

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Herausgabe und Redaktion:

Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. C. Correns

Prof. Dr. R. Goldschmidt und Prof. Dr. O. Warburg

in Berlin

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

Anzeigen-Annahme: Hans Pusch, Berlin SW. 48, Wilhelmstr. 28

42. Band.

März 1922.

Nr. 3

ausgegeben am 1. März 1922

Der jährl. Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt innerhalb Deutschlands 50 Mk.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Den Herren Mitarbeitern stehen von ihren Beiträgen 30 Sonderabdrucke kostenlos zur Verfügung; weitere Abzüge werden gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert.

- Inhalt: H. Eidmann, Die Einwirkung der Überreife auf Eier von *Rana temporaria*. Mit 4 Abb. S. 97.
M. A. v. Herwerden, Der Einfluß der Nebennierenrinde des Rindes auf Gesundheit und Wachstum verschiedener Organismen. S. 109.
G. v. Ubisch, Abweichungen vom mechanischen Geschlechtsverhältnis bei *Melandrium dioicum*. S. 112.
A. Horn, Der Schwimmblasenapparat bei *Cobitis*. Mit 2 Abb. S. 118.
L. Eissele, Histologische Studien an der Schwimmblase einiger Süßwasserfische. Mit 5 Abb. S. 125.
R. Vogel, Über die Topographie der Leuchtorgane von *Phauis splendidula* Leconte. S. 138.
A. U. E. Aue, Besitzt der Falter von *Arctia caja* die Fähigkeit zu leuchten? S. 141.
G. Jegen, Entgegnung. S. 143.
Referate: F. Alverdes, Rassen- und Artbildung. S. 143.
Weitere Referate. S. 144.

Die Einwirkung der Überreife auf Eier von *Rana temporaria*.

Von Dr. Hermann Eidmann,

Assistent am zoologischen Institut der Universität München.

Mit 4 Abbildungen.

Die Untersuchungen Richard Hertwigs über die Geschlechtsbestimmung bei Fröschen führten zu dem Ergebnis, daß Überreife der Eier die Bildung des männlichen Geschlechts befördert. Je größer der Abstand zwischen der ersten, normalen und der nächstfolgenden Befruchtung gewählt wurde, desto mehr verschob sich das Sexualverhältnis zugunsten der Männchen. Schließlich gelang es Kuschakewitsch, durch eine Eierüberreife von 89 Stunden, den Prozentsatz der Männchen von 53 auf 100 zu steigern. Da die Sterblichkeit in seiner Kultur 4—6% nicht überschritten hatte, ist auch der früher wiederholt gemachte Einwand hinfällig geworden, es möchte das verschiedene Resultat der einzelnen Befruchtungen durch die größere

Sterblichkeit der Weibchen hervorgerufen sein. Dadurch ist erwiesen, daß Überreife der Eier, sobald sie ein gewisses Maß erreicht hat, zu einer rein männlichen Nachkommenschaft führt. Es gelang Hertwig auch, den Nachweis zu führen, daß gealtertes, überreifes Sperma keinerlei Einfluß auf das Sexualverhältnis hat. Die Überreife macht also ihren Einfluß lediglich bei den Eiern geltend, und diese müssen eine Veränderung erleiden, die ihnen die Tendenz zur Bildung männlicher Individuen verleiht. Es fragt sich nun, ob das Plasma oder die Kernsubstanz der Eier in erster Linie durch diese Beeinflussung betroffen werden. Hertwig nahm anfangs das letztere an und dachte daran, daß die Richtungskörperbildung durch die Überreife beeinflusst würde. Daß eine solche Beeinflussung möglich ist, geht aus der Beobachtung hervor, daß auch bei hochgradig überreifen Eiern der 2. Richtungskörper erst nach der Befruchtung, resp. nach der Entleerung ins Wasser abgeschnürt wird. Zur Erklärung, in welcher Weise die Richtungskörperbildung unter dem Einfluß der Überreife vor sich geht, wäre es nötig, zu wissen, ob beim Frosch das männliche oder weibliche Geschlecht heterogamet ist. Leider sind wir aber bis jetzt noch nicht genau über die Chromosomenverhältnisse bei den Fröschen orientiert. Hertwig hat daher für beide Fälle eine Erklärung zu geben versucht, die ich kurz wiederholen möchte.

Am einfachsten würde sich die Wirkungsweise der Überreife bei Annahme einer Heterogametie des weiblichen Geschlechts erklären lassen. Es würden dann unter normalen Verhältnissen gleichviel Eier mit und ohne x-Chromosom gebildet werden. Die Spermatozoen würden dagegen alle von der gleichen Konstitution sein und das x-Chromosom besitzen. Bei der Befruchtung ergäben die Eier mit x 50% homogamete Männchen, die Eier ohne x würden 50% heterogamete Weibchen liefern. Diese letzteren würden bei den Überreifekulturen fehlen. Nehmen wir nun an, daß die Überreife den Verlauf der Reifeteilungen in der Weise modifiziert, daß das Chromosomensortiment ohne das x-Element in den Richtungskörper gerät und damit eliminiert wird, so blieben nur noch Eier mit x-Chromosom übrig, die dann eine rein männliche, homogamete Nachkommenschaft ergeben würden.

Nun hat es sich aber herausgestellt, daß alle Wirbeltiere, deren Spermio-genese bisher genauer untersucht wurde, im weiblichen Geschlecht homogamet, im männlichen heterogamet sind. Es liegt kein Grund vor, für die Frösche das Umgekehrte anzunehmen. Dann ist die Chromosomenformel des Männchens, wenn wir alle Autosomen durch einen Strich ausdrücken $-x-o$, die des Weibchens $-x-x$. Die Eier würden also alle das x-Element enthalten, die Spermatozoen jedoch nur zu 50%, während die andere Hälfte durch Fehlen des x-Chromosoms ausgezeichnet wäre. Eine normale Befruchtung würde also den alten Bestand, 50% homogamete Weibchen und 50% heterogamete Männchen herstellen. Wenn nun aber die Überreife den Ablauf der Reifeteilungen in der Weise beeinflussen würde, daß die beiden x-Ele-

mente mit den Richtungskörpern ausgestoßen würden, dann würden nur Eier von der Formel $-o$ entstehen. Diese ergäben bei der Befruchtung 50% Individuen mit der Chromosomenformel $-x-o$ und 50% mit der Formel $---o$ o. Erstere wären normale, heterogamete Männchen, die letzteren dagegen Individuen, wahrscheinlich Männchen, deren Chromosomenbestand durch gänzlichem Fehlen des x-Elementes ausgezeichnet wäre. Es fragt sich, ob solche Tiere überhaupt lebensfähig wären.

Sollte eine dieser beiden Hypothesen sich bewahrheiten, so hätten wir hier keine Geschlechtsumstimmung vor uns. Es wäre vielmehr eine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses dadurch, daß nur eine Gametensorte ausgebildet wird, während die andere (in unserem Fall wäre es der Richtungskörper) zugrunde geht, wie es in ähnlicher Weise bei den Aphidenmännchen der Fall ist. Es müßten also von vornherein in den Überreifekulturen nur Männchen auftreten, ohne daß es zur Ausbildung indifferenter Formen käme, wie sie normalerweise bei Fröschen häufig vorkommen. Sollte es aber gelingen, in Überreifekulturen indifferente Formen nachzuweisen, die sich erst nachträglich in Männchen verwandeln, so würde das viel eher für eine, durch die Überreife veranlaßte Umstimmung des Geschlechtes sprechen, die durch Beeinflussung des Protoplasmas hervorgerufen ist. Wie ich von Herrn Geh. Rat v. Hertwig persönlich erfahren habe, ist er selbst von seiner früheren Ansicht auf Grund seiner Experimente in den letzten Jahren zurückgekommen. Er hatte die Güte, mir sein unveröffentlichtes Manuskript zur Verfügung zu stellen und faßt darin die Resultate seiner Untersuchung mit folgenden Worten zusammen.

„1. Die Überreife beschleunigt die Differenzierung der Hoden. Während es bei der Normalkultur noch über die Zeit der Metamorphose hinaus nicht möglich war, mit Sicherheit Männchen und Weibchen zu unterscheiden, ist es bei Überreife schon auf einem frühen Stadium möglich, wenigstens für die Hälfte der Kultur typische Hoden nachzuweisen. Dies entspricht einer Erfahrung, die ich wiederholt gemacht habe, daß bei normal gezüchtetem Froschmaterial die eine Hälfte der Individuen schon Hoden hatte, die andere Hälfte, — offenbar die Hälfte, welche bestimmt war, Weibchen zu liefern — noch Indifferenz der Drüse aufwies.

2. Die Resultate der besprochenen Kultur widerlegen die früher von mir vertretene Deutung von der Wirkung der Überreife; daß dieselbe Veränderungen in dem Verlauf der Eireife bedinge, daß die Weibchen das heterogamete Geschlecht repräsentieren, daß bei der Eireife das Geschlechtschromosom in den Richtungskörper gerate und daher nur Männchen erzeugende Eier gebildet werden.“

Da Hertwigs Versuche sich nur auf *Rana esculenta* beziehen, veranlaßte er mich in diesem Frühjahr, die Verhältnisse bei *Rana temporaria* zu untersuchen.

Ehe ich über die Ergebnisse meiner Versuche berichte, möchte ich der Darstellung der Methoden einen breiteren Raum widmen, da sich *Rana temporaria* in vieler Beziehung als schlecht geeignet für Überreifeexperimente erwies. Schuld daran war wohl nicht allein das Objekt, sondern auch das schlechte Material, das mir zur Verfügung stand, und die ungünstigen Witterungsverhältnisse, die gerade in diesem Jahr während der Laichzeit geherrscht haben. Die Frösche, die ich zu meinen Versuchen benutzte, stammten zum größten Teil aus der Gegend von Röhrmoos, einem kleinen Orte bei Dachau, nördlich von München. Sie wurden in copula gefangen und getrennt transportiert. An Ort und Stelle angekommen wurden sie in einen großen Behälter zusammengesetzt, wo sich dann in kurzer Zeit wieder Copulae bildeten, die sofort isoliert wurden. Ein großer Fehler war es, daß ich mir das Material durch einen Froschfänger besorgen ließ, der die Tiere wahrscheinlich getrennt und zum Teil einige Zeit aufbewahrt hatte, ehe er sie brachte. Dadurch war die Möglichkeit einer Überreife schon von vornherein gegeben, da man sich auf gegenteilige Angaben nicht verlassen kann.

Etwa ein Drittel meines Materials bestand aus Tieren, die im Institut überwintert hatten. Da *Rana temporaria* das Laichgeschäft beginnt, ohne vorher Nahrung aufgenommen zu haben, so waren diese Frösche für Überreifeversuche noch besser geeignet, als die im Freien gefangenen, da bei ihnen der Zeitpunkt der Bildung der Copula genau festgestellt werden konnte.

Die ersten Copulae wurden am 8. März gefangen. Die Laichzeit erreichte ihren Höhepunkt zwischen dem 13. und 18. März, um gegen Ende des Monats aufzuhören. Die Pärchen wurden in viereckigen Glasbehältern isoliert, die etwa handhoch mit Wasser gefüllt waren. Um den Tieren Gelegenheit zu geben, aufs Trockene zu gehen, wurden die Gefäße schräg gestellt, oder einige Ziegelsteine eingelegt. Das Wasser wurde stets nach einigen Tagen durch neues ersetzt, das schon Zimmertemperatur angenommen hatte. Das Zimmer, in dem die Aquarien aufgestellt waren, wurde möglichst vor Beunruhigung geschützt, die Gefäße eventuell mit Tüchern zugehängt. Da *Rana temporaria* im Gegensatz zu *Rana esculenta* die Eier in sehr kurzer Zeit absetzt, war eine sehr genaue Kontrolle erforderlich. Trotzdem gelang es nicht immer, den Moment der Eiablage zu erwischen und die Tiere zu trennen. Zu dieser Schwierigkeit gesellte sich noch der Umstand, daß die Frösche meist des nachts ablaichten. Von den 42 Pärchen, die ich zu meinen Versuchen benutzte, laichten nur 13 am Tage, 26 in der Nacht, und 3 Copulae gingen auseinander, ohne die Eier abgesetzt zu haben. Es war daher erforderlich, den Überwachungsdienst auch auf die Nacht auszudehnen. War es schließlich gelungen, ein Pärchen im geeigneten Moment, nachdem eine kleine Portion Eier abgelegt war, zu trennen, so ergab sich erst die Hauptschwierigkeit. Das Weibchen legte nämlich fast stets, auch ohne Copula, den Rest

der Eier, der sich noch im Uterus befand, allein ab. Um dies zu verhindern, setzte ich späterhin die Weibchen nach der Trennung in trockene Gefäße und stellte diese in fließendes Wasser von 10° C. Durch die Kälte und Trockenheit dachte ich, die weitere Eiablage zu verhindern. Aber auch das gelang meistens nicht, und als ich die Tiere zur Vornahme der künstlichen Befruchtung tötete und öffnete, in der Hoffnung, es sei noch eine Portion Eier im Uterus zurückgeblieben, da sah ich mich auch hier enttäuscht. Es gelang mir auch niemals, ein getrenntes Pärchen zu einer zweiten oder gar dritten Copula zu veranlassen und so Überreifekulturen mit natürlicher Befruchtung zu erzielen, was Hertwig bei *Rana esculenta* wiederholt erfolgreich gemacht hatte. Meine Überreifekulturen wurden daher auf dem Wege der künstlichen Befruchtung erhalten. Wie diese ausgeführt wird, ist bereits von Richard Hertwig ausführlich beschrieben worden. Zur Bezeichnung der verschiedenen Kulturen benutzte ich farbige Glasperlen, eine Methode, die von Hertwig eingeführt wurde, und die sich als ganz außerordentlich praktisch erwiesen hat. Die Aufzucht der Larven erfolgte in der altbewährten Weise, wie ich sie früher schon geschildert habe. Konserviert wurden die Tiere in Sublimat-Eisessig und in 70 % Alkohol aufbewahrt. Diese Fixierung war auch für die mikroskopische Untersuchung der Gonaden, die nach den bekannten Methoden erfolgte, ausgezeichnet.

Die Dauer der Copula variiert ziemlich, soll jedoch keinen Einfluß auf das Sexualverhältnis haben. Meist währte sie 4—6 Tage. Eine Copula trennte sich nach 5 Tagen ohne abgelaicht zu haben. Als ich das Weibchen öffnete, waren die Eier noch im Ovar. Ein anderes Pärchen ging nach 7 tägiger Copula auseinander. In der folgenden Nacht laichte das Weibchen allein ab. Der Laich verdarb natürlich, da er nicht befruchtet war. Die Untersuchung des Weibchens ergab, daß es völlig abgelaicht hatte, kein einziges Ei war noch im Uterus oder Ovar. Diese Beobachtung zeigt, daß bei *Rana temporaria* die Eier, wenn sie erst einmal in den Uterus übergetreten sind, auch in der Regel ohne Mitwirkung des Männchens abgelegt werden, eine Tatsache, die, wie ich schon bemerkte, das Zustandekommen von Überreife außerordentlich erschwerte.

Das Ablaichen erfolgt, wie ich bereits erwähnt habe, in verhältnismäßig kurzer Zeit. Wie lange es dauert, darüber kann ich keine genauen Angaben machen, da es mir darauf ankam, die Pärchen während der Eiablage zu trennen. Auch werden die Eier nicht in verschiedenen kleinen Portionen abgesetzt, wie bei *Rana esculenta*, sondern in einem einzigen, großen, formlosen Ballen. Dieser sinkt zuerst unter, um später, wenn die Gallerte gequollen ist, an die Oberfläche emporzusteigen. Es kommt nun häufig vor, daß in dem kompakten Laichklumpen die Gallerte der im Innern gelegenen Eier nicht aufquillt, oder doch nicht in dem Maße, wie in den Randpartien, so

daß in dem Eiballen ein fester Kern aus dicht nebeneinanderliegenden Eiern bestehen bleibt. Auch die Entwicklung geht im Innern in der Regel viel langsamer vor sich, als in den äußeren Partien, woran zweifellos die geringere Sauerstoffversorgung schuld ist.

In einer Kultur waren die Eier, die am 13. III. abgelaicht waren, sämtlich gut orientiert, also befruchtet. Am 16. III. hatten sich die an der Oberfläche gelegenen Eier zu dreiteiligen Embryonen entwickelt, während im Innern des Ballens erst großzellige Blastulae vorhanden waren. Am nächsten Tag waren jene schon ausgeschlüpft, während diese noch auf dem Stadium der kleinzelligen Blastula standen. Dazwischen konnte man, je nach der Lage, alle embryonalen Entwicklungsstadien verfolgen. Schließlich starb ein Teil der ungünstig gelegenen Eier, vielfach schon auf ziemlich vorgerücktem Entwicklungsstadium ab. Daß diese Verhältnisse auch in der Natur die Regel zu sein scheinen, konnte ich selbst im Freien vielfach beobachten. Auch Laichballen, die im Freien eingesammelt waren, entwickelten sich im Laboratorium in der geschilderten Weise. Man kann aber die Entwicklung gleichmässig gestalten, indem man mit einer Scheere den Laichklumpen in kleine Portionen zerschneidet.

Trotz meines großen Ausgangsmaterials erhielt ich im Ganzen nur 2 Überreifekulturen. Die erste, die ich als Kultur I bezeichnen will, stammte von einem Pärchen aus Röhrmoos. Die Copula wurde am 13. III. isoliert. Am 17. III. 4 Uhr nachmittags wurden die Tiere getrennt, nachdem sie einen kleinen Laichballen abgesetzt hatten. Von den Eiern dieser ersten, normalen Befruchtung schlüpften etwa 40% aus, die zur Aufzucht verwendet wurden.

Das Weibchen wurde sofort nach der Trennung in Kälte (10° C) und Trockenheit gebracht. Trotzdem laichte es noch eine Anzahl Eier allein ab. Als ich es am 20. III. 11 Uhr vormittags tötete, waren aber noch genügend Eier im Uterus, um die künstliche Befruchtung vorzunehmen. Von diesen gelangten etwa 20% zur Entwicklung und weiteren Kultur. Die Überreife betrug 67 Stunden.

Die Kultur II. nimmt ihren Ursprung von 2 Institutstieren, die am 21. III. kopuliert hatten. Am 24. III. wurden sie beim Ablichten getrennt. Von den Eiern, die sie bereits abgesetzt hatten, entwickelten sich etwa 30%. Auch hier laichte das Weibchen trotz der beschriebenen Vorsichtsmaßregeln noch eine Menge Eier allein ab. Als ich es am 29. III., genau 5 Tage (120 Stunden) nach der Trennung tötete, waren im Uterus nur noch relativ wenige Eier zur künstlichen Befruchtung zurückgeblieben. Diese, es waren 173, ergaben 62 Kaulquappen, also 26%, und von diesen gelangten nur 14 zur Metamorphose. Die Sterblichkeit in der zweiten Überreifekultur war also sehr groß, durch die lange Überreife von 120 Stunden war die Entwicklungsfähigkeit schon erheblich geschädigt.

Außer den eben beschriebenen Kulturen zog ich noch 6 weitere auf, die aus normalen Befruchtungen hervorgegangen waren, um über

die Sexualverhältnisse im allgemeinen; besonders über das Auftreten indifferenten Formen besser orientiert zu sein.

Die einwandfreie Feststellung des Geschlechts der Frösche während oder kurz nach der Metamorphose ist außerordentlich schwierig. Die äußere Gestalt der Gonaden ist durch das Auftreten zahlreicher Übergangsformen sehr variabel, so daß man oft zwischen Indifferenz einerseits und weiblich oder männlich andererseits schwankt. Hier liefert auch die mikroskopische Untersuchung nicht immer einwandfreie Resultate. Nur lange Übung kann schließlich zu einem einigermaßen sicheren Urteil führen. Hier sei noch eine Beobachtung von Witschi erwähnt, die ich bestätigen und die manchmal in Zweifelsfällen den Ausschlag geben kann. „Es ist eine Eigentümlichkeit der Hoden von *Rana temporaria*, daß unter dem sie umhüllenden Peritoneum Pigmentzellen auftreten können. Ihr Vorkommen ist aber leider sehr unkonstant, sonst würde die Bestimmung des Geschlechts eine leichte Sache sein; denn diese Pigmentzellen, welche durch das Peritoneum durchscheinen, lassen sich nie in Ovarien beobachten.“

Abb. 2.

Abb. 1.



Abb. 1. Indifferente Gonade.

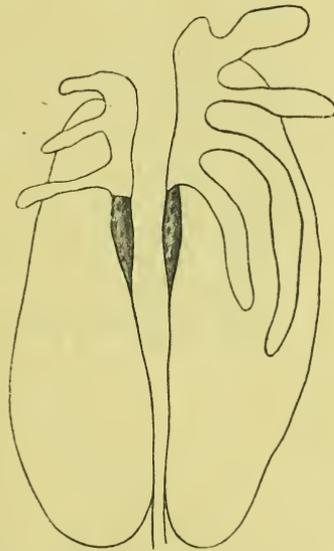


Abb. 2. Typischer Hoden, pigmentiert.

Über die äußere Gestalt der Geschlechtsdrüsen läßt sich folgendes sagen. Als indifferent haben sich die Tiere mit langgestreckter, leistenförmiger Gonade erwiesen, die nur eine geringe Dicke hatte. Sie zeigten niemals die perlschnurartige Ausbildung, die bei *Rana esculenta* als charakteristisch für den indifferenten Zustand beschrieben wird und hier durch das Auftreten zentraler Hohlräume, die blasen-

artige Hervorwölbungen des Keimepithels verursachen, hervorgerufen wird. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß die Hohlräume klein und spaltförmig waren, so daß dadurch an der äußerlich glatten und gleichmäßigen Oberfläche der Gonade nichts geändert wurde. (Abb. 1.) Die Tendenz zur Bildung von Männchen machte sich bemerkbar in einer Konzentration der Gonadenmasse cranialwärts und Neigung zur Ausbildung des typischen, spindel- oder keulenförmigen Hodens, der, wie erwähnt, pigmentiert sein kann, und dann sicher als solcher anzusprechen ist. (Abb. 2.) Die Ovarien waren entweder dick und walzenförmig, mit glatter Oberfläche (Abb. 3), oder sie waren gelappt und gefaltet und mit Einschnürungen versehen (Abb. 4). Die erste Form stellt einen besonderen Typus dar, auf den ich später noch zurückkommen werde. Ich möchte noch erwähnen, daß die rechte Gonade der linken meist in der Entwicklung voraus ist, wie dies auch für *Rana esculenta* beschrieben wird. Besonders gut läßt sich das bei in Umwandlung begriffenen Formen beobachten. Hier war manchmal die rechte Keimdrüse schon zum typischen Hoden entwickelt, während die linke noch den indifferenten Charakter bewahrt hatte.

Abb. 3.

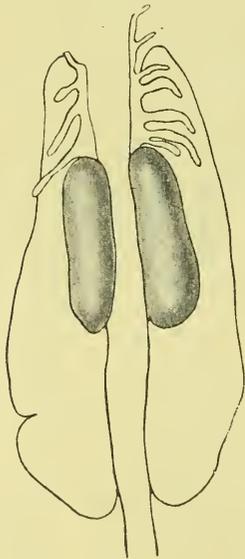


Abb. 4.

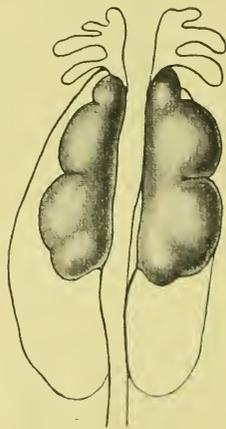


Abb. 3. Walzenförmiges Ovar, Kultur VI–VIII.

Abb. 4. Typisches gelapptes Ovar.

Vergr. 15 : 1, Zeichenapparat Abbé.

In der folgenden Tabelle gebe ich eine Übersicht über die Sexualverhältnisse in den beiden Überreifekulturen.

	1.	2.
I.	18 ♀ 2 J 23 ♂	2 ♀ 11 J 26 ♂
	67	
II.	2 ♀ 9 J 2 ♂	0 ♀ 12 J 2 ♂
	120	

Die Zahlen I und II bezeichnen die beiden Kulturen, die arabischen Ziffern die zwei Befruchtungen, zwischen denen der jeweilige Grad der Überreife in Stunden angegeben ist. In der ersten Befruchtung der Kultur I herrscht ein ziemlich normales Sexualverhältnis. Wir haben nur einen geringen Überschuß an Männchen. In der zweiten Befruchtung überwiegt die Zahl der Männchen, wie zu erwarten war, ganz beträchtlich, aber auch die indifferenten Formen sind verhältnismäßig bedeutend zahlreicher geworden. Ihre Zahl ist von 5% auf 39% der Gesamtzahl angewachsen. Diese Tatsache könnte so erklärt werden, daß die Männchen der Überreifekultur aus indifferenten Tieren durch Umwandlung entstehen. Wir hätten es hier also mit solchen, in Umwandlung begriffenen Formen zu tun, die dementsprechend zahlreicher als in der Normalkultur sein müssen. Auch das häufige Auftreten von Tieren, deren rechte Keimdrüse schon zum Hoden entwickelt war, während die linke noch indifferenten Charakter hatte, zeigt, daß in der Kultur eine intensive Umbildung zu Männchen im Gange war. Ganz besonders überzeugend spricht aber für diese Ansicht ein Vergleich der verschiedenen, zeitlich aufeinander folgenden Abtötungen in der Überreifekultur, die in der nächsten Tabelle zusammengestellt sind.

fixiert	♀	J	♂
16. V.	2	4	4
26.—28. V.	0	4	12
30.—31. V.	0	3	10

Es ist hier ohne weiteres ersichtlich, daß die Zahl der Indifferenten mit dem Alter der Kultur zugunsten der Männchen abnimmt. Es tritt also zweifellos eine Umwandlung von Formen mit ursprünglich weiblicher Tendenz in Männchen ein, so daß schließlich die ganze Kultur männlich wird. Den Anstoß zu dieser metagam erfolgenden Umbildung liefert offenbar die Überreife. Ich will noch erwähnen, daß die zwei Weibchen der ersten Abtötung Gonaden besaßen, die ich äußerlich für Ovarien hielt. Die mikroskopische Untersuchung zeigte aber, daß sie in Umbildung zu Hoden begriffen waren, so daß sie auch in die Rubrik Indifferente eingereiht werden könnten.

Die Kultur II hat von vornherein stark indifferenten Charakter, der sich in der großen Zahl indifferenten Formen in der ersten Befruchtung ausprägt. Die Zahlen sind jedoch so gering, daß es nicht richtig wäre, weitere Schlußfolgerungen daraus zu ziehen. Sie widersprechen jedoch nicht meiner oben geschilderten Ansicht, denn die beiden Männchen der 2. Befruchtung gehören der letzten Abtötung an. Daß so viele Indifferente vorhanden sind, erklärt sich vielleicht daraus, daß die erste Abtötung, die nur Zwitter enthielt, früher erfolgte, als bei Kultur I. Die Umbildung war also noch nicht so weit fortgeschritten wie in der 1. Kultur.

Der Nachweis indifferenten Formen in meinen Überreifekulturen und die allmähliche Abnahme derselben zeigt, daß das Geschlecht nicht durch Ausbildung nur einer Gametensorte von vornherein unverschiebbar bestimmt ist. Vielmehr haben wir hier eine metagametische Umstimmung des Geschlechts vor uns, wie sie auch anderwärts im Tierreich schon beobachtet wurde. Ich denke dabei an die Verhältnisse bei *Bonellia viridis*. Auch hier treten gewissermaßen indifferente Formen auf, die sowohl die Möglichkeit haben, sich zu Männchen wie zu Weibchen zu entwickeln. Je nachdem, ob sich die Larven am Rüssel der Mutter festsetzen oder nicht, entstehen männliche oder weibliche Tiere. Hier wird also die ursprünglich weibliche Tendenz durch den Übergang zur parasitischen Lebensweise metagametisch abgeändert. Bei den Fröschen wird die weibliche Entwicklungsrichtung in dem gleichen Sinne durch die Überreife umgestimmt. Die Überreife beeinflusst direkt nur die Geschlechtsprodukte und zwar, wie aus früheren Untersuchungen Hertwigs hervorgeht, lediglich die Eier. Wir können nun die weitere Einschränkung machen, daß nur das Protoplasma des Eies und nicht die Kernsubstanz betroffen wird. Hiermit läßt sich auch sehr gut die Tatsache vereinigen, daß gealtertes Spermium keinen Einfluß auf das Sexualverhältnis hat. Das Spermatozoon besitzt so gut wie kein Protoplasma, kann also auch nicht einer Einwirkung auf das Protoplasma unterliegen, zumal da die geringe Plasmamenge des Samens bei der Entwicklung keine Rolle spielt. Wenn wir nun die Annahme machen, daß bei den Fröschen, wie bei den anderen Amphibien und den bisher untersuchten Wirbeltieren überhaupt, das männliche Geschlecht heterogamet ist, also nur ein X-Chromosom besitzt, so muß bei der Umwandlung ursprünglich weiblicher Tiere in Männchen, metagametisch, das zweite Heterochromosom zugrunde gehen. Offenbar wird der Chromosomenapparat in diesem Sinne sekundär durch das von der Überreife beeinflusste Protoplasma korrigiert.

Hertwig, dessen Untersuchungen an *Rana esculenta* zu dem gleichen Ergebnis geführt haben, schreibt hierüber in dem bereits erwähnten Manuskript:

„Dieses Verhalten (die Umstimmung des Geschlechts der Frösche) erinnert an die Vorkommnisse, die wir für manche hermaphrodite Tiere kennen, bei denen zunächst homogamete Weibchen entstehen,

bei denen im Lauf der Entwicklung die Möglichkeit Hoden zu erzeugen dadurch geliefert wird, daß in einem Teil der Geschlechtszellen das eine von den beiden x-Chromosomen in Verlust gerät. Und so möchte ich das Verhalten auch deuten. Ich nehme an, daß das männliche Geschlecht bei den Fröschen heterogamet ist, wie es auch, wenn auch auf Grund nicht ganz einwandfreier Beobachtungen für Frösche, wie auch für andere Amphibien und Wirbeltiere überhaupt behauptet wird. Demgemäß müssen bei der Befruchtung zweierlei Eier zu gleichen Teilen entstehen, sogenannte Männcheneier mit einem x-Chromosom und Weibcheneier mit 2 x-Chromosomen. Letztere erfahren im Lauf der Entwicklung eine Umstimmung, sei es, daß das 2. x-Chromosom ganz rückgebildet oder in seiner Wirkung abgeschwächt wird. Ich halte es für wahrscheinlich, daß die Einflüsse, welche die Umstimmung des Chromosomenapparats bedingen, vom Protoplasma ausgehen, wie das ja auch für Hermaphrodite gilt, und nicht nur für diese, sondern auch für Tiere, wie die Daphniden, Aphiden, bei denen im Laufe ihrer Generationsfolge ebenfalls eine geschlechtliche Umstimmung, ein Übergang vom weiblichen zum männlichen Geschlecht sich vollzieht.“

Wie sich nun die Wirkungsweise der Überreife auf das Protoplasma des Eies zu denken ist, darüber kann ich keine Angaben machen, zumal da Untersuchungen hierüber am hiesigen Institut im Gange sind, die vielleicht Aufklärung bringen werden.

Kultur	Sexualverhältnis			Ursprung
III.	37 ♀	3 J	42 ♂	Röhrmoos
IV.	9 ♀	8 J	26 ♂	Röhrmoos
V.	1 ♀	30 J	8 ♂	Röhrmoos
VI.	32 ♀	16 J	4 ♂	Institut
VII.	16 ♀	—	—	Röhrmoos
VIII.	30 ♀	1 J	1 ♂	Röhrmoos

Ehe ich schließe, möchte ich noch auf die Sexualverhältnisse in den andern, normalen Froschkulturen eingehen, da sich einige Betrachtungen daran knüpfen lassen. In obiger Tabelle habe ich die darauf bezüglichen Zahlen zusammengestellt. Es handelt sich dabei um ausgebildete Fröschen kurz nach der Metamorphose.

Kultur III hat ganz normalen Charakter und entspricht in ihrem Sexualverhältnis ungefähr der ersten Befruchtung von Kultur I. Es waren nur 3 Indifferente vorhanden, alle andern waren gut differenziert, so daß die Bestimmung des Geschlechts keinerlei Schwierigkeiten machte. Sie weicht von den andern Kulturen insofern ab, als nur in ihr die typischen, gelappten Ovarien auftraten, von denen

Abb. 4 eins darstellt. Die Kulturen IV und V zeichnen sich durch starken Überschuß an Männchen aus. Offenbar lag hier schon von vornherein Überreife vor, aus den anfangs erwähnten Gründen. Kultur V enthält fast nur Indifferente, während die letzten Kulturen ganz eigenartige Geschlechtsverhältnisse aufweisen. Sie sind durch auffallendes Überwiegen der Weibchen ausgezeichnet. Kultur VII hatte sogar rein weiblichen Charakter. Die Ovarien dieser Tiere zeigten alle den eigenartigen Typus, wie er auf Abb. 3 dargestellt ist. Sie waren walzenförmig mit glatter Oberfläche. Hertwig beschreibt die gleichen Ovarien aus rein weiblichen Kulturen von *Rana esculenta*. Er konnte feststellen, daß solche Kulturen dann entstanden, wenn die beiderlei Geschlechtsprodukte, die zur Befruchtung kamen, die Neigung zur Indifferenz besaßen. Diese Beobachtung erlaubt den Rückschluß, daß auch hier die Eltern Eier, resp. Samen mit indifferenter Tendenz erzeugten. Es hat sich nun herausgestellt, daß die Indifferenz nicht durch äußere Einflüsse während der Entwicklung hervorgerufen wird, sondern daß es Lokalrassen gibt, deren Nachkommenschaft den indifferenteren Charakter hat, und solche deren Nachkommen durch frühzeitige sexuelle Differenzierung ausgezeichnet sind. Die Röhrmooser Frösche bilden demnach eine „indifferente“ Rasse und waren also in dieser Hinsicht günstig für meine Versuche.

Literatur.

- Eidmann, H., Über Wachstumsstörungen bei Amphibienlarven. Arch. f. Entw. Mechanik. Bd. 49, 1921.
- Goldschmidt, R., Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin 1920.
- Hertwig, G., Das Sexualitätsproblem. Biol. Zentralbl. Bd. 41, 1921.
- — R., Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhdlg. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1905.
- — Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Verhdlg. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1906/07.
- — Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Zentralbl. Bd. 32. 1912.
- Kuschakewitsch, S., Über den Ursprung der Urgeschlechtszellen bei *Rana esculenta*. Sitz. Ber. math. phys. Kl. Kgl. Bayr. Akad. der Wissenschaften. Bd. 38, 1908.
- — Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana esculenta*. Festschr. f. R. Hertwig, Bd. 2. Jena 1910.
- Schmitt-Marcel, W., Über Pseudo-Hermaphroditismus bei *Rana temporaria*. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 72, 1908.
- Witschi, E., Über Geschlechtsdifferenzierung bei *Rana temporaria*. Sitz. Ber. d. Gesellsch. f. Morphologie und Physiologie, München 1913.
- — Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana temporaria*. Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. 85, Abt. II, 1914.
- — Studien über die Geschlechtsbestimmungen bei Fröschen: Archiv. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 86, Abt. II. 1914.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [42](#)

Autor(en)/Author(s): Eidmann Hermann

Artikel/Article: [Die Einwirkung der Überreife auf Eier von Rana temporaria. 97-108](#)