

Intersexualität und Geschlechtsbestimmung.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von Richard Goldschmidt.

(Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem.)

Die Untersuchungen über Intersexualität und Geschlechtsbestimmung, die ich in den letzten 10 Jahren zum Teil unter Mitarbeit der Herrn Dr. Dr. Seiler, Poppelbaum und Machida ausgeführt habe, und über die wir bereits eine Anzahl von Mitteilungen veröffentlichten, sind nunmehr so weit gediehen, daß die behandelten Probleme im wesentlichen als gelöst betrachtet werden können, wenn auch noch manche Einzelheit nachzutragen sein wird, die, hauptsächlich infolge der Zeitumstände, noch nicht ausgearbeitet werden konnte. Da die monographische Veröffentlichung der Resultate wohl noch einige Zeit beanspruchen wird, so seien die Hauptpunkte im voraus in dieser Mitteilung zusammengefaßt. Sie beruhen auf der Zucht von mehr als 75 000 Individuen. Die Haupttatsachen sind die folgenden:

Durch Kreuzung verschiedener geographischer Rassen des Schwammspinners *Lymantria dispar* L. kann in völlig regelmäßiger Weise Intersexualität erzielt werden. Als Intersexualität (früher fälschlich dem Gynandromorphismus eingereiht) bezeichnen wir die Erscheinung, daß Individuen eines Geschlechts in bestimmter Weise und Reihenfolge Charaktere des anderen Geschlechts annehmen; je nach dem genetischen Geschlecht, das dem Individuum eigentlich zukommt, reden wir von weiblicher und männlicher Intersexualität. Bei beiden Typen gibt es vollständige Serien, die von gerade beginnender Intersexualität durch alle Stufen hindurch bis zu völliger Umwandlung in das andere Geschlecht führen. Jede Stufe ist typisch und scharf charakterisiert. Die Umwandlung betrifft sämtliche Organe in bestimmter Reihenfolge, sekundäre wie primäre Geschlechtscharaktere. Die Kombination genetischer und entwicklungsphysiologischer Analyse hat die völlige Erklärung des Phänomens wie seine experimentelle Beherrschung ergeben.

1. Genetische Analyse.

AA. Versuche über weibliche Intersexualität.

I. Nach dem Verhalten in Kreuzungen können wir zwei Gruppen von Schwammspinnerrassen unterscheiden, die wir als schwache und starke bezeichnen. Schwache Rassen sind solche, deren Eier, wenn von dem Sperma einer starken Rasse befruchtet, normale Männchen und nur intersexuelle Weibchen irgend einer Stufe liefern. Starke Rassen sind solche, deren Sperma sich wie eben genannt verhält, deren Eier aber, wenn von dem Sperma einer schwachen Rasse befruchtet, normale Nachkommenschaft ergeben. Als schwache

Rassen erwiesen sich bisher alle europäischen und amerikanischen Rassen, sowie die japanischen Rassen, die wir als Rassen Kumamoto, Fukuoka, Kyoto, Hokkaido, Jap Br bezeichnen; als stark erwiesen sich die japanischen Rassen Gifu, Ogi, Saitama, Tokyo, Aomori, jap. x und jap. y.

- A. Sämtliche benützten Rassen sind, wenn reingezüchtet, sexuell völlig normal.
- B. Sämtliche schwachen Rassen in irgendeiner Richtung untereinander gekreuzt, ergeben niemals weibliche Intersexualität.
- C. Sämtliche starken Rassen in irgendeiner Richtung untereinander gekreuzt, ergeben niemals Intersexualität.
- D. Sämtliche Kreuzungen von Weibchen der starken Rassen mit Männchen der schwachen Rassen, also die reziproke F_1 der gleich zu nennenden Intersexualitätskreuzungen, ergeben ausnahmslos normale Weibchen.
- E. In sämtlichen¹⁾ Kreuzungen von Weibchen der schwachen Rassen mit Männchen der starken Rassen besteht F_1 aus normalen Männchen und ausschließlich intersexuellen Weibchen irgendeiner Stufe. Als typische Stufen werden unterschieden: 1. Beginnende I. Nur an Fühlern, Flügeln und Kopulationsapparat ist der männliche Einschlag zu merken. Noch fruchtbar. 2. Schwache I. Die gleichen Organe in verstärkter Weise betroffen, aber nicht mehr fähig, Eier zu legen. 3. Mittlere I. desgl. fortschreitend. Ovarien nicht mehr ganz vollständig. 4. Starke I. Alle Organe mehr oder minder betroffen, teils schon ganz männlich. Ovar rudimentär und in Rückbildung. 5. Höchstgradige I. Äußerlich fast männchengleich. Gonade in allen Umwandlungsstadien von Ovar zu Hoden. 6. Geschlechts-umkehr. Alle genetischen Weibchen in Männchen umgewandelt. Folgende Gesetzmäßigkeiten gelten für diese Kreuzungen:
 - a) Das Resultat einer bestimmten Rassenkombination ist innerhalb gewisser Variationsgrenzen konstant.
 - b) Wenn in F_1 weibliche Intersexualität erzielt wird, betrifft sie sämtliche Individuen, die genetisch Weibchen sein sollten. (Nur bei Geschlechtsumkehr kommt eine später zu nennende Ausnahme vor).
 - c) Innerhalb der Nachkommenschaft eines Elternpaares zeigen die intersexuellen Individuen eine gewisse Fluktuation um ein Mittel herum, die zu den Grenzen der vorhergehenden oder nächstfolgenden Klasse führt.
 - d) Die extremen Fälle der Intersexualität, sowohl nach der weiblichen wie nach der männlichen Seite hin fluktuieren ins Normale hinüber.

1) Siehe später.

- e) Die Konstanz des Resultats schließt nicht aus, daß kleine Variationen des Mittelwerts der Intersexualität bei mehreren Zuchten derselben Kombination, auch bei Verwendung von Geschwistern, vorkommen.
- f) Ein und dieselbe Rasse von Weibchen ergibt, wenn mit verschiedenen Rassen von Männchen gekreuzt, typisch verschiedene Resultate in F_1 , die es erlauben, eine Serie der Männchen, in bezug auf ihre Intersexualität produzierende Stärke aufzustellen. Z. B. gibt Rasse Mass ♀ mit Gi I ♂ gerade beginnende, mit Gi II ♂ schwache, mit Og ♂ mittlere, mit Ao ♂ starke Intersexualität u. s. w.
- g) Ein und dieselbe Rasse von Männchen, ergibt, wenn mit verschiedenen Rassen von Weibchen gekreuzt, verschiedene Resultate in F_1 , die es erlauben, eine Serie von Weibchen in bezug auf ihre bei der Produktion von Intersexualität beteiligte „Schwäche“ aufzustellen. Z. B. ♂ Gi I ergibt mit ♀ der Rasse Kum noch teilweise normale Tiere, mit ♀ Mass beginnende, mit ♀ Ho schwache, mit ♀ Schnei schwache bis mittlere, mit ♀ Fiu starke Intersexualität u. s. w.
- h) Die so gewonnene Kenntnis der relativen „Stärke“ der Rassen läßt sich an Intersexualitätsgleichungen prüfen, die ein besonders wichtiges Glied in der Ableitung der Erklärung bilden. Beispiel: Kum ♀ \times Gi I ♂ = beginnende I. Kum ♀ \times Ao ♂ = mittel bis stark I. Wenn Fiu ♀ \times Gi I ♂ stark I., dann Fiu ♀ \times Ao ♂ = Geschlechtsumkehr u. s. w.
- i) Wie zu erwarten geben die stärksten „schwachen“ ♀ mit den schwächsten „starken“ ♂ zum Teil normale Nachkommen, ein wichtiger Grenzfall.
- k) Aus all dem folgt: Weibliche Intersexualität kommt zustande, wenn Weibchen einer schwachen Rasse mit Männchen einer starken Rasse gekreuzt werden. Der spezifische Grad der Intersexualität einer gegebenen Kreuzung ist eine Funktion zweier Variablen, nämlich des Grades der „Schwäche“ der Mutter und der „Stärke“ der Väter. Das besagt ferner, daß das Entscheidende eine quantitative Relation der beiden Variablen ist.

II. Das, was als Schwäche und Stärke bezeichnet wurde, ist ein physiologischer Zustand zweier selbständiger, in jedem Individuum gleichzeitig vorhandener Sätze von Geschlechtstaktoren. Das eine sind die im x-Chromosom vererbten Geschlechtstaktoren. (weibliche Heterozygotie, xy = ♀, xx = ♂) und zwar ist es der Männlichkeitsbestimmer M. (Mm = ♀, MM = ♂). Der andere Faktor wird ausschließlich mütterlich vererbt, von Mutter zu Ei, und ist daher entweder im Eiplasma oder dem y-Chromosom lokalisiert. Es ist der Weiblichkeitsbestimmer [E]. Wenn wir die Suffixe f

für stark und d für schwach benutzen, so ist die Formel einer starken Rasse $\boxed{F_f} M_f m = \text{♀} \boxed{F_f} M_f M_f = \text{♂}$, einer schwachen Rasse $\boxed{F_d} M_d m = \text{♀} \boxed{F_d} M_d M_d = \text{♂}$. $\boxed{F_d} M_f m$ ist ein intersexuelles ♀. Die mütterliche Vererbung von F und die Vererbung von M als Mendelfaktor im x -Chromosom wird durch folgende Tatsachen bewiesen:

- A. Ebenso wie F_1 sind auch alle Rückkreuzungen, F_2 etc. von schwachen Rassen inter se und ebenso starken Rassen inter se normal in bezug auf die Weibchen.
- B. Sämtliche F_2 -Zuchten aus der Kreuzung starke ♀ \times schwache ♂ (also der reziproken der Intersexualitätsproduzierenden) ergeben ausschließlich normale Weibchen²⁾.
- C. In F_3 — F_8 -Zuchten aus solchen F_2 , deren ursprüngliche Bastardmutter der starken Rasse angehörte, bleibt weibliche Intersexualität dauernd ausgeschlossen.
- D. In allen Rückkreuzungen, bei denen F_1 -Bastarde von starken Müttern und schwachen Vätern verwendet werden, erscheinen nur normale Weibchen, wenn dieser Bastard als Mutter dient, d. h. die mütterliche Linie der starken Rasse angehört.
- E. Dient der Bastard stark ♀ \times schwach ♂ als Vater einer Rückkreuzung, sind die resultierenden ♀ normal, wenn die Mutter einer starken Rasse angehört.
- F. Nachkommenschaft von noch fruchtbaren intersexuellen Weibchen aus der Kreuzung schwach ♀ \times stark ♂ spaltet (F_2) in $1/2$ normale $1/2$ intersexuelle ♀ neben normalen Männchen. Die intersexuellen Weibchen sind vom gleichen Typus wie in F_1 und bleiben so in weitem Generationen. In F_3 etc. verhält sich die Nachkommenschaft normaler und intersexueller Weibchen identisch. Sie besteht von F_3 ab entweder aus nur intersexuellen ♀♀, oder aus $1/2$ normalen, $1/2$ intersexualen ♀♀. Von F_4 ab sind auch Zuchten mit nur normalen ♀♀ möglich.
- G. Intersexuelle Weibchen von F_1 verhalten sich der starken väterlichen Rasse gegenüber wie normale Weibchen, geben also in dieser Kombination nur intersexuell-weibliche Nachkommenschaft vom gleichen Typ.
- H. Intersexuelle F_1 -Weibchen verhalten sich ♂♂ der schwachen Elternrasse gegenüber wie normale Weibchen; sie geben in dieser Rückkreuzung normale Nachkommenschaft.
- I. F_1 -Männchen, welche Brüder der intersexuellen ♀♀ sind, erzeugen in der Rückkreuzung mit ♀♀ der starken Elternrasse ausschließlich normale Nachkommenschaft in bezug auf die ♀♀.
- K. Die gleichen ♂♂ wie in I erzeugen in der Rückkreuzung mit ♀♀ der schwachen Elternrasse $1/2$ normale, $1/2$ intersexuelle ♀♀.

2) In unserer Publikation von 1912 falsch berichtet, ebenso wie die korrespondierende Rückkreuzung. Erklärung des Irrtums erfolgt in der Hauptarbeit.

- L. F_1 -♂♂ aus der reziproken, normale Weibchen produzierenden Kreuzung stark ♀ × schwach ♂ produzieren in der Rückkreuzung mit schwachen Weibchen ebenfalls die Spaltung in $\frac{1}{2}$ normale, $\frac{1}{2}$ intersexuelle ♀♀.
- M. Diese Tatsachen beweisen völlig den unter II. aufgestellten Satz. Sie können schematisch so zusammengefaßt werden:

Mütterliche Linie (Plasma oder y-Chromosom)	Die beiden x-Chromosomen gleich Geschlechtsfaktoren des Vaters	Weibliche Nachkommen- schaft
{ stark	stark + stark	normal
	stark + schwach	normal
	schwach + schwach	normal
{ schwach	stark + stark	alle ♀♀ intersexuell
	stark + schwach	♀♀ $\frac{1}{2}$ normal, $\frac{1}{2}$ intersexuell
	schwach + schwach	normal

III. Die Richtigkeit aller vorhergehenden Sätze wird, außer durch die später zu nennenden Tatsachen der männlichen Intersexualität durch weitere Proben bewiesen, nämlich:

- A. Normale und intersexuelle Geschwister-♀♀, die also das gleiche Plasma resp. y-Chromosom besitzen, geben mit dem gleichen homo- oder heterozygoten Männchen oder mit verschiedenen homozygoten Männchen das gleiche Kreuzungsergebnis, nämlich das nach der resp. Beschaffenheit der ♂♂ aus voriger Tabelle zu erwartende.
- B. Männchen, die aus völliger Geschlechtsumwandlung genetischer Weibchen entstanden sind, dürfen nur einen starken Geschlechtsfaktor = x-Chromosom besitzen. Soweit bisher möglich, wurde dies nachgewiesen.
- C. Eine außerordentlich bedeutungsvolle Probe wurde durch Tripel- und Quadrupelkreuzungen geliefert, d. h. durch alle möglichen Kreuzungskombinationen von drei oder mehr Rassen. Das Resultat darf nach Vorhergehendem nur bedingt werden von der mütterlichen Linie einerseits, d. h. der Beschaffenheit der ursprünglichen Bastardmutter (stark oder schwach) und den beiden Geschlechtschromosomen des Vaters: Der Typus der Intersexualität, wenn erzeugt, muß dem der F_1 -Kreuzung aus solchen ♀♀ und ♂♂ von der Rasse der betreffenden Geschlechtschromosomen entsprechen, unabhängig davon, was sonst noch in die Kombination gekreuzt wurde. Z. B. diene der Bastard $[(A \times B) \times (B \times A)] \times [C \times D]^2$: die Mutter (Inhalt der eckigen Klammer) ist der doppelreziproke F_2 -Bastard aus den Rassen A und B, erhalten

aus dem F_1 -♀ der ursprünglichen Kreuzung $A \text{♀} \times B \text{♂}$ mit dem F_1 ♂ der reziproken Kreuzung. (In der Formel steht immer das ♀ an erster Stelle, das \times -Zeichen trennt die beiden Eltern). Der Vater (die andere eckige Klammer rechts vom \times -Zeichen) ist ein F_2 -Bastard (das Potenzzeichen) aus der Kreuzung $C \text{♀} \times D \text{♂}$. Das Plasma (oder y-Chromosom) dieser Kreuzung ist das der Rasse A (der erste Buchstabe der Formel bei dieser Schreibweise). Die x-Chromosomen (Geschlechtsfaktoren) des Vaters sind entweder $D + C$ oder $D + D$. Das Resultat muß also das gleiche sein, wie wenn die reine Rasse A kombiniert wird mit Geschlechtsfaktoren D und C oder nur D. Ist A eine schwache Rasse, C und D zwei verschiedene starke, so kann das Resultat nur sein entweder a) $1/2$ inters. ♀ vom Typus der Kombination $A \times C$, $1/2$ inters. ♀ vom Typus der Kombination $A \times D$ oder b) alle ♀ intersexuell vom Typus $A \times D$ u. s. w. Alle solchen noch so verwickelten Kombinationen ergaben das erwartete Resultat.

IV. Unsere frühere Annahme der Inzuchtsintersexualität innerhalb genetisch reiner Rassen erwies sich als unrichtig. Der Fall wurde befriedigend aufgeklärt und liefert weiteres Material für alle vorhergehenden Tatsachen.

V. Bei den intersexuellen Kombinationen, die völlige Geschlechts-umkehr von ♀ in ♂ bedingen, kommen gelegentlich vereinzelt Weibchen vor (im Durchschnitt weniger als 1%). Ihre Untersuchung macht es wahrscheinlich, daß ein Fall sogenannten Nicht-auseinanderweichens (Non-disjunction nach Bridges) vorliegt und die Analyse deutet in die Richtung der Annahme, daß die „Schwäche“ nicht im Plasma, sondern im y-Chromosom vererbt wird.

BB. Versuche über männliche Intersexualität.

Die in Kreuzungen mit den gleichen Rassen nach bestimmten Gesetzen erhaltene männliche Intersexualität, also die Reihe intersexueller Umwandlungen von Männchen in Weibchen, ist schwerer zu analysieren als die weibliche Intersexualität und, hauptsächlich infolge der aus den Zeitverhältnissen entspringenden Schwierigkeiten, noch nicht so vollständig durchgeführt. Männliche Intersexualität wurde bisher auf drei Arten erzielt:

I. In der ersten Serie tritt männliche Intersexualität in allen F_1 -Männchen auf. Sie ist bisher beschränkt, aber absolut typisch für die Kombinationen der beiden japanischen Rassen Fukuoka und Hokkaido.

A. Weibchen Fuk gekreuzt mit Männchen Hok ergeben in F_1 nur normale Weibchen und intersexuelle Männchen. Die ♀♀ sind beträchtlich in der Überzahl. Die intersexuellen ♂♂ zeigen außerordentliche Variabilität von vereinzelt normalen ♂♂ als Minusindividuen bis hinauf zu starker Intersexualität; das Mittel liegt mehr bei letzterer.

- B. Die reziproke Kreuzung ist normal (beides sind ja „schwache“ Rassen).
- C. Die Rasse Fuk ergibt mit europäischen Rassen, die sich in bezug auf weibliche Intersexualität genau wie Hok verhalten, nur normale Nachkommenschaft. Das Resultat A ist somit bisher spezifisch für die Kombination mit Hok.
- D. F_2 aus $Fuk \text{♀} \times Hok \text{♂}$ mit intersexuellem $F_1 \text{♂}$ ergibt wieder normale ♀♀ und intersexuelle ♂♂ mit noch stärkerem Überwiegen der ♀♀ .
- E. Die Rückkreuzung von $F_1 \text{♀}$ aus $Fuk \text{♀} \times Hok \text{♂}$ mit reinen ♂♂ der Hok-Rasse ergibt ausschließlich (100 %) ♀♀ .
- F. F_2 oder Rückkreuzungen mit intersexuellen $F_1 \text{♂♂}$ auf Weibchen der reinen Hok-Masse oder solche, deren Mutter dieser Rasse angehörte, ergibt nur normale Nachkommenschaft.
- G. Diese Tatsachen zeigen, daß männliche Intersexualität in dieser Serie entsteht, wenn sich Fuk-Protoplasta (oder y-Chromosom) mit einem Fuk- und einem Hok-Geschlechtsfaktor kombinieren. Bei der Kombination Fuk-Plasma mit zwei Geschlechtsfaktoren Hok werden alle ♂♂ in ♀♀ umgewandelt.
- H. In gleicher Weise wie bei weiblicher Intersexualität wurde der Schluß vollgültig durch Tripel- und Quadrupelbastardierungen bewiesen.

II. In der zweiten Serie tritt männliche Intersexualität niederer Grade in F_2 -Zuchten der Kombinationen stark $\text{♀} \times$ schwach ♂ auf.

- A. In allen F_2 aus der Kreuzung von ♀♀ der stärksten japanischen Rassen mit ♂♂ europäischer Rassen ist ein gewisser Prozentsatz der ♂♂ mäßig intersexuell. Genau so verhält sich die Rückkreuzung (stark \times schwach) $\text{♀} \times$ schwach ♂ .
- B. In F_3 , F_4 etc., aus derartigen Zuchten treten in den meisten Einzelzuchten wieder intersexuelle ♂ auf, in anderen fehlen sie jedoch.
- C. Rückkreuzungen, außer den in A genannten, in denen der Bastard stark $\text{♀} \times$ schwach ♂ als Vater oder Mutter dient, liefern keine intersexuellen ♂ .
- D. Irgendwelche andere Kombinationen zwischen einer starken und einer schwachen Rasse lieferten nie intersexuelle ♂ .
- E. Wie bei der ersten Serie verhält sich die schwache Rasse Hokkaido different, obwohl sie in bezug auf weibliche Intersexualität den andern schwachen gleich ist.
- a) F_2 aus einem ♀ starker japanischer Rasse mit ♂ Hokkaido gibt typischerweise keine männliche Intersexualität, sondern nur auffallenden Weibchenüberschuß.
- b) Die Rückkreuzung des genannten F_1 -Bastards mit Hokkaido ♂ liefert ausschließlich Weibchen, nur gelegentlich ein paar Ausnahmismännchen. (Genau wie die parallele (Fuk \times Hok) \times Hok-Kombination).

- c) Alle andern Kombinationen der beiden Rassen liefern keine Resultate, die mit männlicher Intersexualität zu tun haben.
- d) Als gelegentliche Ausnahme kommen in F_1 der in a) genannten Kreuzung vereinzelte ♂ gerade beginnender Intersexualität vor. In diesem Fall erscheinen sie auch in F_2 wieder neben der Erscheinung der hohen Weibchenzahl.
- G. Diese Befunde zeigen für männliche Intersexualität in dieser Serie.

1. Sie entsteht nur, wenn die mütterliche Linie „stark“ ist.
2. Wenn mit dem „starken Protoplasma“ sich in F_1 oder Rückkreuzung ein schwacher und ein starker Geschlechtsfaktor kombinieren, entstehen normale Männchen.
3. Wenn mit dem starken Protoplasma in F_2 oder Rückkreuzung zwei schwache Geschlechtsfaktoren kombinieren, werden alle genetischen ♂ in ♀ verwandelt.
4. Die gleiche Kombination wie in Nr. 2 liefert, wenn in F_2 oder Rückkreuzung (A) vorhanden, einen bestimmten Prozentsatz intersexueller ♂; das zeigt, daß hier die Rekombination weiterer Mendelfaktoren hinzukommt. Dieser Punkt gilt nicht für die Hokkaido-Rasse.

III. Die dritte Serie enthält ein paar unvollständige Daten über Auftreten einiger weniger Individuen männlicher Intersexualität in F_1 und F_2 bei Kreuzung bestimmter schwacher Rassen inter se. Die Rassen sind mit der Fukuoka-Rasse verwandt, sämtlich Süd-japaner.

IV. Wie bei der weiblichen Intersexualität werden alle Gesetzmäßigkeiten durch komplizierte Tripel- und Quadrupelbastarde in wunderbarer Weise bewiesen. Hierher gehören einige der glänzendsten Belege für die Gesamtinterpretation.

CC. Die Interpretation der Befunde.

Das gesamte Experimentalmaterial wurde vererbungstheoretisch analysiert. Die in unsern früheren Publikationen bereits verschiedentlich durchgeführte Interpretation hat sich glänzend bewährt und ist zum Teil so weit bewiesen worden, wie es überhaupt in solchen Experimenten möglich ist. Das Prinzip ist, daß „Stärke“ und „Schwäche“ der Geschlechtsfaktoren etc. quantitative Zustände oder Potenzen dieser sind, die bei den einzelnen Rassen typisch verschieden sind. Da ihre quantitative Relation für das Resultat entscheidend ist, so erklärt sich die Intersexualität durch abnorme Kombination in ihren absoluten Werten nicht zusammenpassender Quanten der beiden Variablen. Wir verweisen auf die Durchführung des Prinzips in unseren früheren Publikationen und die genauere Analyse in der folgenden Monographie. Im einzelnen hat es sich bewährt und erklärt spielend und ohne Hilfsannahmen auch die verwickelsten und

unerwartetsten Resultate. Wie alle mendelistische Analyse liefert aber auch dies bloß eine formale Erklärung. Dem Mendel'schen Faktor, dessen Definition ja nur der Mechanismus seiner Verteilung ist, wird noch hinzugefügt das physiologische Attribut der Quantität und dadurch ermöglicht, die Resultate vererbungsmechanisch zu erklären. Das Problem kann aber erst als gelöst betrachtet werden, wenn es auch vererbungsphysiologisch erklärt ist: d. h. wenn feststeht was die Quantität eines Faktors physiologisch bedeutet und wieso diese Quantitäten in ihren relativen Proportionen Intersexualität hervorrufen, somit, was Intersexualität physiologisch ist. Diese Lösung hat die entwicklungsmechanische Analyse, wie wir glauben, vollständig gebracht.

2. Entwicklungsphysiologische Analyse.

A. Das Studium der intersexuellen Individuen hat folgende einfache Gesetzmäßigkeit ergeben, deren Analyse die Erklärung des ganzen Problems liefert:

Die Reihenfolge, in der die Organe intersexueller Individuen sich in der Richtung auf das andere Geschlecht hin verändern, ist die Umkehr der Reihenfolge der embryonalen resp. larvalen Differenzierung.

Daraus folgt die entwicklungsphysiologische Erklärung der Intersexualität:

Ein Intersex ist ein Individuum, das sich bis zu einem bestimmten Punkt mit einem Geschlecht, seinem genetischen (hetero- oder homozygoten = xy oder xx) Geschlecht entwickelt und von diesem Punkt an trotz unveränderter genetischer Beschaffenheit, seine Entwicklung mit dem anderen Geschlecht beendet. Ein intersexuelles Weibchen ist ein genetisches Weibchen ($Mm = xy$), das an einem bestimmten Punkt seiner Entwicklung plötzlich aufhört ein Weibchen zu sein und seine Entwicklung als Männchen vollendet. Ein intersexuelles Männchen ist ein genetisches Männchen ($MM = xx$), das sich bis zu einem bestimmten Punkt seiner Entwicklung als Männchen differenziert, von da an aber plötzlich seine Entwicklung als Weibchen vollendet. Das Maß der Intersexualität ist somit nichts als ein Ausdruck für die späte (schwache Intersexualität) oder frühe (hohe Intersexualität) Lage dieses Drehpunktes innerhalb der Entwicklung. Alle Organe, die sich vor dem Drehpunkt differenzieren, zeigen die Charaktere des genetischen Geschlechts, alle, die sich nachher differenzieren, die des entgegengesetzten Geschlechts. Alle zur Zeit des Drehpunkts differenzierten Organe, für die physiologisch die Möglichkeit der De- oder Umdifferenzierung gegeben ist, tun es; ist es physiologisch unmöglich, so verbleiben sie.

B. Dies Zeitgesetz der Intersexualität ist abgeleitet aus dem Einzelstudium aller Organe; die Beweiskraft des Materials ist eine überwältigende. Hier seien nur ein paar Punkte angedeutet:

a) Die Antennen sind beim ♂ langgefiedert, beim Weibchen nicht. Die Differenzierung erfolgt in den ersten Tagen der Puppenruhe. Wird ein ♀ intersexuell, so wachsen die Fiedern in männlicher Richtung aus, bis die Chitinisierung das Wachstum endet. Je früher der „Drehpunkt“ liegt, um so mehr Zeit steht für diesen Prozeß zur Verfügung, die Länge der Fiedern ist also eine Funktion der zeitlichen Lage des Drehpunkts, was im einzelnen genau zutrifft.

Bei männlicher Intersexualität ist zu erwarten, daß Veränderungen an den Antennen nur möglich sind, wenn der Drehpunkt in die ersten Tage der Puppenruhe fällt. Dies trifft zu.

b) Flügelform und Abdomen demonstrieren schön das gleiche Gesetz. Es sei nur erwähnt der Fall starker Intersexualität, bei dem die Analyse die Lage des Drehpunkts für etwa zur Zeit der Verpuppung fixiert. Die Raupe hat somit eine weibliche Entwicklung abgeschlossen, zu der die Aufspeicherung großer Fettmassen gehört, auf deren Kosten die Entwicklung des Ovars in der Puppe stattfindet. Mit dem Drehpunkt hört die Weiterentwicklung des Eierstocks auf und die Reservestoffe werden nicht verbraucht. Das intersexuelle Weibchen dieser Art hat dementsprechend ein Abdomen von weiblicher Dicke und männlicher Form, in dem sich das winzige Ovar der erwachsenen Raupe findet. Die Reservestoffe sind teilweise aufgelöst und füllen dadurch den Leib zum Platzen an, so daß das Tier nicht aus seiner Puppenhülle kann und bei leichter Berührung platzt.

c) Die Geschlechtsdrüsen liefern ein Beispiel für das Gesetz, dessen Beweiskraft uns unwiderleglich erscheint. Wird ein ♀ intersexuell, so hört sofort die Weiterdifferenzierung des Ovars auf und eine Dedifferenzierung mit Histolyse und Phagozytose beginnt. Abgesehen von letzterem muß also eine Serie intersexueller Weibchen beginnen mit solchen, die normale Ovarien haben und fortschreitend Eierstöcke zeigen, die allen Stufen der embryonalen und larvalen Entwicklung entsprechen. Der Vergleich mit der normalen Entwicklung erlaubt dann, genau die Lage des Drehpunkts festzustellen, die mit der aus der Analyse anderer Organe gewonnenen übereinstimmt. Liegt dieser Drehpunkt nun früh in der Puppenzeit, so bleibt noch genügend Zeit, die Dedifferenzierung soweit zu führen, daß die morphologische Umgestaltung der Eiröhren in Hodenfollikel beginnen kann.

Liegt der Drehpunkt aber noch früher, so kann dieser Prozeß weiterschreiten und wir erhalten in den höchsten Intersexualitätsstufen die lückenlose Serie der Dedifferenzierung des Eierstocks und seiner Umwandlung in einen Hoden.

Dasselbe Gesetz zeigt sich bei den intersexuellen ♂. Bei den ♂ ist der Hoden schon in der älteren Raupe fertig und mit Sperma gefüllt. Um die Zeit der Verpuppung verwachsen dann die paarigen Drüsen zu einer unpaaren. Entsprechend dieser Entwicklung zeigen intersexuelle ♂ keine großen Veränderungen der Hodenstruktur, wenn der Drehpunkt nach der Verpuppung liegt. Nur bilden sich eventuell noch übrige Urgeschlechtszellen in Eizellen um, die sich in die typischen Ei-Nährzellgruppen der Insekten differenzieren. Liegt aber der Drehpunkt um die Zeit der Verpuppung (starke Intersexualität), so bleiben die Hoden paarig und beginnen innerlich zu degenerieren und die ersten Schritte in der Richtung auf einen Eierstock durchzumachen. Die vielen Einzelheiten all dieser Dinge sind von größtem Interesse.

- d) Die Kopulationsapparate liefern das beweisendste Material für das Zeitgesetz. Denn sie bestehen aus verschiedenartigen homologen Teilen in beiden Geschlechtern und außerdem solchen, deren Anlagen nur einem Geschlecht zukommen und die sich zu verschiedenen Zeiten entwickeln. Die Serie intersexueller Veränderungen dieser Organe erscheint auf den ersten Blick von einer hoffnungslosen Komplikation zu sein. Die Entdeckung des Zeitgesetzes der Intersexualität gibt eine geradezu verblüffend einfache Lösung. Die Tatsachen selbst sind aber so kompliziert, daß sie nicht ohne Abbildungen beschrieben werden können. Es sei wieder nur ein illustrativer Einzelpunkt herausgegriffen:

Beim Männchen entwickelt sich bereits in frühen Raupenstadien eine Einstülpung am Hinterrand des 9. Segments, das Herold'sche Organ, das kein Homologen beim Weibchen besitzt. In ihr differenzieren sich dann 2 Paare von Zapfen, aus denen sich später Valven und Penis des männlichen Kopulationsapparats ausbilden. Wird ein Weibchen intersexuell, so hören die Segmente, die den Kopulationsapparat bilden, mit dem Einsetzen des Drehpunkts auf dem erreichten Punkt mit weiblicher Entwicklung auf und beenden ihre Entwicklung in männlicher Differenzierung. Das läßt sich dann Schritt für Schritt an den homologen Teilen beider Apparate verfolgen. Mit dem Drehpunkt aber beginnt sich alsbald auch das dem Weibchen fehlende Herold'sche Organ zu bilden und in normaler Weise seine Entwicklung anzutreten, die natürlich eine bestimmte Zeit erfordert. Je nach der

Lage des Drehpunkts (gleich Grad der Intersexualität) verbleibt nun nur eine kurze oder graduell längere Zeit, bis die allgemeine Chitinisierung derartige Entwicklungsvorgänge beendet. Mit ansteigenden Stufen weiblicher Intersexualität hat somit Herold's Organ verschiedene Stufen der Entwicklung von der Einstülpung bis zu fertigen Valven und Penis erreicht und diese Entwicklungsstufen werden dann chitiniert und sind im intersexuellen Kopulationsapparat vorhanden, wo sie das Zeitgesetz direkt ad oculos demonstrieren.

- e) Geschlechtsausführwege und Puppenhülle illustrieren das gleiche Gesetz in Übereinstimmung mit den übrigen Daten.
- f) Der Beweis, daß die Flügelfärbung intersexueller Tiere das gleiche Gesetz zeigt, läßt sich nicht kurz wiedergeben. Für den Haupttypus der intersexuellen Färbung (es gibt noch einen anderen Typus) läßt sich der folgende Satz beweisen: Die Quantität des Pigments auf dem intersexuellen Flügel ist ein Ausdruck der früheren oder späteren Lage des Drehpunkts, oder, anders ausgedrückt, eine Funktion der Zeit, die dem Individuum für die Chromogen bildenden Spaltungsprozesse vom männlichen Typ zur Verfügung standen.
- g) Die Resultate in bezug auf die Bestimmung der zeitlichen Lage des Drehpunkts bei der Entwicklung der verschiedenen intersexuellen Typen, die das Studium der Einzelorgane ergibt, stimmen miteinander überein.

3. Vergleich der genetischen und entwicklungsphysiologischen Tatsachen.

- A. Die genetische Analyse zeigt, daß bei der Determination des Geschlechts weibliche wie männliche Geschlechtstaktoren im Spiel sind; ferner, daß beiden eine gewisse Quantität der Aktivität zukommt, die Stärke und Schwäche, allgemein Potenz; schließlich daß das Endresultat in bezug auf das Geschlecht durch eine quantitative Relation beider bedingt wird. Ist sie quantitativ abnorm zugunsten einer Gruppe, so entsteht Intersexualität.
- B. Die entwicklungsphysiologische Analyse zeigte, daß das Maß der Intersexualität ein Ausdruck ist für die zeitliche Lage des Drehpunkts.
- C. Daraus ergibt sich folgende Situation:
 - a) Intersexualität ist das Phänomen, daß an einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung des Individuums, dem Drehpunkt, eine Reaktion stattfindet, die Umschlagsreaktion, deren physiologischer Effekt darin besteht, daß sie die alternativen Differenzierungsvorgänge zwingt, im Zeichen des entgegengesetzten

Geschlechts zu verlaufen: die weibliche Differenzierung springt in die männliche um und umgekehrt.

- b) Der Zeitpunkt des Einsetzens der Umschlagsreaktion ist maßgebend für das Maß der Intersexualität; je früher er liegt, um so höher der Grad.
- c) Das Auftreten der Umschlagsreaktion während der Entwicklung ist genetisch bedingt durch erbliche Eigenschaften der zur Kreuzung benützten Rassen.
- d) Die in Betracht kommenden Erbfaktoren der geschlechtlichen Differenzierung unterscheiden sich in ihrer Quantität.
- e) Intersexualität wird genetisch produziert, wenn die Faktoren der männlichen und weiblichen Differenzierung quantitativ nicht richtig aufeinander abgestimmt sind. Das Maß der Intersexualität ist proportional der Höhe dieser Unstimmigkeit.

D. Aus C folgt die folgende Lösung des Problems:

- a) Das normale Geschlecht wird dadurch bedingt, daß die gesamten Differenzierungsprozesse im Zeichen des physiologischen Einflusses verlaufen, der von dem oder den Faktoren des betreffenden Geschlechts hervorgerufen wird.
- b) Da in verschiedenen Individuen entweder der männliche oder weibliche Differenzierungseinfluß herrschend ist, beim Intersex aber beide Einflüsse im gleichen Individuum aufeinanderfolgen können, so besteht der normale Geschlechtsvererbungsmechanismus darin, dem einen Einfluß die Oberhand zu geben.
- c) Da Intersexualität durch das Eintreten der Umschlagsreaktion während der Differenzierung bedingt ist und dies Ereignis durch abnorme quantitative Kombination der Faktoren herbeigeführt wird, so muß normalerweise die Reaktion, die den differenzierungsbeherrschenden physiologischen Zustand hervorbringt, für das aktuelle Geschlecht schneller verlaufen als für das nicht erscheinende Geschlecht. Weibliche Intersexualität kommt aber zustande, wenn die neben der herrschenden weiblichen Reaktion verlaufende männliche Reaktion schneller verläuft als sie normalerweise sollte (umgekehrt bei männlicher Intersexualität) und noch während der Entwicklung die Oberhand gewinnt. Je schneller sie verläuft, je früher die Lage des Drehpunkts, je höher das Maß der Intersexualität.
- d) Somit sind koordiniert Quantität der Erbfaktoren und Geschwindigkeit einer Reaktion; wir stehen vor dem Massengesetz der Reaktionsgeschwindigkeiten.
- e) Das Wesen der von den Faktoren erzeugten Reaktion läßt sich nicht aus Versuchen von der Art der unseren erschließen. Eine vergleichende Betrachtung des Geschlechtsproblems lehrt, daß es sein muß die Produktion der spezifischen Hormone

der geschlechtlichen Differenzierung (die aber bei den Insekten nicht lokalisiert produziert werden, sondern wohl in jeder Körperzelle).

f) Die Geschlechtstaktoren selbst müssen Substanzen sein, die eine Reaktion proportional ihrer Quantität beschleunigen, also Enzyme oder ihnen ähnliches.

E. Somit ist die Lösung des Problems der Intersexualität und des Geschlechtsproblems überhaupt, zu der wir vordringen können, die:

Jedes befruchtete Ei besitzt normalerweise die beiderlei Erbfaktoren, deren Aktivität für die Differenzierung des einen oder anderen Geschlechts erforderlich ist. Diese Geschlechtstaktoren sind Enzyme oder Körper von ähnlichem physikalisch-chemischem Charakter. Jedes dieser Enzyme, das der männlichen wie das der weiblichen Differenzierung ist notwendig für die Ausführung (Beschleunigung) einer Reaktion, deren Produkt die spezifischen Hormone der geschlechtlichen Differenzierung sind. Bei Formen mit weiblicher Heterozygotie, wie es der Schwammspinner ist, wird das weibliche Enzym, wie wir kurz sagen wollen, rein mütterlich vererbt. Ob dies plasmatische Vererbung oder solche im y-Chromosom bedeutet, jedenfalls ist jedes Ei identisch in bezug auf den Weiblichkeitsfaktor oder seine Produkte. Das männliche Enzym ist der nach dem bekannten Heterozygotie-Homozygotie-Schema mit dem x-Chromosom der Hälfte der Eier aber allen Spermatozoen überlieferte Geschlechtstaktor. Absolute wie relative Quantität der beiden Enzyme ist ein festgelegter Erbcharakter jeder Rasse. Der Mechanismus der Geschlechtsvererbung, der darin besteht, daß die zu Männchen bestimmten Eier zwei x-Chromosomen, = zwei Faktoren M, = zwei Dosen männliches Enzym erhalten, die zu Weibchen bestimmten Eier aber nur eines, einen, eine, ist somit ein Mechanismus der dafür sorgt, daß zu Anfang der Entwicklung einer bestimmten, stets gleichen Quantität weiblichen Enzyms entweder n , oder $2n$ -Maßeinheiten des männlichen Enzyms gegenüberstehen. Diese Quanten sind so dosiert, daß die Quantität q des weiblichen Enzyms größer ist als n des männlichen: die Produktion der Hormone der weiblichen Differenzierung eilt somit bei dieser Kombination voraus, die Entwicklung ist weiblich. Umgekehrt ergeben $2n$ des männlichen Enzyms eine höhere Konzentration als q des weiblichen, die Hormone der männlichen Differenzierung werden schneller produziert und ein Männchen entsteht. Der x-Chromosomen-Heterozygotie-Homozygotie-Mechanismus erweist sich somit als eine ideale Methode des Ausgleichs der Relation zweier Reaktionsgeschwindigkeiten.

Da das Entscheidende die Relation zweier Quantitäten ist, so können die absoluten Quantitäten sehr verschieden sein, solange nur die richtige Relation gewahrt ist und die resultierenden Reaktionsgeschwindigkeiten in Harmonie sind mit den Zeitverhältnissen der Entwicklung. In der Tat erweisen sich verschiedene Rassen verschieden in bezug auf die absoluten Quanten der Enzyme. Werden solche Rassen gekreuzt, so wird die notwendige quantitative Relation gestört und das männliche Enzym kann relativ zu konzentriert sein für das weibliche Quantum, selbst im n -Zustand. Umgekehrt mag das weibliche Enzym zu konzentriert sein im Verhältnis zum männlichen, selbst im $2n$ -Zustand. Dann werden die Produkte des zu konzentrierten Enzyms zu schnell gebildet; ihre wirksame Quantität wird noch innerhalb der Entwicklungsperiode erreicht, (der Drehpunkt), Intersexualität tritt ein.

- F. Die Resultate der Untersuchung erlauben eine neuartige Betrachtung des ganzen Geschlechtsproblems, die in einem besonderen Buch durchgeführt ist, das bald erscheinen soll.

4. Die Vererbung sekundärer Geschlechtscharaktere.

Die Untersuchungen über die Intersexualität haben auch eine einfache Lösung des Problems der sekundären Geschlechtscharaktere gebracht, die sich von den früheren Anschauungen des Verfassers entfernt und sich mehr der von Baur und Tandler vertretenen nähert.

5. Cytologie.

Die cytologische Untersuchung konnte bisher nichts Wesentliches zu unserem Problem beitragen und wird es auch wahrscheinlich nie können, wie in der Hauptarbeit ausgeführt werden wird.

6. Die biologische Bedeutung der Potenzvariation.

Die Tatsache, daß es geographische Rassen sind, die sich in der Quantität der Geschlechtsfaktoren unterscheiden, bietet ein bedeutungsvolles Problem dar. Seine wahrscheinliche Lösung ist, daß diese Quanten eine Anpassung an die Zeitverhältnisse des Lebenszyklus sind. Der Beweis wird im Zusammenhang mit einer anderen Untersuchung über geographische Variation erbracht und zur Basis neuer evolutionistischer Ableitungen gemacht, die demnächst in Buchform veröffentlicht werden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1919

Band/Volume: [39](#)

Autor(en)/Author(s): Goldschmidt Richard Benedikt

Artikel/Article: [Intersexualität und Geschlechtsbestimmung. 498-512](#)