Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 106 (1925)

Artikel: Die Bedingungen der geschlechtlichen Differenzierung

Autor: Witschi, E.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-90349

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 13.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

dass im allgemeinen säulige, stengelige bis nadelige Gesamtausbildung resultiert.

Sowohl vom planaren hexagonalen als auch vom planaren tetragonalen Typus lassen sich Übergänge zu den entsprechenden axialen Modalitäten finden. Der Mitteltypus der pseudotetragonalen bzw. tetragonalen Reihe ist der pseudokubische bzw. kubische Typ, während der Mitteltyp der hexagonalen Entwicklungsreihe nur als isometrische Ausbildung ohne neue Symmetriequalitäten zur Geltung kommt.

Wie sich im einzelnen diese vergleichend morphologische Systematik des Kristallreiches ausbauen lässt, kann hier nicht mehr erörtert werden, der Vortrag selbst gab die Möglichkeit, an Hand von Lichtbildern verschiedene Gesetzmässigkeiten zu erläutern.

La théorie de la dérive des continents

par

E. Argand, Neuchâtel

Kein Autoreferat eingegangen.

Die Bedingungen der geschlechtlichen Differenzierung

(Autoreferat)

von

E. Witschi, Basel

Als ich von unserm Herrn Jahrespräsidenten eingeladen wurde, über die Bedingungen der geschlechtlichen Differenzierung zu sprechen, war ich mir klar, dass ich dieses Problem nicht in seiner ganzen Ausdehnung würde behandeln können. Ich habe mir vorgenommen, mein Thema nach zwei Seiten hin zu begrenzen. Ich werde nur über die primäre Geschlechtsdifferenzierung sprechen und die Frage der Zuordnung der sekundären Geschlechtsmerkmale ganz beiseite lassen. Ferner werde ich mich zur Hauptsache mit der geschlechtlichen Differenzierung der Wirbeltiere befassen, weil ich hier über die meisten eigenen Erfahrungen verfüge.

Mit der Frage „Bub oder Mädchen?“ erwarten Mutter und Vater den Familienspross, und mit ihrer Lösung bei der Geburt entscheidet sich die erste grosse Schicksalsfrage im Leben des jungen Erdenbürgers. Was immer im späteren Leben an tiefgreifenden Ereignissen an ihn herantreten mag — ausser schwersten Allgemeinerkrankungen gewinnt keines mehr eine ähnliche Bedeutung für seine gesamte körperliche und geistige Struktur.

Obschon das Zahlenverhältnis der Geschlechter beim Menschen und bei der Mehrzahl der getrenntgechlechtigen Pflanzen und Tiere mit dem des Mendelschen Rückkreuzungsfalles übereinstimmt, ist es nicht leicht, den Erbgang der geschlechtsbestimmenden Faktoren direkt zu verfolgen und damit festzustellen, welches Geschlecht das digametische sei. Im Jahre 1907 ist das CORRENS zum erstenmal bei der Zaunrübe gelungen, und vor drei Jahren konnte der Vortragende in analoger Weise ein entscheidendes Experiment an einem Wirbeltier ausführen, nämlich an unserem gewöhnlichen braunen Grasfrosch. Das Experiment wurde dadurch ermöglicht, dass ein Froschweibchen gefunden wurde, welches in Geschlechtsumwandlung begriffen war und deshalb in seinem Ovar auch Spermien produzierte. Nun wurden die Eier eines normalen Davoser Froschweibchens in zwei Portionen geteilt, wovon die erste mit dem Sperma des zwittrigen Weibchens besamt wurde, die zweite dagegen mit Sperma eines normalen Davoser Männchens. Die erste Kombination ergab eine uniforme Nachkommenschaft, nämlich 182 ♀. Wir ersehen daraus, dass die beiden Weibchen nur eine Gametensorte gebildet haben. Die Erwartung, dass also die Männchen digametisch seien, bestätigt der Parallelversuch, denn er ergab 128 ♀ + 128 ♂. Also genau das Verhältnis der Geschlechtsnorm.

Die Digametie des einen Geschlechts kann aber auch nach anderen, indirekten Methoden bestimmt werden, z B. mit Hülfe der geschlechtsgebundenen Erbfaktoren. Beim Menschen fehlt uns die Möglichkeit, direkt über die Geschlechtsfaktoren Aufschluss zu erhalten. Aber ihr Vererbungsgang wird offenbar, sobald sich an sie eine charakteristische Erbeigenschaft wie die Farbenblindheit ankoppelt. Mit Hülfe einer solchen Markierung ist der Nachweis erbracht worden, dass auch beim Menschen der Mann digametisch ist.

In weiteren Fällen gelingt es, mit Hülfe des Mikroskopes die Digametie zu erkennen. Sehr leicht z. B. bei der Heuschrecke Oedipoda. Während die Weibchen 24 Chromosomen haben, besitzen die Männchen nur 23. Wenn bei der Keimzellbildung diese Zahlen auf die Hälfte reduziert werden, so erhalten, wie leicht ersichtlich, die Eier alle 12, die Spermien jedoch zur Hälfte 12 bzw. 11 Chromosomen. Auch hier ist das Männchen digametisch.

Zusammenfassend sehen wir, dass die dem Verhältnis 1 : 1 angenäherte Geschlechtsproportion dadurch zustande kommt und durch die Generationenfolgen sich erhält, dass das eine Geschlecht in der Reduktionsteilung zwei Sorten von Keimzellen in gleicher Zahl produziert. Sie unterscheiden sich primär: im geschlechtsbestimmenden Erbfaktor, sekundär: in angekoppelten beliebigen Erbfaktoren und in den mikroskopisch erkennbaren Chromosomenverhältnissen. Der Kürze wegen will ich die weibchenbestimmenden Keimzellen als Gynogameten, die männchenbestimmenden als Androgameten bezeichnen.

Auf die einfachste Formel gebracht können wir also sagen, das Geschlecht des Individuums hängt davon ab, ob bei der Befruchtung ein Gynospermium oder ein Androspermium ins Ei eindringt und mit

dem Eikern sich vereinigt. Sie sehen, dass demnach die willkürliche Geschlechtsbestimmung auf das Problem hinausläuft, die beiden Spermiensorten zu trennen. Die Schwierigkeit dieser Aufgabe erhellt am besten aus der Tatsache, dass es rein unmöglich ist, sie im lebenden Zustand unter dem Mikroskop zu unterscheiden. Die Sonderung kann also höchstens durch Ausnützung von physiologischen Unterschieden gelingen. Und das war in der Tat in zwei Fällen auch schon möglich. Bei der getrenntgeschlechtlichen Lichtnelke hat CORRENS festgestellt, dass die Pollenschläuche der weibchenbestimmenden Pollenkörner rascher zu den Eizellen vorwachsen als die der männchenbestimmenden. Durch geschickte Ausnützung dieser Differenz ist es ihm gelungen, die Geschlechtsproportion in weitem Masse willkürlich zu bestimmen.

Wir erinnern uns nun, dass beim Menschen kein vollkommenes Gleichgewicht zwischen den Geschlechtern besteht, sondern dass auf 100 Mädchengeburten etwa 106 Knaben kommen. Durch Einbeziehung der Daten, welche sich auf die Totgeburten beziehen, wurden für die Knaben sogar Ziffern von 125 und mehr errechnet. Heute dürfen wir in Analogie zum CORRENSschen Experiment annehmen, dass diese Abweichung auf der grösseren Schnelligkeit der Androspermien beruht.

Der Gedanke liegt nahe, diese physiologische Differenz für die Trennung der Gametensorten zu benützen. A. BLUHM hat auch bereits dahinzielende Versuche mit weissen Mäusen angestellt. In Würfen mit normalen Männchen erhielt sie auf 100 ♀ 94 ♂. Wurden die gleichen Männchen einer dosierten Alkoholnarkose unterworfen, so stieg die Männchenziffer auf 129. Bei der Rückkehr zur Abstinenz sank sie wieder auf die Norm zurück.

Wir haben bis dahin immer nur Männchen und Weibchen als Geschlechter in Betracht gezogen. Sie wissen, dass daneben oft als drittes die Hermaphroditen gestellt werden, die indessen eigentlich nur die Vereinigung der beiden Geschlechter auf einer Person darstellen. In der Natur finden wir Zwittertum und Geschlechtertrennung oft bunt, scheinbar regellos gemischt. In manchen Gruppen wird es jedoch ohne weiteres ersichtlich, dass sich die Eingeschlechtigkeit stammesgeschichtlich aus dem Hermaphroditismus heraus entwickelt hat. Nirgends kommt das wohl deutlicher zum Ausdruck als gerade in der Reihe der Wirbeltiere. Wenn wir bis zu ihren primitivsten Urformen hinabsteigen, so finden wir dort unter den Tunicaten den Hermaphroditismus allgemein verbreitet. Auch unter den Fischen gibt es noch richtige Zwitter. Beim Schriftbarsch soll sogar die spontane Selbstbefruchtung beobachtet worden sein. Ein anderer mariner Fisch, die Myxine, ist nach NANSEN ein protandrischer Zwitter. Unter vielen Fischen beobachtet man dann als Übergang zur Geschlechtertrennung einen rudimentären Hermaphroditismus, der sich namentlich auf Jugendstadien geltend macht. Darüber ist neuerdings von OKKELBERG für Petromyzonten und von GRASSI und d'ANCONA für den Flussaal interessantes Material mitgeteilt worden. Schliesslich wird der labile Zustand der Fische durch die verschiedenen Fälle von Geschlechtsumwandlung charakterisiert, die in der letzten Zeit beschrieben worden sind.

Gehen wir im System aufwärts zu den Amphibien, so finden wir keine normal zwittrigen Arten mehr. Aber Reste des Zwittertums sind noch weit verbreitet. Schon lange bekannt ist der rudimentäre Hermaphroditismus der Krötenmännchen. Bei den Larven entwickelt sich zuerst der vordere Keimdrüsenabschnitt zu einem relativ grossen Ovar. Erst später differenziert sich der hintere Teil langsam zu einem Hoden. Das rudimentäre Ovar bleibt als sog. „Biddersches Organ" dauernd erhalten. Gelegentlich findet man es stark hypertrophiert und in seiner Grösse einem weiblichen Ovar kaum nachstehend. Unabhängig voneinander haben HARMS und Frl. PONSE gefunden, dass die Ovarien der Krötenmännchen sich mächtig entfalten, wenn die Hodenabschnitte operativ entfernt werden. Wir müssen schliessen, dass die Krötenmännchen eigentlich gar keine Männchen, sondern protogyne Rudimentärhermaphroditen sind.

Unser gewöhnlicher Grasfrosch führt uns zwei Schritte weiter. Er kommt in verschiedenen geographischen Rassen vor, die ich als undifferenzierte und differenzierte bezeichnet habe. Die undifferenzierten stimmen mit den Kröten wesentlich darin überein, dass die Männchen zuerst Ovarien entwickeln. Jedoch verschwindet in der Regel die ovariale Struktur spurlos schon vor der Geschlechtsreife. Die differenzierten Rassen sind dagegen geschlechtlich vollkommen differenziert, schon von frühen Larvenstadien weg. Aber auch sie haben noch eine gewisse Labilität bewahrt, die sich darin zeigt, dass unter experimentellen Bedingungen ihr Geschlecht leicht umgestimmt werden kann. Umfangreiche Erhebungen haben ergeben, dass die alpinen und nordeuropäischen Rassen differenzierte sind, die mittelländischen dagegen undifferenzierte. Unter den undifferenzierten Rassen zeigen die Weibchen eine ausgesprochene Neigung, sich nach erlangter Geschlechtsreife noch in Männchen umzuwandeln. Sie funktionieren dann während einer geraumen Zeit als Zwitter und in zwei derartigen Fällen konnte ich künstliche Selbstbefruchtung ausführen.

Bei den höhern Wirbeltieren ist die Geschlechtertrennung vollständig durchgeführt. Hermaphroditische Erscheinungen kommen wohl ab und zu noch vor, dürfen jedoch kaum mehr als Reste des primitiven Hermaphroditismus gedeutet werden.

Ein Blick auf diese Reihe, die von den Tunicaten aufsteigend Schritt für Schritt vom Hermaphroditismus zur Eingeschlechtigkeit führt, lässt erkennen, dass das Problem der Geschlechtsbestimmung doch nicht lediglich ein einfacher Mendelfall sein kann. Es stellen sich zwei Fragen von gleichem Interesse: 1. Die erbbiologische: Welches sind die Geschlechtserbfaktoren bei Zwittern, Rudimentärhermaphroditen und Eingeschlechtigen? 2. Die entwicklungsphysiologische: Durch welche Mittel wird die geschlechtliche Differenzierung physiologisch ausgelöst?

Befassen wir uns zuerst mit den *Erbfaktoren*. Die Zwitter zeigen sowohl die männlichen als die weiblichen Eigenschaften. Es muss demnach für den männlichen Sexuskomplex ein Gen vorhanden sein und ein anderes für den weiblichen Komplex. Das erste nennen wir

Männlichkeitsfaktor (M), das zweite Weiblichkeitsfaktor (W). Da die Hermaphroditen uniforme Nachkommenschaften haben, müssen wir annehmen, dass sie in bezug auf beide Faktoren homozygot sind. Diese Annahme hat sich in einigen Fällen experimentell bestätigen lassen und darum ist die Erbformel für Hermaphroditen allgemein: $\frac{MF}{MF}$. Alle ihre Keimzellen haben die gleiche Konstitution, nämlich MF.

Die Getrenntgeschlechtigen müssen im männlichen, digameten Geschlecht wenigstens in bezug auf den Weiblichkeitsfaktor heterozygot sein. Ihre Erbformel lautet darum $\frac{MF}{M-}$. Die homozygoten Weibchen haben immer noch die Form $\frac{MF}{MF}$.

Nun ist die Formel für die Weibchen noch identisch mit der für Hermaphroditen. Warum aber wird ein Säugetier von dieser Konstitution weiblich, eine Ascidie dagegen zwittrig? Die Einführung der *quantitativen Betrachtungsweise* in die Vererbungsforschung durch Goldschmidt (1912) bedeutete einen der glücklichsten und in seinen Weiterungen fruchtbarsten Fortschritte in dieser Wissenschaft. Es ist zum wenigsten eine berechtigte Arbeitshypothese, wenn wir annehmen, die Weibchen seien durch besonders starke Weiblichkeitsfaktoren ausgezeichnet, welche die Männlichkeitsfaktoren vollständig zu unterdrücken vermögen. Natürlich besitzt der eine Weiblichkeitsfaktor des Männchens die gleiche Stärke. Er unterliegt jedoch gegenüber den zwei Männlichkeitsfaktoren. Wir treffen also für die Stärke der Faktoren die folgenden Annahmen einer quantitativen Abstufung. Es sei FF>MM>F.

Wir können kaum fehlgehen, wenn wir den Faktor F in das Geschlechtschromosom X lokalisiert annehmen, das Faktorenpaar MM dagegen in einem der Autosomenpaare.

So liegen denn die Dinge für die Zwitter einer- und die Gonochoristen anderseits vollkommen klar. Welches sind nun aber die Erbfaktoren der Zwischenformen, der Rudimentärhermaphroditen? Und wie sind sie in den Chromosomen lokalisiert? Ich habe diese Frage bei den Fröschen bearbeitet. Sie schienen mir zu einer solchen Analyse besonders geeignet, weil, wie früher erwähnt, eine Reihe verschiedener Rassen mit ungleich starker Neigung zum Hermaphroditismus bekannt geworden sind.

Die Bastardanalyse hat ergeben, dass die Androspermien einen Weiblichkeitsfaktor enthalten (f), der bei den undifferenzierten Rassen am stärksten, bei den differenzierten wesentlich schwächer ist, in allen Fällen jedoch unter dem Werte von F bleibt. Ferner hat sich gezeigt, dass der Weiblichkeitsfaktor (F) der Eier und Gynospermien zwar stärker ist als der Männlichkeitsfaktor (M), diesen jedoch nicht ebenso restlos zu unterdrücken vermag, wie das bei den getrenntgeschlechtlichen Säugern geschieht. In Formeln gefasst schreiben wir demnach für die Weibchen wiederum $\frac{MF}{MF}$, für die Männchen jedoch $\frac{MF}{Mf}$. Wenn

wir jetzt wiederum versuchen, die Faktoren in den Chromosomen zu lokalisieren, so ist klar, dass M und F sich am gleichen Ort befinden, wie bei den Gonochoristen. Wo aber ist f unterzubringen? — Da dieser Faktor mit F ein Merkmalspaar bildet, so muss er in einem Chromosom liegen, das im männlichen Geschlecht mit X ein Chromosomenpaar bildet. Bei Oedipoda gibt es kein solches Chromosom. Aber es ist bekannt, dass bei manchen Arten ein derartiger Partner vorhanden ist, der als Y Chromosom bezeichnet wird. Wie der Faktor f, so geht auch ein solches Y Chromosom stets in die Androspermie. Es handelte sich also darum, durch mikroskopische Untersuchung zu prüfen, ob ein Y im Chromosomensatz der Froschmännchen vorhanden sei. Das Resultat hat in der Tat die genetische Analyse bestätigt: Der Grasfrosch besitzt 13 Chromosomenpaare; das Paar vierter Grösse ist das XY Paar. So konnte in einem geschlossenen Kreis cytologischer und erbanalytischer Untersuchungen der Beweis erbracht werden, dass die Grasfrösche auch konstitutionell Zwischenstufen bilden zwischen den primitiven Zwittern und den höherdifferenzierten Gonochoristen.

An diese Untersuchungen schliessen sich *physiologische Experimente* an, die zur Auffassung führen, dass die Erbfaktoren, die wir als Weiblichkeits- und Männlichkeitsfaktoren bezeichnen, die Entwicklung trophischer Systeme bestimmen. Diese stellen dann das innere Milieu her für die Keimzellen oder mit andern Worten, sie schaffen die „Bedingungen der geschlechtlichen Differenzierung“.

Die Untersuchungen, über die hier vorgetragen wurde, werfen auch ein neues Licht auf die Natur der Erbfaktoren. Aus der Tatsache, dass die untersuchten Erbfaktoren nicht allseitig, sondern in bestimmter Richtung variieren, ist zu erschliessen, dass die Gene dem physiologischen Gesetz von der Wirkung der Übung und des Nichtgebrauchs unterworfen sind. Ist dieser Schluss aber richtig, so ist der Allmacht der Selektion eine Schranke gesetzt und wir erkennen ein anderes Prinzip als bedeutsamer für die Höherentwicklung von Pflanze, Tier und Mensch: Die Macht der Aktivität, der Arbeit.