

Sitzungsberichte

der

mathematisch-naturwissenschaftlichen
Abteilung

der

Bayerischen Akademie der Wissenschaften

zu München

1925. Heft I

Januar- bis Junisitzung

München 1925

Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
in Kommission des G. Franz'schen Verlags (J. Roth)



Über experimentelle Geschlechtsbestimmung bei Fröschen.

Von R. Hertwig.

Vorgetragen in der Sitzung am 13. Juni 1925.

Die schon von Pflüger vertretene, von mir und meinen Schülern Kuschakewitsch, Witschi und Eidmann experimentell begründete Lehre, daß überreife Eier bei Fröschen männliche Nachkommenschaft liefern, und zwar bei einem hohen Grad von Überreife ausschließlich männliche, hat in der Neuzeit von Seiten Wagners und Swingles Widerspruch erfahren. Obwohl die Gründe, welche von den genannten beiden Autoren gegen die Lehre geltend gemacht worden sind, schon von E. Witschi eine sachgemäße Widerlegung erfahren haben, hielt ich es doch für angebracht, durch weitere Experimente meine früheren Angaben aufs neue zu prüfen.

Dazu kam ein zweites Moment, um mich zu veranlassen, meine Zuchtversuche neuerdings aufzunehmen. Wie ich schon früher hervorgehoben habe, gibt es bei *Rana esculenta*, meinem Versuchsobjekt, zwei Rassen, die sich in der Entwicklung ihrer Geschlechtsorgane erheblich unterscheiden, bei der einen Rasse, die in der Umgegend von München verhältnismäßig selten ist, differenzieren sich die Geschlechtsorgane sehr frühzeitig, so daß man bei Larven, bei denen die Hinterbeine eben angelegt sind, Hoden und Ovarien sehr deutlich unterscheiden kann. Bei der zweiten Rasse kann man nach dem Aussehen der Gonaden mit Lupenbetrachtung bei ausmetamorphosierten Tieren, oft sogar bei 1½-jährigen Fröschen Männchen und Weibchen noch nicht unterscheiden. Auch die mikroskopische Untersuchung von Querschnitten führt, zunächst wenigstens, so lange wir über das Vor-

kommen von x Chromosomen nichts wissen, zu keinen sicheren Resultaten. Ich werde auf diese Beschaffenheit zum Schluß meiner Arbeit noch einmal zurückkommen und werde dann auch die Frage besprechen, in welchem Verhältnis der von mir als Indifferenz bezeichnete Zustand des Geschlechtsapparats zu dem zuerst von Pflüger bei *Rana temporaria* beschriebenen Hermaphroditismus steht. Für das Folgende genügt es zunächst, daß ich die beiden Rassen als differenzierte und indifferente unterscheiden werde.

Ein derartiges indifferentes Pärchen hatte mir 1920 interessantes Material geliefert, über das ich schon vor 3 Jahren berichtet habe. Bei der ersten normalen Befruchtung erhielt ich ausschließlich indifferente Fröschechen; bei der Überreifekultur (Überreife von 68 Stunden) lieferte die Abtötung von Kaulquappen mit gut entwickelten Hinterbeinen 50% Larven mit Hoden und 50% mit indifferenten Gonaden. Spätere Abtötungen meist aus metamorphosierter Fröschechen bestanden fast ausschließlich aus Männchen (303 ♂ : 45 ♀). Ich schloß daraus, daß Überreife nicht nur die Umbildung von Weibcheneier zu Männcheneier begünstigt, sondern auch die Differenzierung der von Haus aus männlich veranlagten Eier zu Männchen beschleunigt. In dem zur Zucht benutzten Überreifematerial konnte man infolge des letzterwähnten Umstandes auf früheren Entwicklungsstadien noch zweierlei Tiere unterscheiden: primäre Männchen, die sich frühzeitig sexuell differenzierten, und primäre Weibchen (Indifferente), die sich später infolge der Überreife sekundär zum größten Teil zu Männchen umbildeten.¹⁾

Mir lag es nun daran, das vor 3 Jahren gemachte Experiment zu wiederholen. Dazu schienen mir zwei auf den Höhen des Isartals gelegene Fundstätten besonders geeignetes Material liefern zu können: die Torfgräben von Höhenrain und 3 kleine Tümpel bei Walchstadt. Obwohl beide Fundstätten keinen Kilometer weit auseinander liegen, unterscheiden sie sich gleichwohl

¹⁾ Ich habe den in Rede stehenden Fall in meiner früheren Arbeit als ein Beispiel metagamer Geschlechtsbestimmung bezeichnet. Diese Bezeichnung ist nicht richtig. Da die Überreife schon vor der Befruchtung wirkt und daher das Schicksal der Eier schon progam entschieden ist, handelt es sich nur um eine metagam zur Auswirkung gelangende progame Geschlechtsbestimmung.

in ihrer Froschfauna. Die Höhenrainer Pärchen lieferten bei meinen Zuchten ausschließlich indifferentes Material, die Walchstädter Pärchen fast nur differenzierte Fröschen. Dieselben Unterschiede stellten sich auch bei jungen Fröschen heraus, die ich wiederholt im Herbst an den beiden genannten Fundstätten aufsammeln ließ. Nur von Walchstadt erhielt ich, wenn auch selten, indifferente Formen, vielleicht aus den Höhenrainer Torfgräben zugewanderte Tiere. Ein derartiges Beispiel war wahrscheinlich das Pärchen, dessen Zuchtergebnisse den Ausgangspunkt zu den vorliegenden Untersuchungen bildeten.

Ich habe nun im Jahre 1923 methodische Kreuzungen der beiden Rassen unternommen und sie mit Überreife kombiniert in der Hoffnung, ähnlich günstiges Material wie das vor drei Jahren zu erhalten. Um Copulae zu erhalten, benutzte ich 4 große Aquarien, in denen 1. Höhenrainer Weibchen mit Höhenrainer Männchen, 2. Höhenrainer Weibchen mit Walchstädter Männchen, 3. Walchstädter Weibchen mit Walchstädter Männchen, 4. Walchstädter Weibchen mit Höhenrainer Männchen zusammengebracht wurden. Wie die beifolgende Übersicht lehrt, gelangen die ersten drei Kombinationen und zwar lieferten die Kombinationen 1 und 3 je 2 Copulae, die Kombination 2 im ganzen 3 Copulae, während Kombination 4 nicht zu Stande kam, was aber wohl nur als ein Zufall anzusehen ist. In den Fällen, in denen keine Bastard-Copula vorlag, wurde wenigstens bei der Überreifekultur, bei der künstliche Befruchtung durchgeführt wurde, auch Bastardierung vorgenommen. Das war auch bei Kultur V der Fall, bei der jedoch das Eimaterial schon so gelitten hatte, daß nur sehr wenige Fröschen sich erzielen ließen.

Bei einigen Kulturen wurde außer der letzten künstlichen Befruchtung noch eine mittlere natürliche Begattung versucht; sie hatte auch bei den Kulturen II, III, VI, VIII Erfolg, indem eine Copula zu Stande kam, nachdem Männchen und Weibchen wieder zusammengesetzt waren. Immerhin ergab sich dabei eine Störung des Laichgeschäfts, indem die ersten Eierpackete unbefruchtet abgesetzt wurden und erst das dritte oder vierte sich entwickelte. Die offenbar infolge eines Versagens des Männchens unbefruchtet gebliebenen, in einigen Fällen sehr zahlreichen Eier habe ich bei den Angaben über das nicht zur Entwicklung ge-

langte Material ($M =$ Mortalitätsziffer) nicht in Anschlag gebracht. Bei den Zuchten, bei denen künstliche Befruchtung angewandt worden war, blieb auch ein mehr oder minder großer Prozentsatz der Eier unentwickelt. Hier ließ sich nicht feststellen, ob sie befruchtet worden waren und trotzdem sich nicht furchten oder ob infolge einer Schädlichkeit das Eindringen der Spermatozoen verhindert wurde. Es kommt ja vor, daß die Gallerthüllen der Eier, sei es durch Zutritt von Blut oder Lymphe, sei es durch anderweitige Flüssigkeiten angequollen sind. Solche Eier sind nicht mehr zu befruchten, da die Spermatozoen die Eihüllen nicht zu durchdringen vermögen. Bei vielen Eiern war letzteres sicherlich der Fall, da manchenmal mitten zwischen gut entwickelten Eiern ganze Packete bei der Entwicklung ausblieben. Da es sich nicht entscheiden ließ, was Ursache für das Ausbleiben der Entwicklung war, habe ich derartige Eier der Mortalitätsziffer zugerechnet. Letztere ist daher bei allen künstlichen Befruchtungen (und das gilt eben für die Überreifekulturen) unzweifelhaft zu hoch gegriffen. Um hier eine Korrektur eintreten zu lassen, habe ich eine zweite Mortalitätsziffer in Klammern beigefügt; sie nimmt als Ausgangspunkt die Zahl der aus den Eihüllen ausgeschlüpften Larven. Im übrigen war die Kulturführung dieselbe, wie ich sie früher schon beschrieben und wie sie auch von Kuschakewitsch und Witschi eingehalten wurde. Die großen Sammelaquarien, in denen die Frösche gehalten wurden, wurden gut überwacht, bis sich eine Copula entwickelt hatte. Diese wurde dann in einem kleineren Aquarium isoliert. Man muß sich hüten, die Isolation zu früh vorzunehmen, da frische Vereinigungen leicht wieder auseinander gehen. Aber auch bei der größten Vorsicht kann dieser Mißerfolg eintreten, da es selbst nach Stunden noch zu einer Trennung der Pärchen kommen kann; Männchen und Weibchen können dann nach einiger Zeit sich von neuem vereinigen. In vielen Fällen kann sich Trennung und Wiedervereinigung mehrfach wiederholen. Meistens ist dann ein Mißerfolg zu verzeichnen, wenn auch nicht in allen Fällen.

In der Literatur finden sich Angaben — sie wurden neuerdings in einer die Biologie von *Rana esculenta* behandelnden Arbeit wiederholt — daß im Gegensatz zum Grasfrosch der Wasserfrosch in der Gefangenschaft keine Copulae liefere. Das ist nicht richtig.

Fast das gesamte von mir im Laufe der Jahre benutzte Material bestand aus Copulae, die nicht im Freien gebildet waren. In dem Jahr, auf welches sich die folgenden Mitteilungen beziehen (1923), wurden die Frösche zu einer Zeit aufgesammelt, in der im Freien überhaupt noch keine Copulae gebildet waren.

Ich wende mich nun zur Besprechung der im Jahre 1923 erzüchteten Kulturen. Die Resultate derselben habe ich in einer tabellarischen Übersicht zusammengestellt, zu deren Erläuterung ich noch einige Bemerkungen zu machen habe. Im ganzen handelt es sich um 7 Kulturen, die ich als I—VII bezeichnet und in der ersten Kolumne der Tabelle ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge nach unter Zusatz der Daten der ersten Eiablage angeordnet habe. Jeder Angabe ist beigefügt, woher Männchen und Weibchen stammen, ob aus Walchstadt (W) oder Höhenrain (H). In der zweiten Kolumne findet der Leser, wie viel Männchen (σ^7), Weibchen (φ) und Indifferente (I) in den ersten normalen Gelegen enthalten waren. Unter den Indifferenten sind getrennt aufgeführt die Formen, deren Geschlechtsdrüsen schon etwas dem Ovar (I φ) oder dem Hoden (I σ^7) ähnelten. Die dritte Rubrik gibt das Sexualverhältnis der Fälle, in denen durch erneute Vereinigung von Männchen und Weibchen eine zweite normale, wenn auch verspätete Befruchtung ermöglicht wurde, die vierten und fünften, bei einigen Kulturen auch sechsten Rubriken beziehen sich auf künstliche Befruchtungen. Jeder Angabe über verspätete Befruchtung ist die Stundenzahl beigefügt, welche seit der ersten normalen Befruchtung verflossen ist und den Grad der Überreife der Eier ermessen läßt.

Bei den künstlichen Befruchtungen wurde von der Möglichkeit Gebrauch gemacht, außer dem Männchen der Normalkultur (Rubrik 4) auch andere Männchen zu verwenden. Bei diesen war es dann notwendig, anzugeben, ob das betreffende Männchen von Höhenrain oder Walchstadt stammte.

Bei der Kultur III z. B. wurde bei der künstlichen Befruchtung das Material, das sich noch im Uterus des Weibchens vorfand, in drei Portionen geteilt, die erste Portion wurde mit dem von Walchstadt stammenden Männchen der Normalkultur befruchtet, die zweite und dritte Portion mit zwei verschiedenen Höhenrainer Männchen. Das gleiche war bei der Kultur II der

Fall; nur wurden die beiden Höhenrainer Kulturen nicht getrennt aufgezogen. Dieses Verfahren ermöglichte es, Bastardkulturen zu erzielen, auch in den Fällen, in denen sich von Haus aus Männchen und Weibchen gleicher Herkunft vereinigt hatten.

Allen Angaben über das Sexualverhältnis der einzelnen Sonderzuchten sind Prozentzahlen beigefügt. Diese beziehen sich auf die Verluste, die bei den Kulturen eingetreten waren, worüber schon oben das Nötige gesagt wurde.

Eine Bemerkung muß ich noch rücksichtlich der verhältnismäßig geringen Zahlen der erzüchteten Tiere machen. Sie betragen von Anfang bei den meisten Kulturen mehrere Hundert. Die Unmöglichkeit, diese enormen Mengen bei den engen Verhältnissen des Münchener zoologischen Instituts in einer die Kultur nicht schädigenden Weise unterzubringen, nötigte zu folgendem Reduktionsverfahren. So lange die Larven noch in den Eihüllen eingeschlossen waren, wurde das gesamte Material aufgezogen. Unter den ausgeschlüpften Larven wurde dann eine Reduktion zunächst auf 2—300 Exemplare je nach dem anfänglichen Umfang des Materials vorgenommen. Beim Heranwachsen der Larven wurde ihre Zahl auf 150, später auf 120 vermindert. Bei einigen Kulturen war eine Reduktion überflüssig, da von Anfang niedrige Zahlen gegeben waren. Beim Feststellen des Prozentverhältnisses der zur Untersuchung gelangten Formen, resp. der abgestorbenen Tiere (M der tabellarischen Übersicht) wurden selbstverständlich die Verluste vor der endgiltigen Reduktion auf 120 Tiere prozentual in Anrechnung gebracht.

Wenn wir nun die in der Übersicht zusammengestellten Resultate überblicken, so ergibt sich, daß der Zweck, dessen halben ich die Kulturen angesetzt hatte, nicht oder wenigstens nur sehr unvollständig erreicht worden ist. Von sämtlichen Normalbefruchtungen zeigte nur Kultur I, bei der Weibchen und Männchen aus Höhenrain stammten, den gewünschten indifferenten Charakter: 60 Individuen waren völlig indifferent und nur bei wenigen Tieren besaßen die Gonaden Anklänge an Hoden (21 I ♂) oder Ovarien (18 I ♀). Bei der Überreifekultur war die geschlechtliche Differenzierung etwas ausgesprochener; auch zeigte sich, daß diese Differenzierung dem männlichen Geschlecht in höherem Maße zu Gute gekommen war, insofern auf 22 ♂ nur 1 ♀ mit schwachem

I. 10./5. H ♀ H ♂	Ia: 21 I ♂, 66 I, 18 I ♀, M 33% (24%) bräunlich	Ib, 74 St.: 22 ♂, 24 I ♂, 28 I, 11 I ♀, 1 ♀, M 50% (30%) bräunlich	Ic, 74 St., H ♀, W ♂: 58 ♂, 6 I ♂, 3 I ♀, 22 ♀, M 40% (33%) 1/2 bräunlich, 1/2 grün
II. 10./5. W ♀ W ♂	IIa: 53 ♂, 52 ♀, 2 I, M 16% (14%) grün	IIb, 48 St.: 41 ♂, 43 ♀, 1 I, M 30% (30%) grün	IIc, 74 St., W ♀, H ♂: 27 ♂, 24 I ♂, 300 I, 67 I ♀, 28 ♀ grün
III. 11./5. W ♀ W ♂	IIIa: 43 ♂, 64 ♀, M 25%	IIIb, 49 St.: 39 ♂, 19 ♀, M 25% 1/3 bräunlich, 2/3 grün	IIIc, 78 St., W ♀, H ♂: 37 ♂, 59 I, M 50% (40%) 3/4 bräunlich, 1/4 grün
IV. 15./5. H ♀ W ♂	IVa: 50 ♂, 31 ♀, M 33% (33%)	IVb, 76 St.: 60 ♂, 2 ♀, 6 I ♀, M 40% (22%)	III d, 78 St., W ♀, H ♂: 80 ♂, 16 ♀, 2 I, M 25% (10%) grün
V. 27./5. H ♀ H ♂	Va: 74 ♀, M 40% (40%)	Vb, 52 St.: 80 ♀, 8 ♀ M 50% (50%)	Vc, 106 St.: 2 ♂, 2 I ♂, 3 I ♀, 2 ♀, grünlich schwarz 1 ♀ I intensiv span- grün
VI. 27./5. H ♀ W ♂	VIa: 51 ♂, 60 ♀, M 19,5% (15%) grün	VIb, 71 St.: 42 ♂, 58 ♀, 2 I, M 49% (41%) grün	Vd, 106 St.: 2 ♂, W ♂: 3 ♂, 7 I ♂, 1 ♀ I intensiv span- grün
VII. 27./5. H ♀ W ♂	VIIa: 71 ♂, 61 ♀, 4 I M 0% (0%)	VIIb, 43 St.: 67 ♂, 54 ♀, M 28% (25%)	Ve, 106 St., H ♀, W ♂: 3 ♂, 7 I ♂, 1 ♀ I intensiv span- grün
		VIIc, 85 St.: 71 ♂ 13 ♀, M 50% (45%)	Vf, 100 St.: 38 ♂, 12 ♀, 2 ♀ M 73% (58%) grün H ♂: 5 ♂, 6 I

Ovar entfiel. Das steht in Übereinstimmung mit meinen früheren Angaben, daß durch Überreife eine Beschleunigung der männlichen Differenzierung erzielt wird. Aber die Sonderung in 50% Tiere, die frühzeitig ausgesprochene Männchen sind, und 50% Indifferente, die erst allmählich und sekundär zu Männchen werden, war nicht erkennbar, auch wenn man das abgetötete Material in folgender Weise in zeitlich verschiedene Gruppen bringt: 1. Abtötungen im Juli: 9 ♂, 16 I ♂, 2. im August: 9 ♂, 5 I ♂, 8 I, 1 I ♀, 3. im September: 4 ♂, 5 I ♂, 13 I ♀, 1 ♀. Trotzdem es sich um eine Überreife von 74 Stunden handelte, war die Wirkung nicht ausreichend, um den gewünschten Effekt zu erzielen. Das geht auch aus der parallel geführten Bastardkultur hervor. Ein Teil des überreifen Eimaterials war mit Samen eines Walchstädter Männchens befruchtet worden; daher war ihm frühzeitige sexuelle Differenzierung induziert worden. Das Resultat war 58 ♂, 6 I ♂, 3 I ♀, 22 ♀, oder wenn man nach ihrer Tendenz die Indifferenten aufteilt: 64 ♂ : 25 ♀, was meinen früheren Erfahrungen nach einem mäßigen Grad von Überreife entsprechen würde.

Die zweite rein Höhenrainer Kultur zeigte so eigentümliche Verhältnisse, daß ich sie etwas ausführlicher besprechen muß. Das an Größe die meisten übrigen übertreffende Pärchen (♀ 7,7 cm, ♂ 6,3 cm, Maße von der Spitze der Schnauze bis zum Ende des Os coccygis genommen) wurde am 26./5. Abends 10 Uhr 30 Min. isoliert und setzte am folgenden Abend 7 Uhr 27./5. große Eierhaufen (Va) ab. Trotzdem es vom Männchen getrennt und im Kühlen aufbewahrt wurde, fuhr das Weibchen im Eierlegen fort. Bei erneuter Vereinigung mit dem Männchen am 29./5. lieferte es 11 Uhr Abends 3 riesige Eipackete, von denen eines gar nicht, die beiden anderen nur zum Teil angingen (Vb). Da das Weibchen nach abermaliger Trennung fortgesetzt viel Eier ablegte, wurde am 31./5. 11 Uhr früh die künstliche Befruchtung mit dem gleichen Männchen ausgeführt (Vc). Ein großer Teil der Eier wurde im Uterus in feuchter Kammer aufbewahrt und am Nachmittag 5 Uhr noch zu zwei Befruchtungen benutzt, von denen die eine abermals mit dem gleichen Männchen (Vd), die andere mit dem Walchstädter Männchen der Kultur VI ausgeführt wurde (Ve).

Daß die beiden letzten Kulturen sehr ungünstige Resultate ergaben, ist begreiflich. Von den ca. 120 Eiern der Kultur Vd

lieferten 20 Embryonen, von denen nur 11 ausschlüpften. Auch von diesen entwickelten sich nur 9 so weit, daß sie auf ihr Geschlecht untersucht werden konnten. Etwas besser ließ sich die Kultur V_e an, wie denn überhaupt alle von Walchstädter Männchen befruchteten Eier, auch wenn sie von Höhenrainer Weibchen stammten, sich besser entwickelten, als wenn zur Befruchtung ein Höhenrainer Männchen benutzt worden war. Von 220 Eiern lieferten 38 Embryonen, 18 Larven schlüpften aus; von ihnen konnten 11 auf ihr Geschlecht untersucht werden.

Aber nicht nur diese extremen und unter besonders ungünstigen Verhältnissen erhaltenen Spätbefruchtungen ergaben schlechte Resultate, sondern auch alle übrigen 5 Kulturen, selbst die Normalbefruchtung V_a; sie lieferte bei 40% Sterblichkeit nur 74 Tiere, die sich äußerst ungünstig züchteten. Von diesen 74 Tieren waren, als sie abgetötet wurden, nur 20 ausmetamorphosierte, ganz verkümmerte Exemplare, 8 hatten Vorder- und Hinterbeine und Ruderschwanz. Alle übrigen waren Kaulquappen, vielfach noch mit ganz rudimentären Hinterbeinen, obwohl mehr als $\frac{2}{3}$ des Materials erst in der Zeit vom September bis Anfang Dezember abgetötet wurde. Wie langsam die Entwicklung Fortschritte machte, mögen zwei Abtötungen lehren; die eine vom 5. September bestand aus 20 Tieren. Von ihnen hatte keines Vorderbeine, 1 kräftige, 6 mäßig starke Hinterbeine; bei den 13 übrigen waren die Hinterbeine sehr klein, vielfach kaum zu erkennen. Die zweite Abtötung, mit welcher die Kultur am 5. Dezember abgeschlossen wurde, bestand aus 9 Kaulquappen, von denen vier leidlich kräftige, fünf weitere kleine Hinterbeine besaßen. Dieses Resultat ergab sich nach einer Züchtungsdauer von fast $6\frac{1}{2}$ Monat. Noch langsamer und kümmerlicher war die Entwicklung bei den Kulturen V_b und c.

Was aber an den Kulturen V_a—c am auffälligsten war, ist der Umstand, daß sie fast nur aus Weibchen bestanden. Rein weiblich waren die Kulturen a und b (die mit einem Fragezeichen versehenen Exemplare waren abgestorbene Tiere, die so sehr ausgefault waren, daß die Gonaden nicht mehr erkennbar waren). Der weibliche Charakter überwog auch noch in der Kultur V_c, also bei einer Überreife von 100 Stunden. Immerhin war hier schon eine Verschiebung nach der männlichen Seite eingetreten,

indem sich zu den 26 Weibchen 18 Indifferente und 1 Männchen hinzu gesellten. Diese Verschiebung nach der männlichen Seite ist noch ausgesprochener in den Kulturen Vd und noch mehr in Ve, wobei zu beachten ist, daß bei letzterer ein Walchstädter Männchen verwandt wurde.

Was die Beschaffenheit der Ovarien anlangt, so war diese allerdings eine eigentümliche. Auch bei metamorphosierten Tieren waren es keine krausenartig gefaltete Platten, sondern zylindrische wurmförmig gewundene Organe, bei allen Tieren sehr gleichförmig ausgebildet, so daß zwischen jungen Kaulquappen, namentlich den Kaulquappen, die in vorgerückter Jahreszeit abgetötet waren, und den ausmetamorphosierten Fröschen kein großer Unterschied vorhanden war. Man gewann den Eindruck, als ob die Entwicklung der Ovarien unabhängig von der Entwicklung des übrigen Körpers verlief.

Die eigentümliche Form der Ovarien, welche ich hier beschrieben habe, habe ich bei meinen zahlreichen Kulturen von *Rana esculenta* auch in früheren Jahren öfters angetroffen. Ich habe über sie im Jahre 1912 berichtet. Es waren die Kulturen Tabelle II: ♀ III c, ♂ 3 b, Tabelle III: ♀ II b gepaart mit ♂ 2 e und 4, ♀ II a mit ♂ 4, ferner Tabelle III B: ♀ III c mit ♂ 3 b. In allen diesen Fällen handelte es sich um normalreife Tiere, die aus Gegenden stammten, in denen die indifferente Rasse vorherrschte (Irschenhausen und Lochhausen) oder allein vorkam (Dorfen). Eine rein weibliche Kultur, wie ich sie im Jahre 1923 erzielt hatte, war nur eine dabei; bei den anderen waren einige wenige

1) Die in Rede stehenden Kulturen hat Witschi (1922 a, S. 54, Anm. 1) bei seinen theoretischen Besprechungen der Sexualitätsverhältnisse der Frösche auch berücksichtigt. Er rechnet dabei die Weibchen mit den eigentümlichen, walzenförmigen Ovarien zu den Indifferenten, da sie keine „Vollweibchen“ seien. Ich kann mich mit dieser Auffassung nicht einverstanden erklären; zwischen den Formen der Geschlechtsdrüsen, die ich als indifferent bezeichne, und den walzenförmigen Ovarien ist ein ganz bedeutender Unterschied, während letztere mit frühen Entwicklungsstadien der typischen Ovarien übereinstimmen. Die Verschiedenheit der von Witschi und mir gewählten Bezeichnung hängt übrigens mit einer Verschiedenheit der Deutung der indifferenten Zustände der Gonaden zusammen. Witschi erklärt alle indifferenten Gonaden für Ovarien, die aber die Umbildungsfähigkeit zu Hoden noch besitzen. Ich komme auf diese Unterschiede in der Auffassung noch einmal zurück.

Männchen oder Indifferente dazwischen. Ich habe damals die zylindrischen Ovarien histologisch untersucht und fand als Unterschied zu den normalen, krausenartig gefalteten Blätterovarien, daß in ihnen die Eier kleiner, dafür aber um so zahlreicher vorhanden waren. Da es mir damals darauf ankam, festzustellen, in wie weit auch die Spermatozoen auf die Beschaffenheit der Geschlechtsorgane einen Einfluß ausüben, hatte ich nur normalreife Eier zur Kultur verwandt, dagegen die durch Überreife hervorgerufenen Veränderungen außer Acht gelassen.

Ich hatte gehofft, daß die Kreuzung Höhenrainer Weibchen mit Walchstädter Männchen (Kulturen IV, VI, VII) einen labilen indifferenten Typus liefern würde, bei dem es gelingen möchte, durch Überreife Ähnliches zu erzielen, wie ich es im Jahre 1920 beobachtet hatte. Aber auch diese Hoffnung ging nicht in Erfüllung. Die erzüchteten jungen Fröschen waren in allen Kulturen wie reines Walchstädter Material sexuell differenziert.

In der Tabelle sind noch 3 überreife Bastardkulturen aufgeführt: überreife Eier von Walchstädter Herkunft mit Samen von Höhenrainer Männchen. In zwei dieser Kulturen wirkte sich die Neigung des Höhenrainer Materials zur Indifferenz aus, in der einen sogar so stark, daß fast nur indifferente Formen gebildet wurden (Kultur II d). Es handelte sich um ein sehr reiches Material, bei dem zwei Höhenrainer Männchen benutzt und eine Reduktion der Kulturen nicht vorgenommen wurde. Daher die außergewöhnlich großen Zahlen. Ausgesprochene Männchen und Weibchen waren hier in nahezu gleicher Anzahl vorhanden (27 ♂, 28 ♀). Unter den Indifferenten mit weiblicher, resp. männlicher Tendenz überwogen sogar die ersteren (24 I ♂, 67 I ♀). Auch hier ließ sich aus der überreifen, rein Walchstädter Kultur (II c) erschließen, daß die Überreife von 74 Stunden nicht genügt hatte, um eine nennenswerte Verschiebung des Sexualitätsverhältnisses zu bewirken. Denn dem Sexualverhältnis der Normalkultur (53 ♂ : 52 ♀) steht ein Sexualverhältnis der Überreifekultur mit 57 ♂ : 46 ♀ gegenüber, eine relative Zunahme der Männchen, die aber so geringfügig ist, daß sie nicht in die Wagschale fällt.

Die zweite Kultur, in der eine Beeinflussung des Walchstädter Eimaterials durch Höhenrainer Spermata erzielt wurde, ist die Kultur III d. Sie erinnert unter den aus dem Jahre 1923

stammenden Zuchten noch am meisten an die merkwürdige Kultur des Jahres 1920, welche Ausgangspunkt für meine neueren Versuche gewesen ist. Denn sie bestand nur aus Männchen und Indifferenten. Allerdings von dem charakteristischen Zahlenverhältnis der ersteren ist auch bei ihr noch keine Rede. Denn trotz der Überreife von 78 Stunden ergab die Summe sämtlicher Abtötungen noch nicht das Verhältnis $50\% \sigma : 50\% I$, welches bei jener schon am Anfang der Überreifekultur erreicht war und im Fortgang mit einer bedeutenden Steigerung der Männchenziffern einherging. Freilich verbergen sich gerade in dieser Kultur unter den Indifferenten viele Tiere, bei denen die Genitaleiste ungewöhnlich rudimentär war, so daß ich nicht zweifle, sie würden sich zu Männchen entwickelt haben, wenn es möglich gewesen wäre, die Kultur lange genug fortzuführen. Daß in der Kultur eine beständige Umbildung von Indifferenten zu Männchen vor sich ging, erhellt daraus, daß die erste Abtötung der Kultur vom 5. Juni nur aus Indifferenten bestand und daß das Gesamtergebnis aus dem Juni 2σ , $4 I \sigma$, $22 I$, das Gesamtergebnis des September und Oktober dagegen 15σ und $12 I$ war. Es ergab sich somit eine beständige Zunahme der Männchen auf Kosten der Indifferenten. Daß bei dem zur Befruchtung verwandten Eimaterial ein nicht unbedeutender Grad von Überreife vorlag, geht aus zwei Parallelzuchten hervor. Von dem für die Überreifebefruchtung bestimmten Eimaterial hatte nur etwa $\frac{1}{3}$ zu der besprochenen Kultur gedient; ein weiteres Drittel war mit dem Samen des Walchstädter Männchens, das auch bei der Normalkultur gedient hatte, besamt worden (Kultur III c), das letzte Drittel mit dem Samen eines zweiten Höhenrainer Männchens (Kultur III e). Beide ergaben nahezu das gleiche Sexualverhältnis, Kultur III c 97σ , 16♀ , $6 I$, Kultur III e 80σ , 16♀ , $2 I$. Kultur III e zeichnet sich vor allen von mir geführten Kulturen, bei denen Höhenrainer Männchen benutzt worden waren, dadurch aus, daß ihr Material deutlich sexuell differenziert war, was bei anderen von Höhenrainer Männchen befruchteten normalreifen und überreifen Kulturen nicht zutraf. In dieser Hinsicht ist es von Interesse, daß von den beiden bei den Kulturen III d und III e benutzten Männchen nur das erstere den typischen Charakter von Höhenrainer Männchen besaß, das zweite dagegen in seinem Aussehen an Walchstädter Material erinnerte.

Bei meinen bisherigen Besprechungen habe ich mich vorwiegend auf die Kulturserien I—III beschränkt. Was über die übrigen Kulturen zu sagen ist, läßt sich kurz fassen. Sie führen zu dem schon früher erhaltenen und auch durch die Kulturen I—III neu bestätigten Resultat, daß die Zahl der Männchen proportional der Überreife auf Kosten der Weibchen zunimmt. Immerhin ist im Vergleich zu den Resultaten, die ich und Kuschakewitsch früher bei *Rana esculenta* erhalten haben, ein Unterschied gegeben, wenn auch nur ein gradueller. Unter den teils von Kuschakewitsch, teils von mir angesetzten Überreifekulturen, nahezu 10 an der Zahl, befinden sich einige, bei denen gar keine Weibchen mehr vorhanden waren, andere, bei denen ihre Zahl eine ganz verschwindend kleine war. In Stunden ausgedrückt betrug die Überreife in den verschiedenen Kulturen 96, 89, 77, 68, 72 Stunden. Starke Ausschläge fanden sich schon bei 54 und 64 Stunden. Überblicken wir die Zusammenstellung der 1923 gezüchteten Kulturen, so ist die Wirkung der Überreife eine viel geringere. Kultur II zeigt trotz einer Überreife von 74 Stunden eine ganz geringe Abnahme der Weibchenzahl. In der Kultur III ist in beiden für uns brauchbaren Überreifekulturen IIIc (97 ♂, 19 ♀, 6 I) und IIIe (80 ♂, 16 ♀, 2 I) die relative Abnahme der Weibchen zwar eine ganz ansehnliche, zumal, als die Normalkultur (43 ♂, 64 ♀) durch ein starkes Überwiegen der Weibchen ausgezeichnet war. Aber es war auch die Überreife von 78 Stunden eine sehr bedeutende. In den Kulturen IV und VII überwogen von Anfang an die Männchen (IV 50 ♂ : 31 ♀, VII 71 ♂, 61 ♀, 4 I); trotzdem konnte die Überreife von 76 und 85 Stunden kein völliges Verschwinden der Weibchen herbeiführen. Am auffallendsten aber sind die Kulturen V und VI. In beiden betrug die Überreife 100 Stunden; in beiden überwogen bei der Normalkultur die Weibchen, in Kultur V so sehr, daß überhaupt keine Männchen nachweisbar waren. Bei Kultur VI wurde erst bei einer Überreife von 92 Stunden das Gleichgewicht von Männchen und Weibchen in geringem Maß überschritten und bei 100 Stunden fanden sich $\frac{3}{4}$ ♂, $\frac{1}{4}$ ♀. In der von Anfang an rein weiblichen Kultur V wurde durch die 100stündige Überreife nur erzielt, daß neben weiblichen Tieren einige indifferente auftraten.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß die besprochenen Kul-

turen sich von früheren Kulturen durch einen stark weiblichen Einschlag unterschieden. Dies kommt nicht nur darin zum Ausdruck, daß die der Anlage nach weiblichen Tiere sich nicht so leicht zu Männchen umstimmen ließen, sondern auch in einer Reihe weiterer Momente. Als solche nenne ich, daß in einer Kultur nur Weibchen vorhanden waren, in zwei weiteren überwog in der Normalkultur die Zahl der Weibchen die Zahl der Männchen (III a 64 ♀, 43 ♂, Va 60 ♀, 51 ♂). Bei anderen Kulturen, in denen letzteres nicht der Fall war, zeichneten sich die Weibchen durch außergewöhnlich frühzeitige und starke Entwicklung der Ovarien aus.

Es frägt sich nun, wie erklärt sich der verstärkte weibliche Einschlag der Kulturen. Zunächst liegt es nahe, an Besonderheiten in den Reifezuständen der Geschlechtsprodukte zu denken. Zu einer solchen Annahme ist in der Tat Veranlassung gegeben in der Art, in welcher das Material zu den Kulturen verschafft worden ist. In höher gelegenen Orten, wie sie Walchstadt und Höhenrain sind, fällt die Laichzeit von *R. esculenta* in die zweite Hälfte des Mai und dauert den Juni durch. Mit Rücksicht auf die üble Erfahrung der letzten Jahre, daß nach einer kurzen Hitzeperiode im Mai eine lang dauernde kalte das Laichgeschäft störende Witterung eingetreten war, hatte ich 1923 sehr frühzeitig Untersuchungsmaterial einsammeln lassen, in der ersten Hälfte des Mai, zu einer Zeit, in welcher im Freien, wie ich schon oben kurz erwähnt habe, keine Paarungen beobachtet wurden. Nach Ausweis der tabellarischen Übersicht stammen demgemäß alle meine Zuchten aus einer sehr frühen Jahreszeit. Die Eier sind daher auf einem relativ frühen Stadium der ovarialen Reife zum Übertritt in den Uterus veranlaßt worden. Es wäre denkbar, daß diese ovariale Frühreife im Vergleich zu früher andere Bedingungen geschaffen hat.

Ich halte diese Erklärung für wahrscheinlich, möchte aber nicht die Möglichkeit aus dem Auge lassen, daß vielleicht andere Momente einen Einfluß ausgeübt oder wenigstens mitgewirkt haben. Ich sage das mit Rücksicht auf Erfahrungen, die ich im Jahre 1924 gemacht habe. Aus Gründen, auf die ich noch sogleich zurückkomme, hatte ich ohne Rücksicht auf das Problem der Überreife eine Anzahl Kulturen Höhenrainer und Walchstädter Materials

angesetzt. Es waren normale Befruchtungen, die in der zweiten Hälfte des Mai durchgeführt wurden, also ebenfalls in einer relativ frühen Jahreszeit. Gleichwohl überwog die Zahl der Männchen, wie aus folgenden Ergebnissen ersichtlich ist. Die mit Höhenrainer Samen befruchteten Walchstädter Eier scheiden bei der Betrachtung aus, da sie abermals nur indifferentes Material ergaben; die Eier dagegen, die von Walchstädter Männchen besamt waren, sind von Interesse, indem sie unverhältnismäßig viel Männchen lieferten. Die 3 Kulturen lieferten bei einem Ausgangsmaterial von 100 Eiern folgendes Sexualitätsverhältnis I 59 ♂ : 36 ♀, II 47 ♂ : 32 ♀, III 53 ♂ : 8 ♀.

Durch diese Ergebnisse wird die nahe liegende Frage wieder in den Vordergrund gestellt, ob nicht die Verschiebung des normalen Sexualverhältnisses in den vorliegenden Normalkulturen wie in den besprochenen Überreifekulturen durch stärkere Sterblichkeit der Weibchen bedingt sei. In allen neueren Untersuchungen über Erblichkeit spielen bekanntlich geschlechtsbegrenzte Letalfaktoren eine große Rolle. Ein solcher Letalfaktor für die weiblichen Tiere könnte auch bei den Fröschen vorhanden sein und durch Überreife aktiviert werden. Ich habe in früheren Arbeiten schon die Gründe erörtert, die diese Erklärung ausschließen. Sie ist auch für die neueren Untersuchungen nicht stichhaltig. Um dies zu beweisen, mache ich darauf aufmerksam, daß bei Kulturen, bei denen das Prozentverhältnis der Weibchen ein sehr ungünstiges war (Kultur III c und Kultur III e), die Mortalität einen sehr geringen Grad erreichte, daß umgekehrt bei Überreifekulturen mit außergewöhnlich hoher Mortalität (VI d) die Zahl der Weibchen verhältnismäßig schwach reduziert war.

Ich komme nun noch einmal auf die Kulturen des Jahres 1924 zurück; sie wurden von mir angesetzt, um Erscheinungen genauer zu studieren, auf die ich im vorausgegangenen Jahre aufmerksam geworden war. Es handelt sich um die Färbungen, welche völlig ausmetamorphosierte Fröschen annehmen und die verschieden ausfallen, je nachdem die Fröschen rein Walchstädter oder Höhenrainer Abstammung sind oder von Bastardkulturen herrühren. Um diese Unterschiede genauer zu studieren, hatte ich mich entschlossen, noch einmal einige Kulturen im Jahre 1924 anzusetzen. Leider züchteten sich dieselben so schlecht,

daß sie ausstarben, ehe sie bis zur Metamorphose gediehen waren. Ich bin daher auf die Erfahrungen des vorangegangenen Jahres angewiesen.¹⁾

Die Färbung ist bei erwachsenen Höhenrainer Fröschen im Durchschnitt ein schmutziges grünbraun, bei Walchstädter Fröschen ein leuchtendes Grün. Hie und da kommen Ausnahmen vor, indem erstere mehr ins Grünliche, letztere mehr ins Bräunliche spielen. Das unterscheidende Merkmal ist somit nicht so zuverlässig, daß man auf den ersten Blick schon mit Bestimmtheit sagen könnte, ob ein Frosch von der einen oder der anderen Lokalität her stammt. Deutlicher traten die Farbenunterschiede in dem erzüchteten Material hervor; sie fehlen zwar noch den Kaulquappen, die gleichmäßig schwärzlich gefärbt sind, bilden sich aber nach der Metamorphose aus, besonders, wenn die jungen Fröschen eine Zeit lang gefüttert und aufgezogen werden.

Unter dem von mir im Jahre 1923 gezüchteten Material befinden sich rein Höhenrainer und rein Walchstädter Kulturen, dazu Bastardkulturen. Reine Höhenrainer Kulturen sind Ia und Ib, ferner Va, Vb, Vc. Über die letzteren habe ich mir keine Farbangaben gemacht. Die Kulturen Ia und Ib haben mir dagegen reiches brauchbares Material geliefert. Unter den zahlreichen ausmetamorphosierten und mehr oder minder lang gezüchteten Fröschen — für 71 derselben habe ich mir besondere Notizen gemacht — war kein einziges grün gefärbt.

¹⁾ Ich benutze die Gelegenheit, um auf eigentümliche Mißerfolge von Kulturen einzugehen, die gar nicht selten beim Ansetzen zahlreicher Froschzuchten beobachtet werden. Es gibt Kulturen, die trotz der größten Sorgfalt und bei Anwendung mannigfacher Kulturbedingungen sich nicht aufziehen lassen. Es kommt vor, daß die Larven einer Kultur gut ausschlüpfen, so lange leben, als sie von dem mitgebrachten Dottermaterial sich ernähren können, dann aber zu Grunde gehen, weil sie kein Futter zu sich nehmen. Einen solchen Fall hat Eidmann näher beschrieben. Noch häufiger ist es, daß die Kaulquappen eine Zeit lang fressen und auch langsam wachsen, bis die Entwicklung zum Stillstand kommt. Die Ungunst der Entwicklung kann von der Beschaffenheit des Sperma abhängen. Ein Beispiel möge das erläutern. Das Eimaterial eines Höhenrainer Weibchen wurde in 5 Portionen geteilt, zwei derselben wurden von zwei Höhenrainer, drei von 3 Walchstädter Männchen besamt. Die zwei ersteren stellten sehr bald ihre Entwicklung ein, von den drei letzteren zeigte eine ein sehr verlangsamtes Wachstum, die beiden anderen entwickelten sich gut.

Reine Walchstädter Kulturen waren IIa, IIb, IIc und IIIa, IIIb, IIIc. Die längere Zeit gezüchteten Fröschen der Kulturen der Serie II zeichneten sich sämtlich durch schöne grüne Farbe aus; ich habe insgesamt 74 Tiere auf ihre Farbe untersucht. Dagegen ergaben sich einige Ausnahmen bei der Serie III. Die Tiere der Kultur IIIa, der Normalkultur, wurden vor der Metamorphose abgetötet, da sie frühzeitig deutliche Geschlechtsdifferenzierung erkennen ließen. Von den 41 untersuchten Tieren der Kulturen IIIb und IIIc waren 34 grün und 7 bräunlich.

Die meisten meiner Kulturen waren Kreuzungen von Walchstädter und Höhenrainer Fröschen. Diese ergaben sehr verschiedene Resultate. Alle Kulturen der Serie VI und die Kulturen II d und III e, in denen Höhenrainer mit Walchstädter Material kombiniert war, lieferten rein grüne Fröschen. In den Kulturen VI ging dabei der bestimmende Einfluß vom Männchen aus, in den Kulturen II d und III e dagegen vom Weibchen. Die dritte Möglichkeit wurde durch Kulturen gegeben, in denen die Nachkommenschaft zum Teil grün, zum Teil bräunlich gefärbt war. In der Kultur I c hielten sich die Zahlen der grünen und bräunlichen Frösche ungefähr die Wage, indem am Anfang der Futterkultur 19 braune und 15 grüne, am Ende 6 braune und 6 grüne Fröschen gezählt wurden. In der Kultur III d überwog das schwärzliche Kolorit, indem anfangs sich das Verhältnis 21 braun zu 6 grün ergab. Bei später metamorphosierten Tieren verschob sich dasselbe zu Gunsten von Grün (21 braun : 15 grün); aber auch hier überwog noch die Zahl der dunklen Tiere. Die letztere Kultur III d hat noch ein besonderes Interesse, da eine Parallelkultur zu ihr dasselbe Walchstädter Weibchen mit einem Höhenrainer Männchen kombinierte (Kultur III e); sie bestand ausschließlich aus grünen Fröschen. Das verschiedene Verhalten dieser zwei letztgenannten Kulturen (beidesmal Walchstädter Weibchen mit Höhenrainer Männchen) wird einigermaßen verständlich durch die schon früher erwähnte Notiz in meinen Aufzeichnungen, daß das Männchen III d die typischen Charaktere der Höhenrainer Männchen trug im Gegensatz zu dem Männchen III e, das an Walchstadt erinnerte.

Es ist nun von Interesse, die besprochenen Resultate mit den Resultaten zu vergleichen, zu denen das Studium der Geschlechtsorgane geführt hat. Am Eingang meiner Darstellung habe ich

hervorgehoben, daß die Höhenrainer Rasse dem indifferenten, die Walchstädter Rasse dem fröhendifferenzierten Typus angehört. Es wäre nun zu erwarten, daß ein Parallelismus besteht zwischen den Resultaten, die man bei Kreuzung beider Rassen im Bau der Geschlechtsorgane und in der Färbung erzielt. Diese Erwartung trifft nur zum Teil zu. In den Kulturen VI und IIIe hat das Walchstädter Männchen den Nachkommen des Höhenrainer Weibchens sowohl die grüne Farbe als auch die frühzeitige sexuelle Differenzierung induziert. Dagegen haben die Eier des Höhenrainer Weibchens I unter dem Einfluß des Spermas des Walchstädter Männchens sexuell frühzeitig differenzierte Nachkommenschaft geliefert, bei der aber die Hälfte die Färbung des Weibchens besaß (Kultur Ic). Das Walchstädter Weibchen erzeugte bei der Paarung mit zwei Höhenrainer Männchen ausschließlich grüne Fröschen, die nahezu sämtlich dem undifferenzierten Typus angehörten.

Überblicken wir das Gesamtergebnis, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß es sich bei beiden Merkmalen um Eigentümlichkeiten handelt, die nicht durch äußere Verhältnisse, sondern durch Erbfaktoren bedingt sind. Daß die Merkmale genotypisch, nicht phaenotypisch sind, geht schon daraus hervor, daß alle Kulturen unter völlig gleichen äußeren Bedingungen gezüchtet wurden und daß ihre verschiedene Entwicklungsweise in offenkundiger Abhängigkeit steht von der Wahl der zur Befruchtung benutzten Eier und Spermatozoen. Man sollte daher erwarten, daß sich im Auftreten der Merkmale die Mendelsche Gesetzmäßigkeit erweisen ließe. Bezüglich der Farbe würde das sehr wahrscheinlich zum Ausdruck kommen, wenn ein größeres Material vorläge und wenn mehrere aufeinander folgende Generationen hätten gezüchtet werden können. Da beides nicht zutrifft, stehen wir zunächst unverständlichen Verhältnissen gegenüber. Mancherlei deutet darauf hin, daß die Färbung wie in so vielen Fällen so auch bei den Fröschen von verschiedenen Erbfaktoren abhängt.

Anders liegen die Verhältnisse rücksichtlich der Beschaffenheit der Geschlechtsorgane. In allen von mir erzüchteten und in diesem Aufsatz besprochenen Kulturen hängt der Unterschied, ob eine frühzeitige geschlechtliche Differenzierung eintritt oder lange Zeit Indifferenz bestehen bleibt, ausschließlich von der Beschaffen-

heit der Spermatozoen ab. Das gleiche Resultat ergeben mit einigen gleich noch zu besprechenden Ausnahmen die zahlreichen Kulturen, die ich früher geführt habe und über die ich bisher nur zum Teil berichtet habe. Doch kamen bei meinen früheren Untersuchungen die Verhältnisse nicht so klar zum Ausdruck, weil ich in keinem früheren Jahr differenzierte und indifferente Rassen so methodisch gekreuzt habe. Ich glaube, daß diese Resultate uns nötigen, einen auf die männlichen Geschlechtszellen beschränkten Hemmungsfaktor anzunehmen.

Auf die Existenz eines derartigen Hemmungsfaktors bin ich geneigt, auch das merkwürdige Aussehen der indifferenten Gonaden zurückzuführen. Bei den Rassen, bei denen frühzeitige sexuelle Differenzierung eintritt, unterscheiden sich Hoden und Ovarien durch das Verhalten der Genitalstränge. Unter ihnen versteht man mesodermale Einwucherungen in die Basis der Genitalfalte; sie behalten ihren kompakten Charakter bei der Hodenentwicklung bei; bei der Entwicklung der Ovarien dagegen entstehen in ihnen blasige Räume, die sekundären Genitalhöhlen, die später zu einem einheitlichen Ovarialsack verschmelzen. Bei den vielen Versuchen, Männchen und Weibchen der Frösche auf frühen Entwicklungsstadien zu unterscheiden, hat man daher vielfach versucht, die Weibchen an der Anwesenheit der sekundären Genitalhöhlen zu erkennen.

Bei den typischen indifferenten Kulturen findet man nun sekundäre Genitalhöhlen bei sämtlichen Exemplaren einer Kultur. Die Genitalleisten sind dann verschieden lang. Ich habe in früheren Jahren an nahezu 200 Exemplaren einer Kultur Messungen vorgenommen und gefunden, daß die Länge der Genitalleisten zwischen 0.8 und 2.2 mm schwankte. Zwischen diesen beiden Extremen gab es alle Übergänge, so daß es ganz unmöglich war, zwei Gruppen zu bilden: Tiere mit kurzer Genitalleiste = Männchen, Tiere mit langer Genitalleiste = Weibchen. Eine solche Unterscheidung scheidet schon an dem Umstand, daß die Genitalleisten der linken und rechten Seite häufig verschieden lang sind, zumeist in der Weise, daß auf der rechten Seite sich die kürzeren finden. Die beiderseitigen Unterschiede können sehr bedeutend sein. In einem Fall z. B. war die linke Genitalleiste 1.8 mm, die rechte 0.9 mm lang.

Von der Länge der Genitalleiste hängt wieder die Zahl der sekundären Genitalhöhlen ab, deren Längsanordnung Ursache ist,

daß die Gonaden sich durch perlschnurartige Beschaffenheit auszeichnen. In dem untersuchten Material schwankte die Zahl der Genitalhöhlen zwischen 5 und 14.

Das Schwinden der Genitalhöhlen wird nun dadurch bedingt, daß die Geschlechtszellen aus dem Keimepithel gegen das Innere vorwuchern. Das frühzeitige Vordringen der Spermatogonien ist Ursache, daß bei Fröschen mit frühzeitiger Differenzierung die Genitalhöhlen überhaupt nicht zur Entwicklung gelangen. Dieses muß dagegen eintreten, wenn die Differenzierung und Wucherung der Geschlechtszellen eine Verzögerung erfährt.

Wenn diese Erwägungen zu Recht bestehen, dann ist es unberechtigt, aus der perlschnurartigen Beschaffenheit der Genitalleiste den Schluß zu ziehen, daß ein Ovarium vorliegt, und daraus weiter zu folgern, daß bei indifferenten Kulturen die Männchen der Frösche zunächst Ovarien entwickeln, die dann erst sekundär sich zu Hoden umbilden. Man sollte daher von einem Hermaphroditismus der Frösche nur sprechen, wenn sich in den Genitalleisten der Frösche in der Tat zunächst reichliche Eier entwickeln, die dann rückgebildet und durch Spermatogonien ersetzt werden. Daß ein derartiger Wechsel des Geschlechts vorkommt, läßt sich angesichts der zahlreichen in der Literatur vorliegenden Angaben über diesen Vorgang nicht in Abrede stellen. Vor allem ist er sicher erwiesen in den Fällen, in denen durch Überreife der Eier aus primären Weibchen sekundäre Männchen hervorgehen.

Einen Wechsel des Geschlechts sind wir auch genötigt anzunehmen in den Fällen, in denen frühzeitig sich die Gonaden bei allen Tieren zu den merkwürdigen zylindrischen Ovarien entwickeln, die ich oben besprochen habe. Denn es ist nicht denkbar, daß in diesen Fällen keine Männchen gebildet werden sollten. Dem würde schon die Tatsache widersprechen, daß die von einer indifferenten Rasse stammenden Eier, welche mit Spermatozoen einer indifferenten Rasse befruchtet die zylindrischen Gonaden bilden, annähernd gleich viele Männchen und Weibchen liefern, wenn sie mit Spermatozoen einer differenzierten Rasse befruchtet werden. Derartige Beispiele habe ich in meiner Arbeit aus dem Jahre 1912 beschrieben. Ich hatte damals eine Prüfung der Geschlechtszellen nach zwei Richtungen vorgenommen; ich hatte eine größere Anzahl Männchen und Weibchen zur künstlichen

Befruchtung in der Weise benutzt, daß alle möglichen Kombinationen realisiert wurden. Dabei wurden nicht nur die Unterschiede der Spermatozoen verschiedener Abstammung durch Befruchtung des gleichen Eimaterials geprüft, sondern auch die Unterschiede der Eier verschiedener Weibchen durch Befruchtung mit dem gleichen Samen. Aus der letzteren Versuchsanordnung läßt sich entnehmen, daß auch die Eier verschiedener Weibchen kein gleichförmiges Material darstellen, sondern mit dem Sperma desselben Männchens befruchtet nicht unerhebliche Unterschiede erkennen lassen. Zur Erläuterung des Gesagten entnehme ich meiner früheren Veröffentlichung eine besonders instruktive tabellarische Übersicht.

	1 F	2 L	3 L	4 L	5 D
a	52 ♂, 52 ♀, 2 F	111 ♂, 101 ♀	67 ♂, 79 ♀, 3 I	3 ♂, 130 I, 19 ♀	3 ♂, 190 I, 11 ♀
b	49 ♂, 44 I	69 ♂, 178 I	160 ♂, 127 I	5 ♂, 220 ♀	1 ♂, 31 ♀
c	102 ♂, 98 I	70 ♂, 165 I	—	—	99 ♀

Derselben liegen 3 Lochhauser Weibchen a, b und c zu Grunde, die mit 5 verschiedenen Männchen befruchtet wurden, von denen drei ebenfalls aus Lochhausen stammten, 2 L, 3 L, 4 L, eines aus Florenz 1 F, eines aus Dorfen 5 D. Die Frösche aus Lochhausen gehören teilweise der differenzierten, teilweise der indifferenten Rasse an; die Florentiner Frösche sind nach meinen Erfahrungen ausschließlich differenziert, die Dorfener ausschließlich indifferent. Die Tabelle lehrt, daß die Tendenz zur Indifferenz bei Männchen verschieden abgestuft sein kann; sie nimmt von dem Männchen 1, einem Florentiner Männchen, bis zum Männchen 5, einem Dorfener Männchen, zu. Die Tabelle lehrt ferner, daß auch die Weibchen auf die Entwicklung der Geschlechtsorgane einen Einfluß haben. Denn während das Weibchen a mit den Männchen 1—3 noch geschlechtlich differenzierte Nachkommenchaft erzeugt, herrscht bei den Weibchen b und c mit den gleichen Männchen eine zunehmende Tendenz zu indifferenter Entwicklung. Bei der Befruchtung mit Samen der Männchen 4 und 5 schlagen auch die Eier des Weibchens a die Entwicklung zur Indifferenz ein. Wenn nun die zur Indifferenz tendierenden Weibchen b und c mit den ebenfalls Indifferenz induzierenden

Männchen 4 und 5 kombiniert werden, dann kommt es zur Bildung der merkwürdigen Weibchen mit den zylindrischen Ovarien, von denen oben die Rede war. Ich habe diese Verhältnisse schon früher in dem Sinne gedeutet, daß das, was ich Indifferenz der Geschlechtsorgane genannt habe, von zwei Faktoren abhängt, 1. von einer Verschiebung der Sexualität nach der weiblichen Seite, 2. von einer Entwicklungshemmung des Geschlechtsapparats.

Ähnliche Gedanken hat in der Neuzeit Witschi ausgesprochen, indem er sich teils auf die hier referierten, von mir stammenden Beobachtungen über *Rana esculenta*, teils auf eigene mit *R. temporaria* angestellte Züchtungsversuche stützt. Im Anschluß an die geistvolle Sexualitätstheorie Goldschmidts nimmt er wie dieser an, daß in jedem Geschlecht die Erbfaktoren für Männlichkeit (M) und Weiblichkeit (W) gleichzeitig vorhanden sind und daß die Art, in welcher die Wirksamkeit der beiderlei Faktoren gegeneinander abgestimmt ist, darüber entscheidet, ob Weibchen oder Männchen entstehen. Er hat zwar trotz eifriger Bemühungen ebensowenig wie ich und andere Autoren, Heterochromosomen nachweisen können, aber durch seine äußerst interessanten Züchtungsversuche hat er in einer nach meiner Meinung einwandfreien Weise bewiesen, daß das männliche Geschlecht heterogamet ist. Er schreibt ihm somit die Erbformel $FfMM$ zu, dem weiblichen Geschlecht die Formel $FFMM$. Dabei muß man annehmen, daß FF epistatisch ist über MM und daher die Bildung von Weibchen veranlaßt. Dagegen muß MM epistatisch sein über Ff , so daß dann Männchen entstehen. Witschi macht sich ferner die Erfahrungen Goldschmidts über die beim Schwammspinner vorkommende Intersexualität zu Nutze. Dieselbe entsteht bekanntlich, wenn verschiedene Rassen des Schwammspinners miteinander gekreuzt werden, während innerhalb einer Rasse normale Sexualität herrscht. Nach Goldschmidt ist dieses eigentümliche Verhalten so zu erklären, daß innerhalb einer Rasse die Erbfaktoren MM , FF , Ff in ihrer Wirksamkeit so gegeneinander abgestimmt sind, daß ein normales Sexualitätsverhältnis resultiert, daß das aber bei Kreuzung verschiedener Rassen nicht zutrifft. Es können die Geschlechtsfaktoren verschiedener Rassen verschiedene Vererbungsenergie haben, so daß in extremen Fällen das Ff einer Rasse epistatisch ist über das MM einer anderen

Rasse; dann entstehen bei der Kreuzung nur Weibchen. Ist dagegen das *MM* einer Rasse epistatisch über das *FF* einer anderen Rasse, so entstehen nur Männchen. Zwischen diesen Extremen entstehen je nach der relativen Potenz der Geschlechtstaktoren die mannigfachsten Übergänge.

In analoger Weise sucht nun Witschi die merkwürdigen Verhältnisse bei indifferenten Froschrassen zu erklären und hat speziell die von mir gezüchteten *Esculentakulturen*, von denen ich die Resultate einer Kulturreihe oben wieder zum Abdruck gebracht habe, zur Erläuterung herangezogen. Ich habe gegen diese Erklärungsweise einige Bedenken. Zunächst handelt es sich bei den Fröschen nicht um Kreuzung verschiedener Rassen, sondern um Erscheinungen, die innerhalb einer Lokalrasse herrschen. Ferner bezeichnet Witschi alle indifferenten Formen als Weibchen, die sich später zu Männchen ausgestaltenden Exemplare demgemäß als Hermaphroditen. Die Erscheinung, daß auch die dauernd weiblichen Exemplare die längste Zeit über keine typischen Ovarien entwickeln, sondern ein indifferentes Aussehen bewahren, bleibt unerklärt. Daß hier eine Hemmungserscheinung vorliegt, kann wohl keinem Zweifel unterliegen. Auch daß sowohl in der Natur wie auch bei methodischen Zuchten innerhalb einer Rasse abweichende Formen vorkommen, bei den Jugendformen einer indifferenten Rasse typische Weibchen und typische Männchen, letztere sogar in besonders großer Zahl, innerhalb einer differenzierten Rasse Exemplare mit lang dauernder Indifferenz, erscheint mir leichter verständlich durch Annahme eines Hemmungsfaktors, der im ersteren Fall gelegentlich außer Funktion gesetzt, im letzteren Fall aktiviert werden kann.

Ich möchte diese Bedenken gegen die Erklärungen Witschis geltend machen, um zu zeigen, daß die Sexualitätsverhältnisse der Frösche noch nicht vollkommen aufgeklärt sind. Ich glaube, daß dies nur gelingen wird, wenn in größerem Umfang methodische Kreuzungen zwischen ausgesprochen differenzierten und indifferenten Rassen von *R. esculenta*, wie ich es im Jahre 1923 getan habe, durchgeführt werden. Witschi hat das für *Rana temporaria* getan. Doch scheinen mir hier Verhältnisse vorzuliegen, die in mancher Hinsicht von denen bei *R. esculenta* abweichen.

L i t e r a t u r .

- H. Eidmann, 1922. Die Einwirkung der Überreife auf Eier von *Rana temporaria*. Biol. Zentralbl., Bd. 42.
- R. Hertwig, 1912. Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems. Ebenda, Bd. 32.
- Ders. Über den Einfluß der Überreife auf das Geschlechtsverhältnis von Fröschen und Schmetterlingen. Sitzungsber. d. Bayer. Akademie d. Wiss., math.-phys. Kl., Jahrg. 1921.
- S. Kuschakewitsch, 1910. Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana esculenta*. Festschr. f. R. Hertwig, Bd. 2.
- W. W. Swingle, 1920. Neoteny and the sexual problem. Americ. Naturalist, Bd. 54.
- Ders. 1921. The germ cells of Anurans. I. The male sexual cycle of *Rana catesbeyana* larvae. Journ. Exp. Zool., Bd. 32.
- Ders. 1922. Is there a transformation of sex in Frogs. Americ. Naturalist, Bd. 56.
- K. Wagner, 1923. Experimentelle Untersuchungen über die Umwandlung des Geschlechts beim Frosch. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 52.
- E. Witschi, 1921. Der Hermaphroditismus der Frösche und seine Bedeutung für das Geschlechtsproblem etc. Ebenda, Bd. 49.
- Ders. 1922. Vererbung und Cytologie des Geschlechts nach Untersuchungen an Fröschen. Zeitschr. f. induct. Abstammungslehre, Bd. 39.
- Ders. 1922. Über die genetische Konstitution der Froschwitter. Biolog. Zentralbl., Bd. 43.
- Ders. 1923. Ergebnisse der neueren Arbeiten über die Geschlechtsprobleme bei Amphibien. Zeitschr. f. induct. Abstammungslehre, Bd. 31.
-