem Wege aus einem Organismus, der Finne, entstanden sind. Ähnliche Verhältnisse finden wir in einer dritten Gruppe der Plattwürmer, den *Trematoden*. Auch unter ihnen sind die meisten Arten hermaphroditisch und nur wenige getrenntgeschlechtlich. Zu ihnen gehört z. B. *Wedlia bipartita* und *Collyriclum faba*. Beide Arten besitzen jedoch in beiden Geschlechtern als Reminiszenz an ihrer Abstammung von hermaphroditischen Verwandten einen rudimentären Apparat des anderen Geschlechts. Von beiden Arten leben stets ein Männchen und ein Weibchen ge-

meinsam in einer Cyste und entstammen — wenigstens ist dies bei *Collyriclum* gesichert — einem Ei. Sie sind demnach wahrscheinlich erbgleiche, eineiige Zwillinge. Wenn sich die beiden Geschwister dennoch zu verschiedenen geschlechtlichen Tieren entwickeln, so dürften dafür Einflüsse verantwortlich zu machen sein, die nicht von den bei Gonochoristen im allgemeinen geschlechtsbestimmenden Chromosomen-garnituren ausgehen. Es dürften vielmehr Außen-einflüsse geschlechtsbestimmend wirksam sein, die wir bislang noch nicht exakt fassen und von

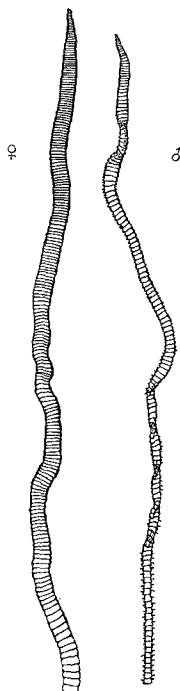


Abb. 4. *Dioecocestus acutylus*; links Weibchen, rechts Männchen.
Nach FUHRMANN aus KÜKENTHAL 1931.

denen wir nur sagen können, daß für sie im Genotypus eine starke Reaktionsfähigkeit festgelegt ist. Wir sprechen daher von einer phänotypischen Geschlechtsbestimmung durch Außenbedingungen, die in einem seinem Genotypus nach hermaphroditischen Tier die Potenzen des einen Geschlechts zu stärkerer Entfaltung bringen. Übrigens gibt es unter den Trematoden auch einige streng getrenntgeschlechtliche Arten, bei denen mittels eines Heterochromosomen-mechanismus im Moment der Befruchtung einer Eizelle über das Geschlecht genotypisch entschieden wird (z.B. die Gattung *Schistosomum*). Wir erkennen, daß genotypische Geschlechtsbestim-mung in den verschiedensten Tiergruppen selb-

ständig aus dem Hermaphroditismus mit phänotypischer Geschlechtsbestimmung entstehen kann.

Jedoch liegt hier wiederum kein allgemein gültiges Gesetz vor, daß parasitisch lebende Tiere immer hermaphrodit sind. Unter den Fadenwürmern (Nematoden) sind gerade viele parasitische Formen getrenntgeschlechtlich (z.B. der Pferdespulwurm, *Ascaris megalocephala*), während unter den frei lebenden Nematoden zahlreiche Hermaphroditen bekannt sind.

Wir sprachen im voraufgehenden Abschnitt vom Hermaphroditismus unter bestimmten ökologischen Verhältnissen. Für die Beurteilung der Fragen, ob der Hermaphroditismus oder der Gonochorismus primär sind, ist es interessant, festzustellen, daß wir insofern eine gewisse systematische Ordnung in die Erscheinungen der geschlechtlichen Differenzierung bringen können, als wir gerade bei den im System an niedrigster Stufe stehenden vielzelligen Tieren besonders oft Hermaphroditismus treffen.

Es ist dies der Stamm der Hohltiere oder *Coelenterata*, zu dem die Schwämme (*Spongaria*), Nesseltiere (*Cnidaria*) und die Rippen-quallen (*Ctenophora*) gerechnet werden.

Unter den Nesseltieren gibt es neben vielen Hermaphroditen zahlreiche Gonochoristen, die einer experimentellen Analyse zugängig sind. *Clava squamata* ist ein koloniebildender Polyp, bei dem alle sich aus einer geschlechtlich erzeugten Larve herleitenden Individuen einer Kolonie gleichgeschlechtlich sind. Alle Polypen einer Kolonie tragen entweder männliche oder weibliche Gonophoren. Nur selten finden sich in einem männlichen Gonophor auch weibliche Elemente. Diese Erscheinung wird als akzidenteller Hermaphroditismus bezeichnet. FÖYN preßte nun männliche und weibliche Kolonien durch ein Gazetuch, wobei die Organisation der Polypen vernichtet wird. Aus dem resultierenden Brei geht jedoch eine neue Kolonie hervor. Mischt man nun männlichen mit weiblichem Brei zu gleichen Teilen, so können Polypen regenerieren, die Gonophoren mit beiderlei Ge-schlechtszellen tragen. In anderen Fällen entstanden aus einem Regenerat Polypen mit männlichen oder mit weiblichen Gonophoren. FÖYN hat so experimentell einen Zustand hergestellt, der einem Hermaphroditismus ähnlich sieht. Wurden von FÖYN aber ungleiche Mengen von männlichem und weiblichem Brei zusammengebracht, so entwickelten sich meist eingeschlechtliche Kolonien, deren sämtliche Gonophoren dem Geschlecht des in der Mischung quan-

titativ überwiegenden Geschlechtes angehörten. Dies Resultat paßt gut zu einem entsprechenden von GOETSCH, der ein männliches Stück eines unserer Süßwasserpolypen, *Hydra attenuata*, auf ein weibliches pflanzte oder umgekehrt. Auf Grund seiner Resultate kam GOETSCH zu dem Schluß: Das Geschlecht ist bei Hydra nicht in einer bestimmten Richtung festgelegt, sondern nur so abgestimmt, daß entweder das männliche oder weibliche Element die Oberhand gewinnt. Fügt man genügend Stoff des entgegengesetzten Geschlechtes hinzu, so daß ein Umschlag erfolgen kann, so wird ein neuer geschlechtlicher Zustand erreicht, der nunmehr konstant bleibt. Wenn aber die Mischung gleicher Teile männlichen und weiblichen Breies bei *Clava* hermaphrodite Polypen entstehen läßt, so muß der Kampf zwischen den entgegengesetzten Geschlechtselementen lange Zeit unentschieden geblieben sein, so daß sich beide entsprechend ihrer Herkunft weiter entwickelten, ähnlich wie eine Chimäre die Elemente der beiden Ausgangsformen rein bewahrt. Bei Hydren konnte GOETSCH nur dann Hermaphroditismus für eine Sexualperiode durch Vereinigung zweier verschieden geschlechtlicher Individuen herstellen, wenn diese bereits die Anlagen ihrer Geschlechtsorgane ausgebildet hatten.

Als wichtigstes Resultat der bisherigen wenigen Untersuchungen am niedrigsten Metazoenstamm, den Coelenteraten, können wir feststellen, daß die in ihm neben vielen echten Hermaphroditen vorkommenden getrenntgeschlechtlichen Formen nicht den Eindruck eines erblich streng festgelegten Gonochorismus machen, sondern leicht umstimmbar sind, was uns wiederum an Außeneinflüsse denken läßt, die hier determinierend eingreifen.

Klarer erkennbar sind die geschlechtsbestimmenden Außeneinflüsse bei einer anderen Gruppe echter Hermaphroditen, nämlich bei den Pfeilwürmern (*Chaetognathen*), zu denen z. B. die Gattung *Sagitta* gehört. Bei ihnen liegt das Ovar im Rumpfabschnitt und der Hoden im Schwanz. In jedem Ei liegt neben dem Kern im Plasma ein sich intensiv färbender Plasmabezirk, der sogenannte Keimbahnkörper. Dieser wird im Verlauf der Furchungsteilungen ungeteilt immer einer der beiden Tochterzellen mitgegeben. Diejenigen Zellen, die den Keimbahnkörper nicht enthalten, werden zu Körperzellen. Im Verlauf der Gastrulation zerbröckelt der Keimbahnkörper in der zur Urgeschlechtszelle gewordenen Zelle, die nunmehr keine Körperzellen mehr abgibt. Die beiden aus ihr entstan-

denen Urgeschlechtszellen, die rechts und links von der Medianlinie des Körpers liegen, teilen sich nochmals in je eine größere und eine kleinere, wobei das Keimbahnkörpermaterial wiederum auf alle vier Zellen verteilt wird. Jeder-

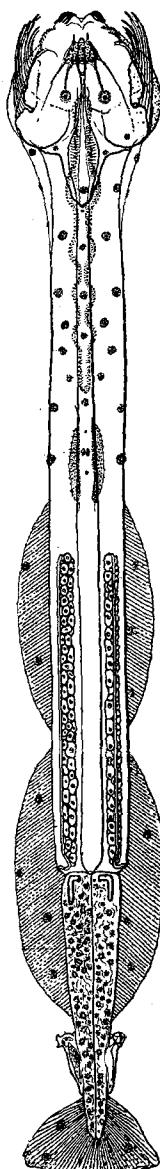


Abb. 5. *Sagitta bipunctata* nach KÜKENTHAL 1928.

seits werden jetzt die größeren Zellen in die Rumpfcoelome eingeschlossen und liefern dort die Anlage der Ovarien, während die kleineren ins Schwanzcoelom gelangen und dort zu den Ursamenzellen werden. Die Teilungen, durch die diese 4 Zellen entstehen, sind *erbleiche* Teilungen. Sämtliche Zellen erhalten den gleichen

Chromosomenbestand. Wenn sich trotzdem zwei von ihnen zu weiblichen und die anderen beiden zu männlichen Zellen entwickeln, so müssen wir annehmen, daß das verschiedenartige Milieu, Rumpf- oder Schwanzcoelom, phänotypisch die Zellen in geschlechtlich verschiedener Richtung determiniert. Ähnliche Verhältnisse treffen wir bei den Oligochaeten, als deren Vertreter der Regenwurm genannt sei. Da man bei ihnen die jungen Urgeschlechtszellen experimentell leicht abtöten kann, dürfen wir von diesen von PENNERS in Aussicht gestellten Experimenten weiteren Aufschluß über die Geschlechtsbestimmung bei Hermaphroditen erwarten.

In den getrenntgeschlechtlichen Trematoden und Cestoden lernten wir ein Beispiel für die

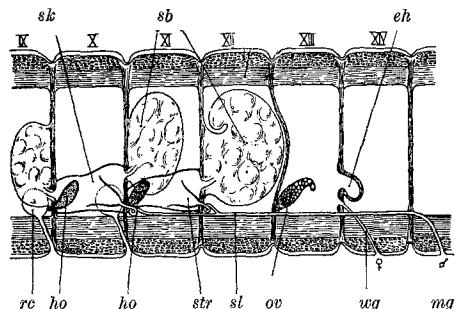


Abb. 6. Schematischer Längsschnitt durch die Genitalsegmente eines Regenwurms. Nach KESSE aus KÜKENTHAL 1928.

eh = Eihälter.
ho = Hoden.
mg = männl. Geschlechtsöffnung.
ov = Ovarium.
rc = Receptaculum seminis.
sb = Samenblase.
sk = Samenkapsel.
sl = Samenleiter.
str = Samentrichter.
wg = weibliche Geschlechtsöffnung.

Entstehung genotypischer aus phänotypischer Geschlechtsbestimmung kennen. Doch ist auch der entgegengesetzte Weg möglich. Da wäre z.B. an die ortsgebundenen Cirripedien zu erinnern, die von getrenntgeschlechtlichen, freizügigen Vorfahren abstammen dürften. Doch verliert sich deren Ahnenschaft in früher geologischer Vorzeit. Einleuchtender sind daher noch solche Fälle, wo zwischen lauter streng gonochoristischen Arten plötzlich einige, womöglich stark spezialisierte Hermaphroditen stehen. Die Insekten sind fast durchweg genotypische Gonochoristen. Die fundamentalen Arbeiten über die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes mit Hilfe der X-Chromosomen sind ja größtenteils an Insekten durchgeführt worden. Wenn daher z. B. bei der in Termitenhaufen schmarotzenden Fliege *Termitoxenia* Hermaphroditismus gefunden wird, so darf man annehmen, daß er

sich sekundär aus der Getrenntgeschlechtlichkeit entwickelt hat. Bei der Schildlaus *Icerya purchasi* entstehen aus unbefruchteten Eiern durch haploide Parthenogenese Männchen. Aus befruchteten, diploiden Eiern gehen jedoch Hermaphroditen hervor. Der eusyngame Typus der Geschlechtsbestimmung, der in verschiedenen Insektenordnungen weit verbreitet ist, liefert sonst stets aus haploiden Eiern Männchen, aus diploiden aber reine Weibchen. Der Ausnahmefall der *Icerya purchasi* dürfte daher wohl zweifellos ein sekundärer Hermaphroditismus sein. Auch für den Nematoden *Angiostomum nigrovenosum* ist dies wahrscheinlich. Hier wechselt eine freilebende getrenntgeschlechtliche Generation, deren Männchen die Konstitution X.O und deren Weibchen die Konstitution XX haben, mit einer parasitischen, hermaphroditen Generation ab. Diese Hermaphroditen entstehen aus der Befruchtung eines X-Eies durch ein X-Spermium. Trotzdem sie in ihrem Genotypus mit den Weibchen der freilebenden Generation übereinstimmen, sind sie hermaphroditisch, eine Eigenschaft, die sie vielleicht erst im Zusammenhang mit ihrem Generationswechsel erworben haben.

Wir lernten bislang Hermaphroditen kennen, bei denen die beiderlei Geschlechtsorgane, Hoden und Ovarien, resp. beide Sorten von Geschlechtszellen gleichzeitig ausgebildet und womöglich auch funktionsfähig sind. (Nur *Termitoxenia* macht eine Ausnahme.) Zahlreich sind aber auch die Fälle eines regelmäßig und immer in bestimmter Richtung verlaufenden Geschlechtswechsels innerhalb eines individuellen Lebens (sogenannter transitorischer Hermaphroditismus). So sind z. B. zahlreiche vorderkiemige Schnecken (Prosobranchier) protandrische Hermaphroditen, d. h. jedes Tier durchläuft zunächst eine männliche Phase, in der seine Gonade nur Spermien erzeugt. In dieser Periode funktioniert der Hermaphrodit als reines Männchen anderen, größeren Hermaphroditen gegenüber, die selbst ihre männliche Phase schon hinter sich haben und mittlerweile zu funktionsfähigen Weibchen geworden sind. Ähnlich liegen die Dinge in zwei parasitischen Asselfamilien, den Cymothoiden und den Epicariden. Jede junge Cymothea ist ein frei schwimmendes funktionsstüchtiges Männchen. Später degenerieren die Spermaelemente, wenn das Männchen parasitisch wird, und nunmehr erst wächst das Ovar stark heran. Bei den Cryptoniscinen unter den Epicariden liegen entsprechende Verhältnisse vor. In den anderen Unterfamilien der Epicariden, den Bopyrinen, sind die adulten Tiere

getrenntgeschlechtlich. Sie leben paarweise unter den Kiemendeckeln anderer Krebse. Das Weibchen ist groß und unförmig, das zwerghaft kleine Männchen sitzt an dem großen Weibchen. Das freischwimmende Larvenstadium (*Cryptoniscium*) ist jedoch stets männlich. Welche Einflüsse es sind, die später einen Teil der männlichen Larven veranlassen, zu Weibchen zu werden, während ein anderer männlich bleibt, ist unerforscht. Die Männlichkeit aller Larven legt jedenfalls die Vermutung nahe, daß die Bopyrinen von protandrischen Hermaphroditen abstammen. Da der Hermaphroditismus bei den Asseln im Zusammenhang mit ihrer parasitischen Lebensweise entstanden sein dürfte, hätten wir in den Bopyrinen ein Beispiel vor uns, wie sich tertiar aus dem sekundären Hermaphroditismus wieder Getrenntgeschlechtlichkeit entwickeln kann.

Auch unter den Wirbeltieren sind hermaphroditische Formen bekannt. So sind z. B. zahlreiche Arten der Familien der Serraniden und Spariden unter den Knochenfischen echte Hermaphroditen. Ihre Gonaden bestehen aus einem Hoden- und einem Ovarabschnitt. In der Regel scheinen diese Fische ihren eigenen Laich selbst zu befruchten, denn beiderlei Geschlechtsprodukte reifen gleichzeitig. Während wir bei den genannten Fischen einen typischen funktionellen Hermaphroditismus vor uns haben, kennen wir von den anuren Amphibien nur einen rudimentären oder transitorischen in der Jugendperiode der Individuen. Bei den Fröschen (*Rana fusca* und *Rana esculenta*) gibt es eine Reihe von geographischen Rassen, die einen protogynen Juvenilhermaphroditismus haben. Alle jungen Fröschen dieser Rassen besitzen zunächst ein Ovar und erst im weiteren Verlauf der Entwicklung wird bei 50% der Tiere die ursprünglich weibliche Gonade in einen Hoden umgewandelt. Die Frösche besitzen Heterochromosomen. Die Geschlechtsbestimmung ist also bei ihnen eine genotypische. WITSCHI nimmt an, daß die Getrenntgeschlechtlichkeit, die auf dem Vorhandensein von X-Chromosomen beruht, auch bei den Fröschen von einer hermaphroditen Ausgangsform abzuleiten ist. Bei dieser sind die Gene für die Realisation der Männlichkeit und Weiblichkeit bereits vorhanden. Doch bestehen zwischen ihnen keine quantitativen Verschiedenheiten, vielmehr halten sie sich bei gleicher Wirkungsstärke das Gleichgewicht. Welches Geschlecht sich in den einzelnen Individuen dieser hypothetischen hermaphroditen Ausgangsform im Phänotypus realisiert, soll von Außenbedin-

gungen abhängen, die entweder die Männlichkeitsbestimmenden (*M*-)Gene fördern und die Weiblichkeits(*F*-)faktoren unterdrücken oder umgekehrt. Die Geschlechtsbestimmung wäre hier also ebenfalls allein von Außenbedingungen abhängig, doch wird lediglich ein Geschlecht im Phänotypus realisiert. Wenn nun an Stelle der Gleichheit der quantitativen Wirkung der *M*- und *F*-Gene durch einen uns noch nicht bekannten Mutationsprozeß Ungleichheit tritt, indem etwa die *F*-Gene verstärkt werden, so kommt es damit zur Einführung einer genotypischen Geschlechtsbestimmung. Individuen, die zwei X-Chromosomen besitzen, von denen jedes die verstärkten *F*-Faktoren trägt, sind

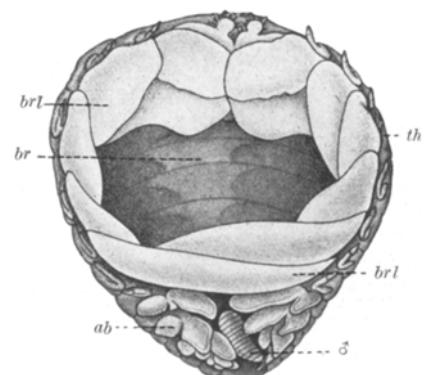


Abb. 7. Weibchen von *Probopyrus palaemoneticola*, von der Bauchsseite mit anhaftendem Zwergmännchen (♂).

ab = Abdomen.
br = Brutraum.

brl = Brutlamellen.
th = Thorax.

genotypisch zu Weibchen bestimmt. Die Tiere des heterogametischen Geschlechts, die nur ein X- und ein mehr oder minder bedeutungsloses Y-Chromosom besitzen, sind Männchen, da der eine *F*-Satz schwächer ist als die beiden autosomalen Sätze von *M*-Faktoren. WITSCHI, dem wir im wesentlichen die genetische Analyse der Frösche verdanken, denkt sich nun, daß bei denjenigen Rassen, die einen protogynen Juvenilhermaphroditismus haben, im genetisch determinierten Männchen die *F*-Gene im Vergleich zu den *M*-Genen quantitativ noch relativ stark sind, so daß sie zunächst noch ihre Aktivität entfalten und ein Stück des Entwicklungsablaufs in weiblicher Richtung beeinflussen können, bis sie in ihrer Wirkung von den *M*-Genen überholt werden. Bei den Kröten (*Bufo*) sind ähnliche Verhältnisse analysiert worden. Bei den Männchen behält zeitlebens ein Abschnitt der Gonade weibliche Struktur, er ist ein rudimen-

täres Ovar und wird als BIDDERSches Organ bezeichnet. Werden Krötenmännchen die Hoden exstirpiert, so kann sich aus dem BIDDER-schen Organ sogar ein funktionsfähiges Ovar entwickeln. Weil das BIDDERsche Organ normalerweise persistiert, ist der Hermaphroditismus der Krötenmännchen als ein rudimentärer zu bezeichnen. Zugleich liegt protogyner Hermaphroditismus vor, da das BIDDERsche Organ sich eher differenziert als der Hoden. Frösche wie Kröten stehen offenbar dem Hermaphroditismus noch recht nahe. Dies kann man auch daraus schließen, daß in beiden miteinander verwandten Gattungen die genotypische Geschlechtsbestimmung zwei verschiedenen Modi folgt. Die Frösche sind im männlichen Geschlecht heterogametisch von der Chromosomenkonstitution XY, bei den Kröten dagegen scheinen die Männchen homogametisch XX zu sein, denn PONSE erhielt aus der Kreuzung eines experimentell durch Kastration verweiblichten Männchens mit einem normalen Männchen nur männliche Nachkommenschaft. Dies ist dann zu erwarten, wenn man zwei XX-Tiere miteinander kreuzt. Eine echt hermaphroditische Art, die als Ausgangsform für beide Typen in Betracht käme, ist jedoch bei den Anuren nicht bekannt.

In glücklicherer Lage sind wir da bei den Fischen. Für experimentelle Arbeiten sind in den letzten Jahren besonders die lebendgebärenden Zahnkarpen (Poeciliidae) benutzt worden, da es sich bei ihnen um kleine, sehr variable und leicht züchtbare Tiere handelt. Ähnlich wie bei den Fröschen und Kröten gibt es auch bei ihnen, sogar in noch engerer Verwandtschaft innerhalb einer Unterfamilie (Poeciliinae) genotypisch geschlechtsbestimmte Arten, bei denen die Männchen, und andere, bei denen die Weibchen heterogametisch sind. Wieder lag es nahe, beide Typen von einer hermaphroditischen Ausgangsform abzuleiten. Es ist mir gelungen, ihre Existenz bei einer zu derselben Unterfamilie gehörenden Art, dem Schwertträger *Xiphophorus Helleri*¹ im Bastardierungsexperiment zu beweisen. Die Aquarienliebhaber haben schon früher oft berichtet, die Xiphophorusweibchen könnten sich in Männchen umwandeln und alle ausgeprägten sekundären Geschlechtsmerkmale des anderen Geschlechtes annehmen. Von wissenschaftlicher Seite sind diese Angaben be-

stätigt worden. Eine vollständige Geschlechtsumwandlung ist an und für sich noch kein Grund, den Fisch für einen Hermaphroditen zu halten, bei dem nur phänotypische Geschlechtertrennung vorliegt. Denn wir kennen mehrere Beispiele, wo sich bei einer Art zweifellos genotypischer Geschlechtsbestimmung ein Tier so vollständig in das andere Geschlecht umwandelte, daß es in seinem neuen Geschlecht sogar zeugungsfähig wurde. Es sei nur an die berühmte CREWSche Henne erinnert, von der SCHWARZ kürzlich an dieser Stelle berichtete. Sie hatte früher Eier gelegt, später wurde sie Vater von zwei Küken. Dabei haben die Hühner sicher eine genotypische Geschlechtsbestimmung. Die Paarung zweier Tiere, die die gleiche Geschlechtschromosomenkonstitution haben, liefert ganz bestimmte Proportionen der Geschlechter in der Nachkommenschaft, je nachdem, ob die Eltern beide homogametisch XX oder heterogametisch XY waren. Im erstenen Falle — vergleiche die Kröten — entsteht eine eingeschlechtliche Nachkommenschaft. Im zweiten Falle spaltet die Nachzucht im Verhältnis 1 XX : 2 XY zu 1 YY. In den letzten Jahren sind nun mehrfach die Prozentsätze der Geschlechter in der Nachkommenschaft eines umgewandelten Weibchens mit einem normalen Weibchen bei *Xiphophorus* festgestellt worden. Ein Blick auf die nebenstehende Tabelle zeigt, wie verschieden die Resultate der einzelnen Untersucher waren.

Autor	% Männchen	% Weibchen
ESSENBERG	75	25
HARMS	—	100 {einige verspätete Umwandlungen
SCHMIDT ..	45	55
KOSZWIG ..	95	5

Derartige Verschiedenheiten lassen sich kaum erklären, wenn bei *Xiphophorus* genotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt. Hinzu kommt noch ein anderer Komplex von Tatsachen. ESSENBERG beobachtete, daß die bei erwachsenen Weibchen als Seltenheit vorkommende Geschlechtsumwandlung bei juvenilen Tieren mit großer Regelmäßigkeit auftritt. Unter den Jungfischen zählte ESSENBERG 25% Männchen und 75% Weibchen, während unter den Erwachsenen das umgekehrte Verhältnis häufig vorkommt. ESSENBERG vermutete auf Grund dieser Tatsachen schon, daß es bei *Xiphophorus* keine Heterochromosomen geben könne, doch vermissen wir bei ihm den Beweis im Vererbungsexperiment. Wie stark Außeneinflüsse auf

¹ Eine Abbildung von *Xiphophorus Helleri* findet der Leser in meinem Aufsatz „Das Gen in fremder Erbmasse“ Züchter 1, 152 (1929).

das Geschlechtsverhältnis bei *Xiphophorus* einwirken können, vermerkt van OORDT: In einem Jahre züchtete er seine *Xiphophorus* in großen Becken. Diesmal überwogen die Weibchen. Im nächsten Jahre wurden die Fische in kleineren Aquarien gehalten mit dem Erfolg, daß die Mehrheit der Jungen zu Männchen wurde. Wie schon gesagt, haben meine Bastardierungsversuche mittlerweile den Beweis erbracht, daß *Xiphophorus* genetisch ein Hermaphrodit mit phänotypischer Geschlechtertrennung und Geschlechtsbestimmung ist. Zu dieser Folgerung kam ich folgendermaßen: *Xiphophorus*-Weibchen wurden mit homogametischen *Platypoecilus*-männchen gekreuzt. Da die Nachkommenschaft aus weiblichen und männlichen Tieren bestand, waren zwei Erklärungen möglich: Entweder hatten die *Xiphophorus*-Weibchen die Konstitution XY oder die Bastarde waren auf Grund phänotypischer Geschlechtsbestimmung männlich oder weiblich. Aus den F_2 - und den Rückkreuzungsgenerationen konnten ebenfalls noch beide Möglichkeiten abgeleitet werden wie für F_1 , nur mit der Einschränkung, daß ganz bestimmte Annahmen über die Art der Lokalisation der *M*- und *F*-Gene bei beiden Arten gemacht werden mußten. In der 3. Rückkreuzungsgeneration sind die Bedingungen dann aber bereits so eingengt, daß nur noch eine der beiden Alternativen übrig bleibt. Die Entscheidung fiel eindeutig für den Hermaphroditismus. Damit ist zum ersten Mal für ein Tier, bei dem äußerlich strenge Geschlechtertrennung herrscht, auf genetischem Wege nachgewiesen, daß diese Getrenntgeschlechtlichkeit auf einem hermaphroditischen Genotypus beruht. Wenn man bislang die Tiere in Gonochoristen und Hermaphroditen einteilt, so pflegte man in Gedanken immer dazu zu setzen: erstere haben genotypische, letztere phänotypische Geschlechtsbestimmung. HARTMANN hat sich besonders für den Gedanken eingesetzt, daß es auch Gonochoristen gäbe, die rein phänotypisch geschlechtsbestimmt sind, wie z. B. der Trematode *Collyriclum faba*. Diese Annahme kann auch mit einer ganzen Reihe von Argumenten gestützt werden, doch sind bislang als genotypisch hermaphroditisch verdächtige Tiere mit Geschlechtertrennung entweder dem Experiment oder der zytologischen Untersuchung oder beiden Methoden genetischer Forschung nicht zugängig gewesen. Übrigens besagt eine negative zytologische Untersuchung noch nichts Entscheidendes. Denn wir kennen zahlreiche genotypische Gonochoristen, bei denen Heterochro-

mosomen morphologisch nicht zu unterscheiden sind. Nach der neueren Untersuchung an *Xiphophorus* haben wir nunmehr streng voneinander zu trennen.

1. *Genotypisch bestimmte Gonochoristen*, bei denen a) zytologisch oder b) durch das Kreuzungsexperiment oder c) auf beiden Wegen die Existenz von Heterochromosomen nachgewiesen werden kann. Beispiele zu a) die Wanze *Protenor*, zu b) der Fisch *Lebistes*, zu c) die Fliege *Drosophila*.

2. *Genotypisch bestimmte Gonochoristen*, die als solche auf einem der unter 1. genannten Wege erkannt werden können, mit anatomisch a) während der Entwicklung oder b) auch während des adulten Stadiums sichtbarem vorübergehendem oder rudimentärem Hermaphroditismus. Beispiel zu a) *Rana*, zu b) die Männchen von *Bufo*.

3. *Phänotypisch bestimmte Gonochoristen (latente Hermaphroditen)*, bei denen sich keine Heterochromosomen nachweisen lassen. Beispiel *Xiphophorus*.

4. *Hermaphroditen* a) mit aufeinanderfolgenden geschlechtlichen Phasen (*transitorischer Hermaphroditismus*). Beispiel die Assel *Cymothoa*, b) mit gleichzeitigem Vorhandensein von beiderlei Gonaden resp. Geschlechtselementen (*funktionaler Hermaphroditismus*). Beispiel *Sagitta*, *Helix*.

Wir lernten Beispiele sowohl dafür kennen, daß sich ein genotypisch bestimmter Gonochorismus aus dem Hermaphroditismus entwickeln kann (*Schistosomum*) als auch dafür, daß aus der genotypischen Getrenntgeschlechtlichkeit sekundär wieder Hermaphroditismus hervorgehen kann (*Termitoxenia*). Ferner wissen wir jetzt, daß es Hermaphroditen mit vollständiger Geschlechtertrennung im Phänotypus gibt (*Xiphophorus*). Die letzteren beiden Tatsachen scheinen mir von Wichtigkeit für die Beurteilung der merkwürdigen Geschlechtsverhältnisse bei dem Wurm *Bonellia* zu sein, über die hier bereits einmal berichtet wurde¹. Bei *Bonellia* besteht ein ganz extremer Dimorphismus der Geschlechter. Das Weibchen ist so groß wie eine Pflaume und hat einen meterlangen Rüssel. Die Männchen sind mikroskopisch klein und leben an oder in dem weiblichen Tier. Dennoch hat im Prinzip jede Larve die Möglichkeit,

¹ Abbildungen findet der Leser in meinem Aufsatz: „Syn-, pro- und metagame Geschlechtsbestimmung im Tierreich“ 3, 28 (1931). Dort auch weitere Literatur zum Bonelliaproblem.

ein Zwergmännchen oder ein Weibchen zu werden, je nachdem, ob sie sich an dem Rüssel eines alten Weibchens festsetzt oder nicht. Im ersten Fall wird sie zu einem Männchen. Bleibt sie dagegen freilebend, so entwickelt sie sich zu einem Weibchen. Von dem Rüssel der alten Weibchen geht ein vermännlichender Stoff aus, die Larven werden phänotypisch (metagam) zu Männchen determiniert. Allerdings sind, wie BALTZER beobachtete, auch bei Anwesenheit eines weiblichen Rüssels oder extrahierten Rüsselstoffes nicht alle Larven zum Festsetzen und Männlichwerden zu veranlassen und andererseits werden in rüsselfreien Kulturen trotz des Fehlens des vermännlichenden Stoffes einige Larven zu Männchen. BALTZER deutet das in dem Sinne, daß sich in diesen zahlenmäßig wenigen Ausnahmeformen die primäre genotypische Geschlechtsbestimmung, die syngam erfolgt wäre, äußert. Da die Bonellia von Verwandten abstammt, für die BALTZER genotypische Geschlechtsbestimmung für wahrscheinlich hält, glaubt er sie auch für Bonellia annehmen zu müssen, nur soll sie bei ihr metagam stark beeinflußbar sein. Angesichts der Tatsache, daß es auch rein phänotypische Geschlechtertrennung auf hermaphroditer Grundlage gibt, scheint es mir doch denkbar, daß sich damit auch für das Bonelliaproblem neue Möglichkeiten eröffnen. Vor allem deswegen, weil HERBST vor einiger Zeit nachweisen konnte, daß in rüsselfreien Kulturen das Auftreten von Männchen womöglich lediglich auf eine Veränderung der Wasserstoffionenkonzentration zurückzuführen ist. Konnte doch HERBST durch Erniedrigung des p_H 91,6% der indifferenten Larven ohne Anwesenheit des Rüsselstoffs vermännlichen. Ungeklärt bleibt aber noch, warum

auch in diesen Säurekulturen HERBSTS sowie in denen mit Rüssel oder Rüsselstoff BALTZERS ein geringer Teil der Larven dennoch zu Weibchen wurde. Sollte sich die Annahme, daß Bonellia ein phänotypischer Gonochorist wie Xiphophorus ist, bewähren, so müßte noch nach dem Außenfaktor gesucht werden, der die weibliche Entwicklung begünstigt. Bei Bonellia ist wenigstens der eine der geschlechtsbestimmenden Außeneinflüsse gefunden.

Für Xiphophorus dagegen sind die geschlechtsbestimmenden Ursachen bislang noch nicht bekannt, doch besteht heute, nachdem die genetischen Versuche im wesentlichen als abgeschlossen gelten können, die Möglichkeit, allmählich die komplexe Umwelt der hermaphroditen Erbmasse unseres Fisches zu analysieren und die einzelnen Faktoren auf ihre geschlechtsbestimmende Wirksamkeit zu prüfen.

Schriftennachweis.

(Es werden nur einige zusammenfassende Arbeiten angeführt.)

BALTZER, F.: Echiuroidea in Küenthal. Handb. d. Zoologie, Bd. 2, S. 62 ff., 1931.

FÖYN, B.: Auspressungsversuche an *Clara squamata*. Arch. mechan. 110 (1927).

KARTMANN, M.: Die Sexualität der Protisten und Thallophyten und ihre Bedeutung für eine allgemeine Sexualitätstheorie. Z. Abstammlingslehre 54, 76—126 (1930).

MEISENHEIMER, J.: Geschlecht und Geschlechter im Tierreich. 2 Bde. 1921 und 1930.

WITSCHI, E.: Bestimmung und Vererbung des Geschlechts im Tierreich. Handb. d. Vererbgs. 1930.

Die Deutsche Gesellschaft für Züchtungskunde hält ihre diesjährige Winterversammlung am Mittwoch, dem 3. Februar 1932, 11 Uhr vormittags, zu Berlin im Dienstgebäude des vorläufigen Reichswirtschaftsrates, Bellevuestr. 15, ab.

Es werden sprechen: Professor Dr. SPÖTTEL, Halle, über „Die Einwirkung der Ernährung auf den Körperbau von Schafen“, Tierzuchtdirektor KÖPPE, Norden, über „Vererbung des Körperbaues und des Skelettes in der Rinderzucht“.