

Untersuchungen über Arrhenoidie bei zahnkarpfen

(nebst Bemerkungen über Geschlechtsbildung, Geschlechtsdifferenzierung und Geschlechtsumwandlung)

Von Bedia BOZKURT

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Ankara)

Die Cyprinodontiden haben in vergangenen Jahren in immer steigendem Umfang Eingang in die Genetik gefunden. Diese Familie phylogenetisch junger Formen zeichnet sich durch eine grosse Menge miteinander bastardierbarer Arten aus, aus vielen Species ist zudem eine erhebliche erblich bedingte Variabilität bekannt, und schliesslich ist es für diese Fische eigentümlich, dass sie in besonders starkem Umfang zu Unterschieden in der geschlechtlichen Differenzierung und deren genetischer Bedingtheit neigen. Selbst innerhalb einer Art, *Platypoecilus maculatus*, sind nicht allein Rassen bekannt, welche sich dadurch voneinander unterscheiden, dass in der einen von ihnen das Männchen (GORDON, 1946), in der anderen das Weibchen das heterogametische Geschlecht darstellen (BELLAMY, 1922, 1924, GORDON, 1927, KOSSWIG, 1931, 1935); ausserdem gibt es in dieser Spezies auch noch Individuen, welche ohne Rücksicht auf ihre Gonosomenkonstitution sich geschlechtlich differenzieren, also z. B. ZW-männchen oder ZZ-weibchen, GORDON hat auch ein XX-männchen beschrieben. Ähnliche Verhältnisse als Ergebnis langjähriger Versuche mit bestimmten Rassen hat auch WINGE (1934) bei *Lebistes reticulatus* beschrieben. Die letztere Art zeichnet sich durch sehr stark ausgeprägte sekundäre Geschlechtsmerkmale aus. Die Männchen, welche in einer ganzen Reihe von Typen bekannt sind, zeichnen sich durch bunten Prachtfarben, zum Teil durch verlängerte Flossen und andere Schmuckbildungen aus. Zudem besitzen sie, wie die anderen viviparen Poeciliiden, eine in ein Gonopodium umgebildete Afterflose. Wir verdanken WINGE (1927, 1930) eine

eingehende genetische Analyse der verschiedenen Farbassen dieser Art. Eine grosse Zahl dominanter Gene, welche teils im X-, teils im Y-chromosom lokalisiert sind, verursachen die verschiedenen Mänchenformen. Da bei *Lebistes* normalerweise die Mänchen heterogametisch sind, können die Weibchen nur in ihren X-chromosomen Farbgene führen. Sie zeigen aber diese Gene in ihrem Phänotypus typischerweise nie, d. h. die betreffenden Anlagen werden nicht allein geschlechtsgebunden, sondern auch geschlechtskontrolliert vererbt. In Ausnahmefällen lassen sich auch bei *Lebistes* Weibchen erhalten, welche die Gonosomenformel XY besitzen. Im Y übertragene dominante Farbgene manifestieren sich in diesen Ausnahmeweibchen ebenfalls nicht oder höchstens sehr schwach. Die Ausbildung der weiblichen und männlichen sekundären Geschlechtsmerkmale bei den Zahnkarpfen beruht mindestens zum grossen Teil auf der Wirkung der zugeordneten Hormone der Keimdrüsen. So ist z. B. bekannt, dass durch Injektion von männlichem Hormon in weibliche Tiere von *Gambusia* (TURNER, 1941, 1942) männliche Bildungen erzielt werden können, dass bei *Platyocilus* weibchen durch männliches Hormon das Wachstum eines normalerweise nur bei den Männchen einiger Arten vorhandenen kurzen Schwerts erzielt werden kann (CORDON, COHEN, NIGRELLI, 1943). Bei *Lebistes* konnte nachgewiesen werden, dass unter dem Einfluss der Behandlung mit Progynon bei den jungen Männchen die Ausbildung der männlichen sekundären Geschlechtsmerkmale unterdrückt, ja sogar der Hoden in einen Ovotestis umgewandelt werden kann (BERKOWITZ, 1938). Diese und eine Anzahl ähnlicher Befunde sind in Übereinstimmung mit der Tatsache, dass sich die männlichen sekundären Geschlechtsmerkmale bei den Zahnkarpfen annähernd gleichzeitig mit dem Beginn der Spermatogenese in den Testes zu manifestieren beginnen, wie wir bereits aus den Untersuchungen von VAN OORDT (1926) an *Xiphophorus helleri* und von GOODRICH, DEE, FLYNN und MERCER (1934) an *Lebistes reticulatus* wissen. Es ist übrigens bemerkenswert, dass diese Autoren in den Hoden der Zahnkarpfenmännchen kein interstitielles Gewebe grösserer Ausdehnung und keine Korrelation zwischen diesem Gewebe und sekundären männlichen Geschlechtsmerkmalen haben nachweisen können. Es muss also damit gerechnet werden, dass die Bildung der männlichen Hormone nicht von besonderen Zellelementen durchgeführt wird, sondern womöglich von Zellen der Gesch-

lechtszellenserie selbst, also vielleicht von den Spermatozyten oder Spermatoziden oder erst von den Spermatozoen geliefert werden. Die experimentell erhaltenen Resultate der Beeinflussung der sekundären und in geringerem Umfang in einigen Fällen auch der primären Geschlechtscharaktere durch die Behandlung mit Hormonpräparaten steht in Einklang mit einer Reihe von anderen Tatsachen, die aus der normalen Geschlechtsdifferenzierung dieser Fische bekannt sind. Die Poeciliiden, welche bisher untersucht wurden, zeigen auf jugendlichen Entwicklungsstadien eine typische Protogynie. Bei einigen Arten, wie z. B. *Xiphophorus helleri* können die Jungfische noch mit undifferenzierter Gonade geboren werden, dann treten sie alle in ein weibliches Stadium ein, schliesslich wandelt sich ein Teil der jungen Weibchen in Männchen um. Bei anderen Arten liegt die Phase mit indifferenter Gonade noch im Embryonalleben und die Fische werden als protogyne Juvenilhermaphroditen geboren, z. B. *Platypoecilus variatus* (KOSSWIG, 1935), wieder andere durchlaufen auch noch die hermaphrodite Phase im Embryonalleben innerhalb der Mutter; zu letzteren gehört *Lebistes reticulatus* (DILDINE, GLEEN, 1936). *Xiphophorus helleri* ist eine Art, bei welcher Geschlechtsumwandlungen auch noch von erwachsenen Weibchen vorkommen, selbst solchen, welche bereits Junge geboren haben. Umwandlungsweibchen, welche bei *Xiphophorus helleri* histologisch untersucht wurden, sind in Übereinstimmung mit den Befunden für die Differenzierung juveniler Männchen: Die Regression des Ovars, welche unter intervisceraler Degeneration der aus dem Ovar ausgestossenen Oocyten vonstatten geht, erfolgt gleichzeitig mit dem Beginn der Transformation des Ovars in einen Hoden; FRIESS (1933) beobachtete das Auftreten der ersten Anfänge sekundärer männlicher Merkmale bei nur solchen erwachsenen Umwandlungstieren, deren Gonade wenigstens bereits Spermatozoonen besass. Alle bisherigen Befunde sind also mit der Annahme vereinbar, dass zur Ausbildung sekundärer männlicher Geschlechtsmerkmale das Vorhandensein spermatogenen Gewebes Voraussetzung ist. Wenn die Umwandlung in männlicher Richtung erst sehr spät, gegebenenfalls erst bei erwachsenen und schon als Weibchen geschlechtsreif gewordenen Fischen erfolgt, ist sie mit einer intensiven Degeneration der Oocyten verbunden, welche aus dem Ovar ausgestossen und in allen möglichen inneren Or-

ganen zur Degeneration gebracht werden. Bei der «normalen» Geschlechtsumwandlung noch embryonaler oder kürzlich gebohrer weiblicher Tiere ist von einer extraovariellen Degeneration der wenigen auf diesem Stadium entwickelten und noch fast dotterfreien Oocyten nichts zu bemerken.

PHILIPPI (1908) hat einige Fälle von von ihm als Arrhenoide bezeichneten Fällen von «*Glaridichthys januaris*» beschrieben, in denen Tiere, welche vorher als typische Weibchen angesehen werden mussten, unter Beibehaltung weiblicher Körperform ein Gonopodium auszubilden begannen. In einem solchen Tier wurden ausser zwei Hoden in diesen auch noch zwei dottergelbe Eier beobachtet. Wie FRIESS mit Recht bemerkt, hat PHILIPPI leider keine histologische Untersuchung dieser Eier durchgeführt, sodass wir nicht wissen, ob sie noch normal entwickelte Follikel waren, oder bereits in Degeneration begriffen waren. Immerhin ist es PHILIPPI offenbar nicht aufgefallen, dass in anderen Organen, die bei der Präparation des Fisches auch makroskopisch leicht erkennbaren Restkörper, d. h. degenerierende Follikel vorhanden gewesen wären. GALLIEN (1945) hat ein *Lebistes reticulatus* weibchen beschrieben, bei welchem männliche sekundäre Geschlechtsfarben und ein Gonopodium gut ausgebildet waren. Er hat diesen arrhenoiden Fisch mit einem jungen Weibchen, um Nachzucht zu erhalten, in einem Aquarium gepaart. Aber das Umwandlungsmännchen ging, ohne Nachzucht zu bekommen, zu Grunde. GALLIEN beobachtete bei diesem Fisch makroskopisch, dass dessen Ovarium sehr verkleinert war. Er machte aber von ihm keine histologische Untersuchung. FRIESS möchte den Ausdruck Arrhenoidie für solche Fälle reservieren, in denen ein gealtertes Weibchen «hahnenfedrig» wird, also ohne das Vorhandensein von männlichem Gewebe einige der männlichen Merkmale mehr oder weniger vollkommen zur Ausbildung bringt. FRIESS hat einen derartigen Fall bei *Xiphophorus helleri* beschrieben. Das betreffende arrhenoide Weibchen wurde fixiert, ehe es die männlichen Merkmale in vollem Umfang ausgebildet hatte, es unterscheidet sich von den von FRIESS untersuchten und von ihr als echte Umwandlungstiere bezeichneten Individuen besonders dadurch, dass der Pubertätsfleck nicht als erster weiblicher Charakter rückgebildet wurde, sondern lange erhalten blieb. Ferner fand FRIESS in diesem arrhenoiden Tier keinerlei spermatogenes Ge-

webe. Trotzdem ist das Gonopodium relativ gut ausgebildet und das Schwert zwar kurz aber deutlich erkennbar. Dagegen sind wieder, wie bei erwachsenen Umwandlungsweibchen, die anderen Organe der Leibeshöhle mit degenerierenden Restkörpern «überschwemmt». FRIESS möchte annehmen, dass das arrhenoide Weibchen sich nie zu einem funktionsfähigen Männchen umgebildet haben würde. Als Grund gibt sie an, dass sich die Restkörper, also degenerierende Follikel, sehr lange in den verschiedensten Organen erhalten können. Man gewinnt aus FRIESS'-Interpretation den Eindruck, dass sie sagen will, das lange Vorhandenbleiben der Follikel im Sinne eines Lieferanten weiblichen Hormons verhindere die Umbildung zum Männchen, weil ja kein testikuläres Gewebe anwesend ist. Allerdings bleibt bei dieser Annahme von FRIESS unerklärt, woher der arrhenoide Fisch seine männlichen Merkmale haben soll. Handelt es sich um Merkmale, welche ohne Hormonwirkung entstanden sein sollten? Dagegen spricht die Tatsache, dass in allen sonst untersuchten Fällen bei Zahnkarpfen sekundäre männliche Geschlechtsmerkmale sich nur unter der Wirkung männlichen Hormons entwickelten. Arrhenoidie im Sinne von FRIESS gibt es nun ausser bei *Xiphophorus helleri* auch sonst noch gelegentlich bei Zahnkarpfen. Schon FRIESS selbst beschreibt ein arrhenoides *Lebistes* weibchen, ohne allerdings vom Bau der Gonade des betreffenden Tiers zu sprechen. Jedoch zeichnet sich auch das von FRIESS beschriebene *Lebistes* weibchen dadurch aus, dass es zahlreiche Restkörper in den inneren Organen enthält. Die Degeneration zahlreicher Follikel in den verschiedensten inneren Organen des *Lebistes*weibchens ist auch bereits durch NICHITA (1928) beschrieben worden. Jedoch scheint in den von NICHITA untersuchten Tieren sich nach erfolgter Degeneration der Follikel der normale weibliche Typus in einigen Fällen wieder vollkommen eingestellt zu haben, während er in anderen über eine vollständige Unfruchtbarkeit der Tiere berichtet. Über das Auftreten männlicher Merkmale bei den betreffenden Weibchen fehlen Angaben bei NICHITA. EGGERT (1933) untersuchte ein *Lebistes*weibchen, das bereits mehrere Male geworfen hatte, dann aber begann, sich männlich zu differenzieren und sich auch eine Zeit lang normalen Weibchen gegenüber männlich verhielt. Die histologische Untersuchung durch EGGERT zeigte, dass das Tier keinerlei spermatogenes Gewebe besass, dass aber wiederum zahl-

reiche Restkörper in den verschiedensten Geweben angetroffen wurden, während das Ovar fast vollkommen von normalen Oocyten entblösst war und nur Restkörper in Degeneration enthielt. Auch EGGERT möchte die Ausbildung sekundärer männlicher Merkmale bei diesem Fisch darauf zurückführen, dass nach einer Involution des Ovars unter dem Einfluss der Restkörper männliches Gewebe gebildet wurde, welches später, «durch Störung des männlichen hormonalen Gleichgewichts» wieder rückgebildet wurde, worauf nun entsprechend der genotypischen weiblichen Konstitution des Fisches wieder die Bildung von Oocyten beginnen konnte. EGGERT neigt zu einer solchen Interpretation deswegen, weil bei *Lebistes* typischerweise strenge genotypische Geschlechtsbestimmung nach dem klassischen 1:1 Mechanismus besteht, während er für *Xiphophorus* annimmt, dass seine Keimzellen bisexuell seien, da ja bei dieser Art die Geschlechtsbestimmung sicher nicht monofaktoriell verläuft und zudem eine Reihe von Autoren geneigt sind, der Umwelt gewisse geschlechtsbestimmende Einflüsse einzuräumen. Es muss hier aber darauf hingewiesen werden, dass die bei weitem umfangreichsten Untersuchungen von BREIDER (1935) wohl die ursprünglich von KOSSWIG angenommene polyfaktorielle Basis der Geschlechtsbestimmung dieser Art bewiesen haben, dass aber von allen von BREIDER geprüften Umweltfaktoren sich keiner als das Geschlecht beeinflussend herausstellte. Neuere Untersuchungen, die alle auf die klassische Interpretation von WITSCHI (1929, 1934) zurückgehen, zeigen übrigens immer wieder, dass nicht nur undifferenzierte «sondern auch streng geschlechtlich» differenzierte Typen bei den Wirbeltieren über potentiell bisexuelle Urkeimzellen verfügen und dass die Realisation der einen oder der anderen sexuellen Potenz in diesen durch Einflüsse des inneren Milieus bedingt wird. Diese Einflüsse des innern Milieus sind bei den Amphibien einwandfrei nachgewiesene Substanzen, welche von der Cortex (weibchenbestimmend) oder von der Medulla (männchenbestimmend) der jungen Gonade gebildet, die Urkeimzellen geschlechtlich determinieren. Prinzipiell scheinen die Verhältnisse bei den Teleostern nicht anders zu liegen, allerdings ist bisher nichts Näheres darüber bekannt, welche formativen Substanzen die bisexuellen Urkeimzellen männlich oder weiblich determinieren. Dass aber diese den Urkeimzellen aufgeprägte geschlechtliche Determinierung etwas damit zu tun haben sollte, dass eine Form einen

monofaktoriellen oder einen polyfaktoriellen Geschlechtsbestimmungstyp besitzt oder damit, dass die Geschlechtsbestimmung dieser Form «umweltstabil» oder «umweltlabil» sei, dafür gibt es keinerlei Anhaltspunkte.

Von *Lebistes reticulatus* traten in den Kulturen des Zoologischen Instituts 7 ausnahmsweise grosse Mänchen auf, welche sich bei näherer Inspektion als mehr oder weniger umgewandelte Weibchen erwiesen. In Anbetracht des gerade für *Lebistes* noch geringen bekannten Tatsachenmaterials sollen 6 dieser Tiere hier eingehender auch bezüglich der Beschaffenheit ihrer Gonade und anderer Organe kurz beschrieben werden. Der siebente Fisch, der in der Ausbildung seiner sekundären männlichen Merkmale die weitesten Fortschritte gemacht hatte, wurde mit, wie später nachgewiesen, fertilen Weibchen gepaart, um Nachzucht zu erhalten. Versuche, im Aquarium Nachzucht zu bekommen, blieben negativ; deswegen wurde der Fisch in einen Freilandzementteich gesetzt, in der Hoffnung, unter diesen natürlichen und günstigen Bedingungen Nachzucht von ihm zu erhalten. Bei Kontrolle am Ende des Sommers wurden zwar die mit dem «Umwandlungsmännchen» gepaarten Weibchen wieder gefunden, aber nicht Umwandlungsmännchen selbst. In der Zwischenzeit durchgeführte Probenfänge und Beobachtungen bewiesen, dass der Fisch wochenlang sich in dem Teich besten Wohlbefindens erfreute. Die Möglichkeit zur Paarung mit den fertilen Weibchen wäre also durchaus gegeben gewesen. Das Fehlen aller Nachkommenschaft spricht bereits dafür, dass der Fisch trotz seiner wohl entwickelten sekundären männlichen Merkmale steril war. Die histologische Untersuchung der anderen «Männchen», von der unten die Rede sein wird, bestätigt die Berechtigung einer solchen Annahme insofern, als auch diese Fische trotz der guten Entwicklung der männlichen Färbung nicht über die geringste Spur testiculären Gewebes verfügten.

Das Tier No. 1, war ein recht grosser Fisch von 48 m/m Gesamtlänge. Es gehörte der Goldrasse an, besass also keine Melanophoren in der Haut. Den Reifefleck hatte das Tier im Gegensatz zu dem von EGGERT beschriebenen Exemplar verloren; an den Körperseiten begannen sich die für unsere Goldlebigestemännchen typischen Schillerfarben zu entwickeln. Ferner traten zwei deutlich erkennbare rote Flecke an den Körperseiten auf. Der 3., 4., und 5. Strahl der Afterflosse begannen sich in

deutlicher Weise zu verlängern. Als das Tier fixiert wurde, waren diese männlichen Merkmale soweit ausgebildet, dass man mit dem Vorhandensein von wohl entwickeltem testikulärem Gewebe in seiner Gonade rechnen konnte, wenngleich das Gonopodium noch nicht den vollen Ausbildungsgrad demjenigen typischen Männchen erreicht hatte, da die Versteifung der beteiligten Strahlen, die Ausbildung des Präputiums und der Endhäkchen noch nicht erfolgt waren.

Das Tier No. 2, gehört der grau gefärbten normalen Rasse an, es hatte, als es fixiert wurde, eine Gesamtlänge von 40 mm; wie bei dem Tier No. 1, traten, nur hier wegen der dunkleren Grundfarbe noch deutlicher erkennbar, die männlichen Prachtfarben und an jeder Körperseite zwei rote Tupfen auf. Das Gonopodium wies einen dem Tier No. 1 ähnlichen Bau auf.

Das Tier No. 3: Totale Körperlänge (Schwanzflosse mitgerechnet) 43 mm., Körper glänzend dunkelblau-grünlich und rötlich, am hinteren Teile des Körpers an den Seiten je ein rundlicher roter Fleck, am unteren Rand des Schwanzflosses ein rotes Band, auf der Schwanzflosse selbst eine Reihe schwarzer Flecken, Gonopodium vollkommen entwickelt.

Das Tier No. 4: Totallänge (Schwanzflosse mitgerechnet) 52 mm., Körperfarbe dunkelgrün-blau, untere Seite des hinteren Körpers hellgrün, am unteren Rand des Schwanzflosses ein rotes Band, vor und hinter der Rückenflosse und an den Körperseiten je ein roter Fleck, in der Schwanzregion des Körpers dagegen je ein runder schwarzer Fleck, Gonopodium vollkommen entwickelt.

Das Tier No. 5: Körperlänge auch 52 mm., Körperfarbe gelblich schmutziggrün, Brust glänzend wie Silber, am hinteren Teile des Körpers je ein runder orangefarbiger Fleck, Schwanzflosse ventral mit orangefarbigem Band, Gonopodium unvollkommen entwickelt.

Das Tier No. 6: Grösser als alle anderen, Schwanzflosse mitgerechnet 55 mm. lang, Körper schmutzig-gelb, am unteren Rand des Schwanzflosses ein rosafarbiges Band, Analflosse im Begriff, sich zu verlängern, aber noch nicht von Gonopodiumform.

Diese Fische wurden in Sublimat-Eisessig fixiert, nach Entkalkung total geschnitten und in 12 μ dicke Schnitte zerlegt und dann mit Hämalaun-Eosin gefärbt. Wie die Beschreibung zeigen

wird, unterscheiden die Tiere, die in ihren äusseren Merkmalen einander weitgehend ähnlich sind, sich im Grad der Rückbildung der Gonade deutlich voneinander. Während die Ovarien der Tiere No. 2 und 3 noch zahlreiche, No. 5 seltene in Degeneration befindliche Follikel besitzen, sind die Gonade der Tiere No. 1, 4 und 6 praktisch frei von Keimzellen. Nur No. 4 ist dadurch auffällig, dass die ihm in keinem Organ Restkörper zur Beobachtung gelangten. Dieses auch in seinen sekundären männlichen Merkmalen weit entwickelte Individuum hat offenbar das Stadium der Ovardegeneration und Restkörperresorption vollkommen durchlaufen, ist also das Endstadium der arrhenoiden Entwicklung. Die übrigen Fische aber sind in verschiedenen anderen inneren Organen ausserordentlich dicht mit Restkörpern durchsetzt, wobei nun wieder Unterschiede insofern vorliegen, als ein Organ, welches bei dem einen Tier sehr stark durch die Einlagerung von Restkörpern in Mitleidenschaft gezogen ist, bei dem anderen Fisch praktisch von Restkörpern frei bleiben kann. Die diesbezüglichen Verschiedenheiten ergeben sich aus der folgenden Tabelle:

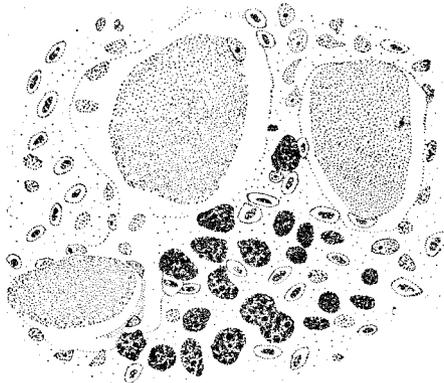
Tabelle I

Vorhandensein von Restkörpern in verschiedenen inneren Organen der untersuchten 6 arrhenoiden *Lebistes* weibchen (Vgl. Tafel I)

Organ	Tier 1	Tier 2	Tier 3	Tier 4	Tier 5	Tier 6
Ovarium	Fast frei	reichlich	vorhanden	frei	selten	frei
Leber	voll	voll	frei	frei	vorhanden	vorhanden
Niere	frei	voll	frei	frei	vorhanden	frei
Pharyngealregion	frei	voll	frei	frei	frei	frei
Herz und Umgebung	frei	reichlich	frei	frei	frei	frei
Pankreas	vorhanden	vorhanden	frei	frei	vorhanden	vorhanden
Milz	frei	frei	frei	frei	vorhanden	frei

In anderen Organen als den hier aufgeführten habe ich keine Restkörper gesehen, jedoch besteht diesbezüglich, wie aus den Angaben von NICHITA hervorgeht, grosse Mannigfaltigkeit. Dieser Autor fand u.a. Restkörper auch im Knochengewebe und in der Muskulatur. Der Aufbau der Restkörper, die verschiedenen Stadien ihres Zerfalls, ihre Auswanderung durch die Wand des Ovars in die Leibeshöhle und von dort in die verschiedenen Organe haben FRIESS EGGERT, und NICHITA bereits eingehend beschrieben, mein Material bietet diesbezüglich keine besonderen Situationen.

Dagegen ergibt der allgemeine Bau der Gonaden besonders des Tiers No. 1 einige interessante Tatsachen, welche in den bisher beschriebenen Fällen nicht bekannt geworden sind. Auf diese sei im Folgenden hingewiesen. Die Gonade dieses Fisches ist bemerkenswert klein und dreieckig, ihr Durchmesser beträgt an der breitesten Stelle nur 437μ . Im Gegensatz zu EGGERTS Fall habe ich nirgends auch nur die Spur einer Ovarialhöhle finden können (Tafel I/1). Auch kann in der Gonade fast nirgends mehr von einer konzentrischen Schichtung der Zellen geredet werden, welche sich als letzte Reste degenerierter Restkörper bzw. Follikel in EGGERTS Fall feststellen liessen. Dagegen liegen an einigen Stellen sich mit Eosin gut tingierende Dotterreste von mehr oder weniger rundlicher Form, ohne dass sich noch Plas-



0 25 μ

Fig. 11 — *Lebistes reticulatus* weibchen No. 1, ein Teil vom Ovarium stark vergrössert, unter den Blut- und Bindegewebezellen drei Vitellusreste und viele melanotische Zellen zu sehen.

mareste oder Rudimente eines Kerns beobachten liessen (Fig. 1). Irgendwelche Strukturen dagegen, die als Theka- oder als Follikelzellen oder als deren Umwandlungsprodukte sich erkennen liessen, sind nicht zu entdecken. Die Gonade ist mit einem dichten Bindegewebe ausgefüllt, in dem sich zahlreiche Blutkapillaren finden. Der Dotterabbau ist also relativ verzögert und die Degeneration der Restkörper scheint im Ovar einem anderen Prinzip zu folgen als die derselben, welche in andere Organe verfrachtet wurden. Wanderzellen im Innern der Eier im Sinne von FRIESS, wie sie bei der Degeneration der Restkörper auch unseres Fisches in anderen Organen regelmässig beobachtet werden, fehlen hier ganz. Auffällig in dem Ovar ist ferner das Auftreten von Gruppen melanotischer Zellen, welche schon am ungefärbten Präparat sich als solche heraushoben. Sie treten unregelmässig auf und umschliessen niemals einen Dotterrest. Trotz ihrer weitgehenden Melanotisierung bleiben aber die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen sehr deutlich erhalten. Es dürfte mit dem völligen Verlust der Ovarialhöhle und ihres Epithels in ursächlichem Zusammenhang stehen, dass sich nirgends mehr junge Follikel beobachten lassen. Auch die weniger weit degenerierten Ovarien der Tiere No. 2, 3 und 4 enthalten übrigens keine Ovarialhöhle, insofern sind unsere Fische vom Exemplar EGGERTS verschieden. Typische Restkörper enthält der Fisch Nr. 1 nur in der Leber und im Pankreas. Die andern Organe sind frei. Da sich auch in Leber und im Pankreas die Restkörper auf dem Stadium 2 oder 3 im Sinne von FRIESS befinden, also in ihrer Degeneration weiter fortgeschrittene Stadien darstellen, ist es möglich, dass sie aus den andern Organen schon ganz verschwunden sind. Bei der Planlosigkeit, mit der die aus dem Ovar auswandernden Restkörper sich aber anscheinend auf die verschiedensten Organe verteilen, muss es auch für möglich gehalten werden, dass diese primär frei von Restkörpern geblieben sind.

Das Tier, No. 2 scheint im Umfang der Degeneration seiner Keimdrüse und ebenfalls der Restkörper in den anderen Organen noch nicht so weit fortgeschritten wie das erstere Tier. Der maximale Durchmesser der Gonade dieses Fisches beträgt 500 μ . Auch in ihr ist keine Ovarialhöhle vorhanden, aber die Gonade ist noch überaus reichlich mit degenerierenden Follikeln angefüllt (Tafel I/2). Deren Degeneration erfolgt ganz in der auch sonst

für die Restkörper charakteristischen Weise und unterscheidet sich dadurch aufs deutlichste von der des Fisches 1. Die schichtenweise Anordnung der Zellelemente um einen Degenerationskern herum ist in dieser Gonade ebenfalls deutlich, ferner fehlen melanotische Involutionsstadien durchaus. Die Restkörper in den anderen Geweben befinden sich ebenfalls auf den Stadien 2 und 3 von FRIESS, doch sind sie über eine grössere Zahl von Organen verteilt und ausserdem zahlreicher als diejenigen des Tiers 1.

Das Tier No. 3: Ovarialhöhle nicht vorhanden. Das Innere ausgefüllt mit Restkörpern, vollkommen ähnlich dem Ovarium des Tiers No. 2.

Das Tier No. 4: Ovarialhöhle und Restkörper nicht vorhanden, das Innere ausgefüllt mit dichtem Bindegewebe, Blutkapillaren und melanotischen Zellen.

Das Tier No. 5: Ovarialhöhle noch vorhanden, aber kein Ovarialhöhlenepithel (mit Urkeimzellen) mehr erkennbar, Restkörper sehr selten, ausserdem Vitellusreste, umgeben von melanotischen Zellen wie im Ovarium des Tiers No. 1.

Das Tier No. 6: Ovarialhöhle noch vorhanden, aber ohne Ovarialhöhlenepithel und Urkeimzellen und keine Restkörper, das Innere ausgefüllt mit dichtem Bindegewebe, Blutkapillaren und melanotischen Zellen.

Was sämtlichen Ovarien dieser Tiere (mit oder ohne Ovarialhöhle) gemeinsam ist, ist der vollkommene Verlust von Urkeimzellen in den Ovarien.

Zu den wenigen von früher her bekannten Fällen, in denen männliche sekundäre Merkmale bei einem Zahnkarpfen auftreten, ohne dass in den Fisch irgendwelches testikuläres Gewebe, welches als Lieferant männlicher Hormone in Betracht kommen könnte, sind durch diese Befunde sechs weitere Beispiele hinzugefügt worden. Die wenigen Autoren, welche ähnliche Erscheinungen früher beschrieben haben, haben entweder gar keine Vorstellungen über die Ursache des Auftretens dieser männlichen Merkmale gemacht, wie FRIESS, oder sie glaubten vermuten zu müssen, dass in einem nicht zur Untersuchung gekommenen intermediären Stadium des Arrhenoiden vorübergehend Hodengewebe zur Ausbildung kam; später aber, als die weiblichen

Tendenzen in dem Fisch sich erneut stärker durchzusetzen begannen, soll es wieder rückgebildet worden sein. Eine solche Annahme erscheint auf Grund unserer heutigen Kenntnisse über die Beeinflussung der Geschlechtsbestimmung durch Hormone bei den Amphibien nicht mehr als in vollem Umfang aufrechterhaltbar. Oben wurde bereits darauf hingewiesen, dass bei den Amphibien, welche für experimentelle Arbeiten immer noch das bevorzugte Objekt der Forscher darstellen (vergl. WITSCHI, 1932, 1934, VANNINI, 1944, 1946, PADOA, 1936, 1943, D'ANCONA, 1943, 1945) als wahrscheinlich betrachtet werden darf, dass die potentiell bisexuellen Keimzellen (bei differenzierten wie bei undifferenzierten Rassen) unter dem Einfluss von zwei bestimmten Substanzen, Cortexin und Medullarin, die ihrerseits die Produkte von Cortex bzw. Medulla in der jungen Gonade sind, über das Geschlecht der sich aus den Urkeimzellen später entwickelnden Keimzellen entscheiden. Unbekannt ist dagegen noch, ob diese beiden Substanzen mit bestimmten der später erzeugten Sexualhormone identisch sind oder nicht. Die weitgehende Ähnlichkeit der Wirkung bestimmter Sexualhormonpräparate auf die experimentelle Geschlechtsbestimmung lässt es jedenfalls durchaus denkbar erscheinen, dass mindestens eine grosse chemische Verwandtschaft zwischen den gleichartig wirkenden formativen Stoffen der jugendlichen Gonade und den von der reifen Keimdrüse erzeugten Hormonen besteht. Durch VANNINI (1946) konnte in den letzten Jahren ferner noch der wichtige Nachweis erbracht werden, dass die in die junge Gonade eindringenden Geschlechtsstränge, welche Träger der männchenbestimmenden Tendenzen sind (Medullarin), sich vom embryonalen Interrenalgewebe herleiten, welches in die Gonade einwandert.

D'ANCONA (1945) hat schon darauf hingewiesen, dass als Träger der auf die Urkeimzellen vermännlichend wirkenden Substanz schon allein in Anbetracht ihrer relativen Lage das Interrenalgewebe bei den Fischen nicht in Betracht kommen dürfte. Ich habe bei den von mir untersuchten Tieren darauf geachtet, ob im Gebiet der Nieren und des ihnen anliegenden Gewebes sich irgendwelche Strukturen finden, die die Annahme nahe legen könnten, dass die Arrhenoidie dieser Weibchen mit Störungen im interrenalen Bereich zusammenhängt. Irgendwelche Anhaltspunkte habe ich nicht finden können. Einerseits ist das Interrenalsystem bei unsern Fischen überhaupt kümmerlich ausgebil-

det, andererseits ist in einem Fall z.B. die Niere dicht mit Restkörpern durchsetzt, während sie in dem andern frei von Restkörpern ist und in keiner Weise gegenüber Kontrollen verändert aussieht. Dass also Störungen im Interrenalsystem, die auch bei höheren Wirbeltieren eine wesentliche geschlechtsbeeinflussende Rolle spielen können, für das Auftreten männlicher Merkmale an unsern *Lebistes*-Weibchen verantwortlich gemacht werden können sollten, halte ich daher für unwahrscheinlich. Dagegen sind vielleicht eigenartige und auf den ersten Blick widerspruchsvolle Befunde, welche wieder an Amphibien gemacht wurden, für unsere Frage von grossem Interesse. Wie oben schon gesagt, kann die Wirkung des Medullarins auch durch Testosteron erzielt werden, das typische männliche Hormon der Wirbeltiere. Östradiol dagegen hat wenigstens in kleinen Dosen einen verweiblichenden Effekt, derart, dass auch genetische Männchen sich in weiblicher Richtung entwickeln. Progesteron hat nach Untersuchungen von PADOA (1943) ebenfalls vermännlichende Wirkung, während Desoxycorticosteron in verweiblichendem Sinne wirkt. Durch VANNINI (1946) sind wir auch über den Mechanismus der eigenartigen Wirkung dieser verschiedenen Substanzen einigermaßen aufgeklärt worden: Während Testosteron fördernd auf die Entwicklung der Medulla wirkt, fördert das Follikelhormon Oestradiol diejenige der Cortex. Das corpus luteum-hormon Progesteron wirkt insofern indirekt vermännlichend, als es die Entwicklung der Oocyten in der Cortex hemmt. Das Desoxycorticosteron dagegen bewirkt dadurch Förderung der weiblichen Entwicklung, dass es die Wucherung des Medullargewebes unterdrückt. VANNINI kann dagegen auf Grund dieser Befunde noch keine Interpretation für die von PADOA mit starken Dosen von Oestradiol erzielte vermännlichende Wirkung geben, die, wie dieser Autor selbst bemerkt, paradox ist. WITSCHI (1942) berichtet übrigens über ganz ähnliche Ergebnisse, die CROWN (1941) bei dem Zahnkarpfen *Xiphophorus helleri* erhielt. Die Behandlung von Weibchen dieser Art mit Oestron führte zur Regression der Ovarien, zur Umwandlung der Analen in ein Gonopodium und zum Wachstum des Schwertfortsatzes, den normalerweise nur das Männchen besitzt. An den von PADOA gebotenen Tatsachen kann schlechterdings nicht gezweifelt werden und zudem sind seine Ergebnisse noch dadurch gestützt, dass er nachweisen konnte, dass bei allmählicher Senkung der Menge des zur Anwendung

gebrachten Follikelhormons die Stärke der vermännlichenden Wirkung schrittweise abnimmt (1938). PADOA bekommt daher bei bestimmten Hormondosen nicht mehr nur Männchen, sondern neben Männchen (wahrscheinlich den genetischen Männchen) Intersexe von denen angenommen werden kann, dass sie den genetischen Weibchen entsprechen, welche unter der verringerten, aber immer noch überschwelligen Dosis von weiblichem Hormon noch teilweise männliche Merkmale hervorbringen konnten. Es ist nun bekannt, dass die chemische Ähnlichkeit zwischen den verschiedenen Sexualhormonen eine ausserordentlich grosse ist. Ferner ist bekannt, dass aus Cholesterin synthetisch hergestellter Stoff Androstendiol (BUTENANDT 1936) sowohl als männliches wie auch als weibliches Sexualhormon wirkt, schliesslich muss auch noch der eigenartige Fall erwähnt werden, dass PADOA (1942) zeigen konnte, dass bei Verwendung von Dehydrofollikulin (Progynon, Schering) schwache Dosen des Hormons die genetischen Männchen verweiblichen, starke Dosen dagegen die Weibchen vermännlichen. Unter diesen Umständen scheint es mir berechtigt zu sein, die Frage zu stellen, ob nicht die Interpretation der Arrhenoidie unserer *Lebistes*weibchen und ebenso die Fälle von EGGERT und FRIESS auf der Basis dieser neueren Erkenntnisse eine Erklärung finden können. Die massenhafte Degeneration von Follikeln, aus welchem Grunde auch immer sie als Restkörper auftretend teils im Over bleiben, teils dieses verlassen, kann man mit der Zufuhr über stärkere Dosen weiblichen Hormons in genetisch weibliche Kaulquappen vergleichen. Während über das Schicksal des in Lösung befindlichen Hormons in PADOA's Versuchen im Froschkörper nichts Genaues bekannt sein kann, lehren uns die Schnittserien unserer Fische, dass die plötzlich im Überschuss der Degeneration anheimfallenden Follikel der Zahnkarpfenweibchen in allen möglichen Organen, vor allem in der Leber offenbar mit Regelmässigkeit dem Verfall anheimfallen. Es ist mindestens wahrscheinlich, dass im Laufe des Zerfalls der Restkörper in grossen Mengen freier werdendes weibliches Hormon, an «falscher» Stelle in Körper angereichert, dort chemischen Umwandlungen unterworfen sind, welche in einem solchen Sinn verändernd wirken, dass seine weiblichen Hormoneigenschaften verloren gehen, an ihrer Stelle aber männliche auftreten. Gerade die Leber erscheint für derartige Umwandlungen als ein wichtiges Organ. Der wesentlichste Unter-

schied zwischen PADOAS Experimenten und den bei den *Lebistes* weibchen ohne experimentellen Eingriff auftretenden Vermännlichungen besteht darin, dass bei PADOAS Kaulquappen die primären Geschlechtsmerkmale betroffen wurden und es so zu einer Umstimmung genetischer Weibchen in Männchen kommen konnte, während bei den *Lebistes*weibchen nur bestimmte sekundäre männliche Geschlechtscharaktere auftraten. Dass die Gonade aber nicht vermännlicht wurde, dürfte damit zusammenhängen, dass in dieser im Rahmen der starken degenerativen Prozesse keine Urkeimzellen zurückblieben, die hätten vermännlicht werden können. Sollte gegen die Berechtigung der letzteren Annahme auf das von EGGERT untersuchte *Lebistes*weibchen verwiesen werden, bei dem noch ein Teil der Ovarialhöhle und Oocyten erhalten geblieben waren, so wäre auf Folgendes noch hinzuweisen, ehe die Berechtigung der Annahme, dass Follikelhormon in ein vermännlichendes Hormon umgewandelt wurde, als widerlegt gelten könnte: 1. es kann von EGGERTS Fisch als möglich betrachtet werden, dass das auf sekundäre männliche Geschlechtsmerkmale aktivierend wirkende veränderte Follikelhormon chemisch so beschaffen ist, dass es die primären männlichen Merkmale nicht beeinflusst, also die Gonade nicht vermännlicht, 2. ist jedoch vor allem in EGGERTS Fall nicht bekannt, ob nicht der allgemeine physiologische Zustand des Fisches, der in der Rückbildung der Restkörper noch nicht sehr weit fortgeschritten ist, noch dazu geführt haben würde, dass auch diese noch übrig gebliebenen wenigen «jungen Eizellen» (sofern sie überhaupt noch ganz normal waren) nicht noch zurückgebildet worden wären. Zur Zeit wenigstens scheint die Annahme, dass das Auftreten bestimmter sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den sogenannten arrhenoiden Weibchen bei *Xiphophorus* und *Lebistes* auf die Wirkung eines in seiner Konstitution im Sinne eines männlichen Sexualhormons veränderten Follikelhormons zurückzuführen ist, und dass das Ausbleiben der Umwandlung der Gonade selbst auf dem Verlust der normalerweise in dieser enthaltenen bisexuellen Urkeimzellen beruht, als eine befriedigende Erklärung besonders insofern, als sie es erlauben würde, das Phänomen der Arrhenoidie nicht grundsätzlich von dem der Geschlechtsumwandlung zu trennen. Arrhenoidie würde im Fall der Erschöpfung der in der Gonade Vorhandenen sämtlichen Keimzellen beruhen (man vergleiche dazu die Angabe von PHILLIPPI, 1908,

welcher in einem seiner arrhenoiden *Glaridichtys*weibchen auch kein Rudiment einer Gonade mehr finden konnte), Geschlechtsumwandlung aber darauf zurückzuführen sein, dass je nach dem Überwiegen männlicher oder weiblicher Situation (im inneren Milieu bedingt durch entsprechende formative Substanzen oder Hormone) die vorhanden gebliebenen Urkeimzellen sich in der einen oder in der anderen sexuellen Richtung differenzieren. Welcher Art die formativen Substanzen sein könnten, die die geschlechtlich noch nicht determinierten Urkeimzellen in der männlichen oder in der weiblichen Differenzierung bei den Knochenfischen determinieren, ist, wie D'ANCONA bemerkt, zur Zeit noch nicht bekannt. Jedenfalls aber handelt es sich wohl um Substanzen, deren Produktion nur indirekt mit der genotypischen geschlechtlichen Konstitution des betreffenden Individuums zusammenhängt. Bei *Aurata aurata* haben wir es mit einem Zwitter zu tun, der nach einem Stadium männlicher Aktivität in den weiblichen Zustand übertritt. In diesem Fall besteht eine deutliche Beziehung zwischen der Lage der Urkeimzellen innerhalb der Gonade und in Beziehung zu Elementen des Stromas (D'ANCONA, 1944 und 1945); man wird also an die Verhältnisse bei den Amphibien erinnert. Bei den Poeciliiden treten besonders häufig nach Kreuzung verschiedener Arten oder Gattungen (Vergl. KOSSWIG, 1931) in den Rückkreuzungs- und in den F_2 -generationen viele Tiere auf, welche sich nicht zur Geschlechtsreife entwickeln, aber dennoch auf Grund bestimmter Eigenarten ihrer auf einem jugendlichen Stadium stehenden Gonade und ferner an der Form ihrer Afterflosse als Männchen oder als Weibchen sich erweisen. Bei diesen Fischen wird also zunächst durch genetische Faktoren, wie KOSSWIG im einzelnen zeigen konnte, das Geschlecht determiniert. Die Ausbildung voller geschlechtlicher Reife aber wird nicht erreicht, offenbar, weil ein übergeordneter Faktor, welcher in jungen Hoden oder Eierstöcken den Beginn der Spermio-genese bzw. Oogenese bestimmt, nicht in normaler Weise in Aktion treten kann. Bei derartigen Spät-männchen oder Spätweibchen, wie KOSSWIG solche Fische genannt hat, ist der Ablauf der ersten Phasen der sexuellen Differenzierung der Gonaden im jugendlichen Fisch ganz derselbe wie bei solchen Tieren, welche die geschlechtliche Reife zu normaler Zeit erreichen. Die paarigen Anlagen der Ovarien verschmelzen miteinander, sodass sich zwischen ihnen nach der Auflösung des Me-

senteriums die Ovarialhöhle bildet, in den Urkeimzellen kommt es zum Auftreten von Synapsisstadien und eventuell zu einer ersten Phase der Dotterablagerung. Dann aber bleibt die Entwicklung in den Ovarien der Spätweibchen für immer stehen. Bei den Spät Männchen werden die Urkeimzellen durch wucherndes Peritonealepithel, welches die Form von Tubuli nimmt, in erster Linie an den Rand der Gonade gedrängt und dort in kleinen Cysten in Spermatogonien umgewandelt. Dann geht die Entwicklung wieder nicht weiter. Man erkennt andererseits solche Spät männchen äusserlich immer daran einwandfrei als Männchen, dass bei ihnen die Afterflosse im Gegensatz zu der normaler Weibchen oder auch von Spätweibchen aus auffällig kurzen Strahlen zusammengesetzt ist. Ganz im Gegensatz zu den Umwandlungsmännchen, welche nach einer adulten weiblichen Phase noch zu Männchen werden und bei der die grosse weibliche Afterflosse der Umwandlung zum Gonopodium unterworfen wird. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass derartige Spät männchen genetisch determinierte Männchen sind, welche in übrigen, wie es bei den Poecilliiden überhaupt der Fall ist, vor dem Erreichen dieser männlichen Phase noch ein protogynes Stadium durchlaufen haben. Es besteht jedenfalls keinerlei Anlass, diese Fische als Intersexe zu bezeichnen. Für unsere Betrachtung sind diese Tiere insofern wertvoll, als sie die Unterscheidung derjenigen morphogenetischen Prozesse, welche zur Hervorbringung der primären Geschlechtsunterschiede in der Gonade nötig sind, von denen, welche die Gonade in einen funktionsfähigen Zustand überführen, deutlich unterscheiden lassen. Das Epithel der Ovarialhöhle ist jedenfalls die weiblich-formative Zone, der Rand der Gonade bzw. die sex-cords beherbergen ein männlich formatives Element in der normalen geschlechtlichen Entwicklung der Jungfische. Im Fall der Geschlechtsumwandlung vom Weibchen zum Männchen, wie FRIESS sie bei *Xiphophorus* eingehend untersuchte, werden während noch die Eier in Gestalt von Restkörpern rückgebildet werden, die ersten Hodentubuli von «Urkeimzellen des unversehrten seitlichen Schenkels der Ovarialhöhle» her gebildet. Diese Stelle entspricht nicht der Lagerung der Urkeimzellen in einem jugendlichen Hoden. Es fragt sich daher, ob der formative Reiz, welcher bei der Geschlechtsumwandlung adulter Tiere zu männlicher Entwicklung führt, nicht überhaupt von demjenigen verschieden ist, der in der Normalentwicklung männliches

Geschlecht beim Jungfisch bestimmt (vergl. hierzu auch WITSCHI 1942). Besonders eindrucksvoll müssen in der Beziehung leider kurze Angaben, welche sich nur auf die äussere Morphologie der Tiere beziehen, wirken, welche INNES (1947) bezüglich geschlechtsumwandelnder *Mollienisia sphenops* macht. INNES beschreibt und bildet Individuen dieser Art ab, welche in ihrem Körperhabitus sich als Weibchen erweisen, dabei aber schon ausgebildete Gonopodien besitzen und in diesem Zustand noch Junge zur Welt brachten, dann aber zu funktionsfähigen Männchen wurden. Man sollte demnach also wenigstens bei den Zahnkarpfen nach einer juvenil-(oder embryonal) weiblichen Phase eine solche primärer Geschlechtsdetermination unterscheiden von einer späteren, auf der primär weiblich determinierte Fische sich noch in Männchen umwandeln können. Es ist möglich, dass die in den beiden Phasen männchenbestimmend bzw. vermännlichend wirkenden Mechanismen und Chemismen voneinander verschieden sind. Wie oben schon gesagt, ist jedenfalls für diese Phänomene der Ausdruck Intersexualität, auch wenn er nur einen transitorischen Zustand bezeichnen soll, nicht sehr zweckmässig. Wo Intersexualität bei Zahnkarpfen vorliegt, besteht Grund, anzunehmen, dass auch sie genetisch determiniert ist und mindestens über lange Zeiträume aufrechterhalten bleibt. Ich (BOZKURT 1945) habe einen derartigen Fall früher beschrieben. Ein Bastard aus der Kreuzung der oviparen Gattung *Aphyosemion* zeigt einen Gonadenbau, der wirklich zwischen männlicher und weiblicher Tendenz die Mitte hält. Die Vereinigung zum unpaaren Ovar ist nicht erfolgt, vielmehr hat jedes Ovar für sich eine Art Ovarialhöhle ausgebildet, die Urkeimzellen, welche sekundär stark vermehrt sind, zeigen verschiedenartige Stadien der Synapsis und gehen dann unter pyknotischen Prozessen und unter Eindringen von Wanderzellen zu Grunde. Diese Phänomene, welche echter Intersexualität mindestens sehr nahe stehen, haben offenbar genetischen Zusammenhang nur mit denen der primären Geschlechtsdetermination; dem dann erfolgenden Geschlechtsreifwerden und dem später noch je nach den Bedingungen möglichen Übergang vom Weibchen zum funktionsfähigen Männchen oder zum funktionslosen *Arrhenoid* jedoch scheinen besondere Bedingungen zugrunde zu liegen, welche mit der plötzlicher Degeneration zahlreicher Follikel ursächlich verbunden sind. Von den dabei frei gesetzten und in männlichen Hormonen ähnlich wirkenden ursprünglich weiblichen

Hormonen kann Arrhenoidie ebenso wie Geschlechtsumwandlung verursacht werden. Arrhenoidie führt zum Auftreten einiger männlicher sekundärer Merkmale bei Sterilität des Ovars infolge völligen Verlust des Urkeimzellen oder noch umstimbare Oocyten enthaltenden Gewebes; sind dagegen im Rahmen der Degeneration der Oocyten bzw. Follikel noch durch das in männlicher Richtung umgestimmte ursprüngliche weibliche Hormon in männlicher Richtung veränderbare junge Keimzellstadien erhalten geblieben, so können diese einen formativen vermännlichenden Reiz empfangen, damit zu Produzenten männlichen Hormons werden und die Ursache völliger umwandlung von Weibchen zum Männchen mit allen sekundären Geschlechtsmerkmalen sein.

An dieser Stelle möchte ich meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. KOSSWIG für seine wertvollen Ratschläge und für die Förderung dieser Arbeit meinen besonderen Dank aussprechen.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Sechs *Lebistes reticulatus* Weibchen (lebendig gebärende Zahnkarpfen) mit bestimmten sekundären männlichen Charakteren (Verschwinden des Reifeflecks, zwei laterale rote Flecken und Beginn der Umwandlung der Analflosse zu Gonopodium) werden beschrieben und ihre innere Anatomie nach Schnittserien untersucht.

2. Die histologische Untersuchung ergibt bei diesen Tieren in Bestätigung der Angaben früheren Autoren eine Überschwemmung der inneren Organe mit aus dem Ovar ausgewanderten von degenerierenden Follikeln. Doch sind Unterschiede unter diesen Weibchen bezüglich der betreffenden Organe vorhanden.

3. Trotz Vorhandenseins sekundären männlichen Charakteren ist kein spermatogenes Gewebe nachweisbar.

4. Die Ovarien dieser Weibchen zeigen eine Reihe von Unterschieden, gross und zahlreiche degenerierende Follikel enthaltend bei den einen, sehr klein und fast oder ganz frei von letzteren bei anderen. Soweit aus dem stark degenerierten Follikelresten eines Tiers geschlossen werden kann, war der Verlauf der Follikeldegeneration von der der anderen Individuen abweichend.

5. Zur Erklärung des Auftretens männlicher sekundärer Merkmale ohne Vorhandensein von spermatogenem Gewebe wird die Vermutung ausgesprochen, dass bei der starken Follikeldegeneration an fremder Stelle im Körper chemische Veränderungen frei werdender weiblicher Hormone die Ursache männlicher Bildungen sein können. Infolge des Fehlens noch potentiell bisexueller Keimzellenmutterzellen in der Gonade unterbleibt die totale Geschlechtsumwandlung und die Fische werden lediglich arrhenoid.

6. Tatsachen aus der experimentellen Geschlechtsbeeinflussung bei anderen niederen Wirbeltieren, welche im gleichen Sinne sprechen, werden erörtert.

Literaturverzeichnis

- D'ANCONA, U. (1943): Nuovo contributo alle conoscenze sul differenziamento sessuale dei Pesci, Atti R. Ist. Veneto Sci. Lett. Arti, **102**, P. 749-760
- D'ANCONA, U. (1944): Sessualita del soma e sessualizzazione delle cellule germinali, Atti R. Ist. Veneto Sci. Lett. Arti, **103**, P. 457-469
- D'ANCONA, U. (1945): Sexual differentiation of the gonad and the sexualization of the germ cells in Teleosts, Nature, **156**, P. 603
- BELLAMY, A.W. (1922): Sex-linked inheritance in the teleost *Platyplecillus maculatus*, Anat. Rec. **24**, P. 419-420
- BELLAMY, A.W. (1924): Bionomic studies on certain teleosts, I. Genetics **9**, P. 513-529
- BERKOWITZ, P. (1937): Effect of estrogenic substances in *Lebistes reticulatus* (Guppy), Proc. Soc. exp. Biol. e. Med. **36**, P. 416-418
- BERKOWITZ, P. (1938): The effect of estrogenic substances in *Lebistes reticulatus*, Anat. Rec. **71**, P. 161-175
- BLACHER, L. (1926): The dependance of secondary sex-characters upon testicular hormones in *Lebistes reticulatus*, Biol. Bull. marine biol. laborat. **50**, P. 374-381
- BLACHER, L. (1926): Die Abhängigkeit der männlichen Merkmale von der Geschlechtsdrüse bei *Lebistes reticulatus*, II. Mitt. Ein Fall von Hermaphroditismus bei *Lebistes*, Trudy laboratorii eksperimental'noj biologii moskovskogo zooparka, **1**, S. 90-94
- BLACHER, L. (1927): Materialien zur Genetik von *Lebistes reticulatus*, Trudy laboratorii eksperimental'noj biologii moskovskogo zooparka, **3**, S. 139-150

- BLACHER, L. (1928): Beitrag zur Genetik von *Lebistes reticulatus*, II Trudy laboratorii eksperimental'noj biologii moskovskogo zool-parka, **4**, S. 245-252
- BOZKURT, B. (1945): Über Sterilität bei Zahnkarpfenbastarden, (Untersuchungen an der Gattung *Aphyosemion*), Rev. Fac. des Sciences de l'Université d'Istanbul, série B., **10**, S. 143-163
- BREIDER, H. (1934): Über das Auftreten von Rudimentarhermaphroditismus nach Kreuzung getrenntgeschlechtlicher Arten, Verhandl. der Deutschen Zool. Gesellschaft, S. 190-195
- BREIDER, H. (1935): Geschlechtsbestimmung und-differenzierung bei *Limia nigrofasciata*, *caudofasciata*, *vittata*, und deren Artbastarden, Zeitschr. f. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre, **68**, S. 265-299
- BREIDER, H. (1935): Über Aussenfaktoren, die das Geschlechtsverhältnis bei *Xiphophorus helleri* kontrollieren sollen, Z. Zool. **146**, S. 383-416
- BREIDER, H. (1937): Juveniles und adultes Geschlechtsverhältnis bei *Xiphophorus helleri*, Z.f. indukt. Abst.-und Vererbungslehre, **73**, S. 471-476
- BUTENANDT, A. (1936): Chemische Konstitution und physiologische Wirkung bei Keimdrüsenhormonen: Die Herstellung eines bisexuellen Prägungsstoffes, Forsch. u. Forschr. **12**.
- COHEN, H. (1946): Effects of sex hormones on the development of the Platyfish, *Platyopocilus maculatus*, Zoologica, **31**, P. 121-128
- CROWN, E.W. (1941): Citiert Witschi (1942)
- DILDINE, GLEEN (1936): Studies in teleostean reproduction, I. Embryonic hermaphroditism in *Lebistes reticulatus*, J. Morph. **60**, P. 261-277
- EGGERT, B. (1933): Die Intersexualität bei Knochenfischen, Z. wiss. Zool. **144**, S. 402-420
- ESSENBERG, J. (1926): Complete sex-reversel in the viviparous teleost *Xiphophorus helleri*, Biol. Bull. of the marine laborat. **51**, P. 98-111
- FRIESS, E. (1933): Untersuchungen über die Geschlechtsumkehr bei *Xiphophorus helleri*, Wilhelm Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, **129**, S. 255-355
- GALLIEN, L. (1945): Sur un cas D'Arhenoidie chez *lebistes reticulatus*, Bull. Soc. Zool. France, **70** P. 104-106.
- GOODRICH, DEE, FLYNN and MERCER (1934): Germ cells and sex differentiation in *Lebistes reticulatus*, Biol. Bull. **67**, P. 83-96
- GORDON, M. (1927): The genetics of a viviparous topminow, *Platyopocilus*. the inheritance of two kinds of melanophores, Genetics, **12**, P. 253-283

- GORDON, M. (1946): Interchanging genetic mechanisms for sex determination in fishes under domestication, *J. of Heredity*, **37**, P. 307-320
- GORDON, COHEN and MIGRELLI (1943): A hormone-produced taxonomic character in *Platyoeilus maculatus* diagnostic of Wild P. xiphidium, *American Naturalist*, **77**, P. 569-572
- HARMS, W. J. (1926): Beobachtungen über Geschlechtsumwandlungen reifer Tiere und deren F1 Generation, *Zool. Anz* **67**, S. 67-73
- IHERING, H. von (1888): Zur Kenntnis der Gattung *Girardinus*, *Zeits. wiss. Zool.* **38**, S. 468-490
- INNES, W.T. (1948): *Exotic Aquarium fishes*, Philadelphia
- IRIKI, SHIGEMORI (1932): Preliminary notes on the chromosomes of Pisces, I. *Aplocheilus latipus* and *Lebistes reticulatus*, *Proc. imp. Acad. (Tokyo)* **8**, P. 262-268
- KIRPICHNIKOV, W. (1935): Autosomale Gene bei *Lebistes reticulatus* und das Problem der Entstehung der Genotypischen Geschlechtsbestimmung, *Biol. Z.* **4**, S. 343-358
- KOSSWIG, C. (1931): Die Geschlechtliche Differenzierung bei den Bastarden von *Xiphophorus helleri* und *Platyoeilus maculatus* und deren Nachkommen, *Zeits. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre*, **57**, S. 226-305
- KOSSWIG, C. (1935): Genotypische und phänotypische Geschlechtsbestimmung bei Zahnkarpfen, *Wilh. Roux, Archiv f. Entwicklungsmech.* **133**, S. 119-135
- NATALI, V. und A. NATALI (1931): Über die Lokalisation der Gene in den X- und Y-Chromosomen bei *Lebistes reticulatus*, *Z. eksp. Biol.* **7**, S. 41-70
- NICHITA, G. (1928): Atresie folliculaire chez *Girardinus Guppyi*, *Cpt. rend. hebdom. des seances de l'acad. des sciences* **186**, Paris, P. 1375-1378
- NICHITA, G. (1928): Contribution à l'étude de l'atresie folliculaire chez les vertébrés, resultats obtenus sur *Girardinus Guppyi*, *Arch. d'Anat. microsc.* **24**, P. 35-72
- OORDT, G.J. van (1925): The relation between the development of the secondary sex characters and the structure of the testis in the Teleost *Xiphophorus helleri* *Brit. Jour. of. exp. Biol.* **3**, P. 43-59
- PADOA, E. (1936): Effetto paradossale (mascolinizzazione) sulla differenziazione sessuale di Girini di *Rana esculenta* trattati con ormone follicolare, *Monit. Zool. ital.* **47**, P. 285-289
- PADOA, E. (1937): Differenziazione e inversione sessuale (femminizzazione) di avanotti di Trota (*Salmo irideus*) trattati con ormone follicolare, *Monit. zool. ital.* **48**, P. 195-203
- PADOA, E. (1937): Le gonadi di girini di rospo (*Bufo vulgaris*) trattati con hormone follicolare, *Boll. Soc. ital. Biol. sper.* **12**, P. 656-657

- PADOA, E. (1938): La differenziazione del sesso invertita mediante la somministrazione di ormoni sessuali, Ricerche con follicolina in *Rana esculenta*, Arch. ital. Anat. e di Embriol. **40**, P. 122-172.
- PADOA, E. (1942): Femminizzazione e mascolinizzazione di girini di *Rana esculenta*, in funzione della dose di diidrofollicolina loro somministrata, Monit. zool. ital. **53**, P. 210-213.
- PADOA, E., e LAURA BLDASSERONI (1938): La differenziazione del sesso invertita mediante la somministrazione di ormoni sessuali II: Velocità di accrescimento e sensibilata agli ormoni sessuali in una razza semidifferenziata di *Rana esculenta*, Monit. zool. ital. **49**, P. 267-278.
- PHILIPPI, E. (1904): Ein neuer Fall von Arrhenoidie, S. B. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin.
- PHILIPPI, E. (1908): Fortpflanzungsgeschichte der viviparen Teleosteer *Glaridichtys januaris* und *G. decemmaculatus* in ihrem Einfluss auf Lebensweise, makroskopische und mikroskopische Anatomie, Zool. Jahrb. **27**,
- REGNIER, Marie-Therese (1938): Contribution à l'étude de la sexualité des Cyprinodontes vivipares (*Xiphophorus helleri*, *Lebistes reticulatus*) Bull. Biol. France et Belg. **72**, P. 385-493.
- SAMOCHVALOVA, G. (1933): Die Wechsellbeziehung in der Entwicklung der sekundären Geschlechtsmerkmale und der Geschlechtsdrüse bei *Lebistes reticulatus*, Trudy Dinam. Razvit. **7**. S. 65-75.
- TURNER, C. L. (1941): Gonopodial characteristics produced in the anal fins of femalee of *Gambusia affinis* by treatment with ethinyl testosterone, Biol. Bull. **80**, P. 371-383.
- TURNER, C. L. (1942): A quantitative study of the effects of different concentrations of ethinyl testosterone and methyl testosterone in the production of Gonopodia in females of *Gambusia affinis*, Physiological Zoology, **15**, P. 263-280.
- TURNER, C. L. (1942): Morphogenesis of the gonopodial suspensorium in *Gambusia affinis* and the induction of male suspensorial characters in the female by androgenic hormones, J. exp. Zool. **91**, P. 167-193.
- VANNINI, E. (1942): Sull'origine interrenale dei «Cordoni della rete» e dei «Corpi grassi» durante lo sviluppo delle gonadi e sulla partecipazione dell'interrenale ai processi di intersessualità giovanile nella «*Rana agilis*» Atti della reale Accad. D'Italina **13**, P. 731-790.
- VANNINI, E. (1942): Differenziamento sessuale, comportamento degli elementi germinativi e comparsa di cellule a sessualità intermedia in una razza indifferenziata di *Rana agilis*, Estratto dall'Arch. Zool. Italiano, **30**, P. 363-414.

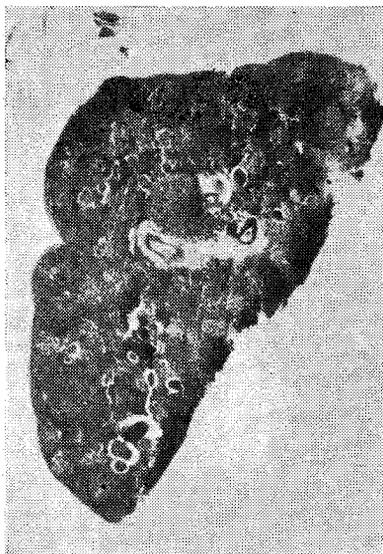
- VANNINI, E. (1944): Sviluppo di gonadi prive di tessuto midollare in girini di rana trattati con ormone corticosurrenale sintetico, Atti dell'Ist. Veneto Sci. Lett. Arti, **103**, P. 535-548.
- VANNINI, E. (1946): Sex differentiation in Amphibia, Nature, **157**, P. 812.
- VANNINI, E. e IDA Busetto (1946): Origine interrenale del tessuto midollare della gonade e sviluppo dell'organo di Bidder nel Bufo bufo e nel Bufo viridis, Atti del Reale Ist. Veneto sci. Lett., **104**, P. 631-680.
- VAUPEL, J. (1929): The spermatogenesis of *Lebistes*, J. Morph. a Physiol. **47**, P. 555-587.
- WINGE, Ö. (1927): The location of eighteen genes in *Lebistes reticulatus*, J. of Genetics, **18**, P. 1-43.
- WINGE, Ö. (1930): On the occurrence of XX males in *Lebistes*, with some remarks on Aida's so-called «non-disjunctional» males in *Aplocheilus*, J. Genet. **23**, P. 69-76.
- WINGE, Ö. (1934): The experimental alternation of sex chromosomes into autosomes and vice versa, as illustrated by *Lebistes*, C. r. Trav. Labor. Carlsberg Ser. physiol. **21**, P. 1-49.
- WITSCHI, E. (1929): Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Tieren, Handb. d. Vererbung wissenschaft, **2**, S. 115.
- WITSCHI, E. (1932): Sex deviations, inversions, and parabiosis, sex and interrenal secretions, P. 160-245.
- WITSCHI, E. (1934): Genes and inductors of sex differentiation in amphibians, Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. **9**, P. 460-488.
- WITSCHI, E. (1942): Hormonal regulation of development in lower vertebrates, Symposia in Quantitative Biology **10**, P. 145.
- WITSCHI AND E. W. CROWN (1937): Hormones and sex determination in fishes and in frogs, Anat. Rec. **70**, P. 121.

(Manuskript eingegangen am 22.3.1950)

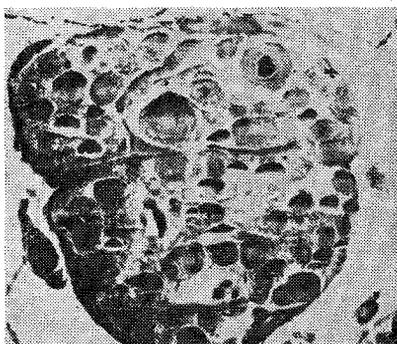
ERKLÄRUNG VON TAFEL I.

- 1 — *Lebistes reticulatus* ♀ No. 1, Querschnitt durch das Ovarium, Mikrophotographie, 103 X vergr.
- 2 — *Lebistes reticulatus* ♀ No. 2, Querschnitt durch das Ovarium, voll mit Restkörpern (degenerierte Follikeln), Mikrophotographie, 100 X vergr.
- 3 — *Lebistes reticulatus* ♂ No. 2, Querschnitt durch die Niere voll mit Restkörpern (Degenerierte Follikeln), Mikrophotographie, 101 X vergr.
- 4 — *Lebistes reticulatus* ♀ No. 2, Querschnitt durch Ventrículus, voll mit Reskörpern (degenerierte Follikeln), Mikrophotographie, 116 X vergr.

Tafel I



1



2



3



4