MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN GENÈVE, DEN 21. UND 22. MÄRZ 1936.

Das Tempo der männlichen, weiblichen und intersexuellen Differenzierung bei *Bonellia viridis* und die Goldschmidt'sche Theorie der Geschlechtsbestimmung

von

K. ZURBUCHEN und **F. BALTZER**

(Bern).

Mit Unterstützung der Stiftung Dr. J. de Giacomo der schweizerischen
naturforschenden Gesellschaft.

Bekanntlich werden Bonellienlarven, wenn sie ohne alte weibliche Tiere gezüchtet werden, fast alle weiblich. Dagegen werden Larven des gleichen Materials, wenn sie Gelegenheit haben, am Rüssel nicht-embryonaler Weibchen zu parasitieren, ausnahmslos männlich. Sie nehmen während des Parasitierens vermännlichende Stoffe aus der Rüsselunterlage auf.

GOLDSCHMIDT hat auf Grund seiner Schwammspinner-Experimente eine allgemeine Theorie der Geschlechtsbestimmung ausgearbeitet. Nach dieser Theorie hängt die Geschlechtsbestimmung von drei unter sich unabhängigen Variablen ab: 1. Von der Geschwindigkeit der F-Reaktion, d. h. vom Zeitpunkt, in dem der weiblich bestimmende Faktor F wirksam wird. 2. Von der Geschwindigkeit der M-Reaktion, d. h. dem Wirksamwerden des männlich bestimmenden Faktors M. 3. Von der Geschwindigkeit der allgemeinen, geschlechtlich noch neutralen Entwicklung, d. h.

von den Zeitpunkten, in denen die einzelnen Organanlagen reaktionsfähig werden gegenüber F und M.

Die Faktoren F und M stehen in bestimmter quantitativer Beziehung zueinander, die sich in der männlichen und weiblichen Erbfaktorenformel ausdrückt: Bei normaler weiblicher Entwicklung mit der Formel FM (beim Schwammspinner) überwiegt die F-Reaktion gegenüber der M-Reaktion, da annahmegemäss F stärker ist als M.

Bei normaler männlicher Entwicklung mit der Formel FMM (Schwammspinner) überwiegt umgekehrt die M-Reaktion, da MM stärker ist als F. Wenn sich der Stärkeunterschied zwischen F und M vermindert bis zum Gleichgewicht, dann werden beide Faktoren wirksam, aber nach GOLDSCHMIDT nicht nebeneinander, sondern nacheinander. Es gibt dann beispielsweise bei männlicher Intersexualität zuerst eine M-Phase in der Entwicklung, dann einen Drehpunkt, dann eine F-Phase. Dieses Nacheinander ist das GOLDSCHMIDT'sche Zeitgesetz. Die beiden Phasen wirken sich während der Entwicklung aus: diejenigen Organanlagen, die während der M-Phase reaktionsfähig werden, differenzieren sich männlich, diejenigen aber, die erst während der F-Phase reaktionsfähig werden, differenzieren sich weiblich. Auf diese Weise entstehen Intersexe, d. h. Tiere, die gesetzmässig weibliche und männliche Organe als Mosaik besitzen. Dabei setzt GOLDSCHMIDT voraus, dass zwischen Determination und Differenzierung eine zeitliche Korrelation besteht, d. h. dass früh determinierte Organe sich auch früher differenzieren als spät determinierte.

Auch bei *Bonellia* entstehen Intersexe. Ausserdem wird hier die männliche Entwicklung in hohem Grade durch einen besonderen Faktor, den Rüsselparasitismus, entschieden. So wurde diese Form ein interessantes Objekt für die Anwendung der GOLDSCHMIDT'schen Theorie. Diese Anwendung ist von GOLDSCHMIDT selber, ausserdem auch von SEILER (1927) versucht worden. Die folgende Darstellung bezieht sich auf den Erklärungsversuch, den GOLDSCHMIDT in seinem letzten Buche (1931) unter Einbeziehung SEILER'scher Vorschläge gegeben hat.

Nach dieser Ansicht sind die Bonellienlarven normaler Weise auf weibliche Entwicklung eingestellt. Sie werden ja beim gewöhnlichen Zuchtversuch fast alle zu Weibchen. Dies wird durch

die Annahme erklärt, dass der F-Faktor gegenüber dem M-Faktor so stark überwiegt, dass der letztere überhaupt nicht zur Wirkung kommt. Der Rüsselstoff jedoch beschleunigt die M-Reaktion und gibt damit dem M-Faktor den Vorrang vor F. Wenn der Rüsselparasitismus lang dauert (normal 4 Tage), ist dieser Vorsprung entsprechend gross. Die Larven werden rein männlich; d. h. ihre Organanlagen werden alle während der M-Phase reaktionsfähig. Wenn aber der Rüsselparasitismus stark abgekürzt wird, und infolgedessen nach GOLDSCHMIDT der Vorsprung der M-Reaktion nur gering ist, tritt das Zeitgesetz in Kraft. Die Entwicklung beginnt dann männlich, hat einen Drehpunkt und wird weiblich fertig gemacht: es entsteht ein Intersex. In ihm müssen die Differenzierungen in zeitlicher Abstufung erfolgen: zuerst müssen die männlichen, dann die weiblichen eintreten. Ebenso müssen sich, gleichzeitigen Beginn der Geschlechtsdifferenzierung vorausgesetzt, die männlichen Tiere, bei denen durch den Rüsselparasitismus die M-Reaktion beschleunigt wurde, früher differenzieren als die weiblichen.

Man kann diese Annahmen prüfen an Bonellienlarven, die 4-7 Stunden Rüsselparasitismus durchgemacht haben. Eine so kurze Rüsselwirkung hat zwei wesentliche Folgen: erstens die, dass verschiedene Geschlechtstiere entstehen. Viele der behandelten Larven werden männlich, andere intersex, dritte weiblich. Die zweite Folge ist, dass diese Tiere ihre Entwicklung, sei sie männlich oder weiblich, gleichzeitig beginnen. Es ist speziell wichtig, dass dies für die weibliche Differenzierung klar liegt; und für sie beweist gerade der 4-7-stündige Rüsselparasitismus, dass vorher keine weibliche Entwicklung begonnen haben konnte; denn weibliche Stadien setzen sich nicht mehr am Rüssel an. Man kann also bei einem solchen Versuch den Zeitpunkt der männlichen und weiblichen Determinationen nach den eintretenden Differenzierungsleistungen feststellen, wenn überhaupt die GOLDSCHMIDT'sche Grundannahme zutrifft, dass die Determinationsfolge an der Differenzierungsfolge abgelesen werden kann.

In der folgenden Tabelle sind die Ergebnisse solcher Versuche zusammengestellt (Tab. 1).

TABELLE 1.

Tempo der männlichen, weiblichen und intersexuellen Differenzierungen bei Larven mit 4-7 Stunden Rüsselparasitismus.

Rüssel- alter in Tagen	Stadium	Anzahl	Epidermis	Vorder- ab- schnitt	Meso- derm, Coelom	Hinter- darm	Borsten Analbl.	Vorder- darm
<i>Weibliche Differenzierung :</i>								
3.1	♀ A	1	{ vorn indiff. im Rumpf	indiff.	♀ ₁	♀ ₁	indiff.	indiff.
4-4.9	♀ A	8						
4-4.9	♀ B	1	♀	indiff. indiff.	♀ ₂ ♀ ₂	♀ ₁ ♀ ₁₋₂	indiff. ♀ ₁₋₂	♀ ₁ ♀ ₁₋₂
	♀ C, D	5	♀					
<i>Männliche Differenzierung :</i>								
3.1	♂ A	3	{ vorn ♂, im Rumpf indiff.	indiff.	indiff.	indiff.	indiff.	♂ ₁
4-4.9	♂ A	10						
4-4.9	♂ B	3	♂	♂ ₁	indiff. indiff.	indiff. indiff.	indiff. indiff.	♂ ₂ ♂ ₂
	♂ C	2	♂	♂ ₂				
<i>Intersexuelle Differenzierung :</i>								
3.1	♂ A	1	{ ♂	♂ ₁	♀ ₂	♀ ₁	indiff.	♂ ₁
4-4.9	♀ A	5						

(Die verschiedenen Differenzierungsgrade sind für die ganzen Individuen mit Buchstaben (z. B. ♀ A, B), bei den Organen mit Zahlen (z. B. ♀₁, ♀₂) bezeichnet.)

Uns interessiert vor allem, wann erstmals in der Entwicklung weibliche und männliche Merkmale auftreten. Aus der Tabelle ergibt sich, dass sowohl weibliche Individuen (♀ A), wie männliche Tiere (♂ A) gleichzeitig am 3. Tag auftreten, dass ferner der 4. Tag weiter fortgeschrittene Individuen wieder in beiden Richtungen aufweist. Ausserdem sind die einzelnen Organe gesondert zu betrachten, da sie sich nicht alle gleich verhalten. Die Epidermis beginnt ihre Differenzierung in männlichen und weiblichen Individuen gleichzeitig, jedoch in verschiedener Richtung: 13 vermännlichte Tiere des Typs ♂ A haben am 3.1-4.9. Tag im Vorderkörper männliche, im Rumpf noch indifferente Epidermis; 15 verweiblichte Tiere haben zu gleicher Zeit im

Rumpf weibliche (verdünnte), im Vorderabschnitt noch indifferente (dicke, blasige) Epidermis. Vorderabschnitt, Mesoderm und Hinterdarm verhalten sich insofern anders, als sie sich zunächst nur im einen Geschlecht weiterdifferenzieren, im andern aber indifferent bleiben; doch treten auch hier diese Vorgänge gleichzeitig ein. Zum mindesten gehen die männlichen den weiblichen Differenzierungen nicht voran. Beim Mesoderm und Hinterdarm kommt es sehr früh zu einer weiblichen Aenderung (Auflockerung des Mesoderms und Verlängerung des Mitteldarms zum Hinterdarm am 3. Tag), beim Vorderabschnitt dagegen kommt es etwas später zu einer männlichen Differenzierung (Verkürzung am 4. Tag). Das einzige Material, das dem Zeitgesetz GOLDSCHMIDT's einigermaßen entspricht, ist die Vorderdarm-Samenschlauch-Anlage. Bei beiden Bildungen scheint das Urmundbläschen beteiligt zu sein (M. LOOSLI 1934). Es bleibt in der Weibchen-Reihe bis zum 3. Tag unverändert, und entwickelt sich erst am 4. Tag zum Vorderdarm weiter, wogegen sich bei den männlichen Larven dasselbe Zellmaterial bereits innerhalb der ersten 3 Tage in männlicher Richtung differenziert (Rückbildung des Bläschens). Hier würde also die männliche der weiblichen Differenzierung vorausgehen, was der GOLDSCHMIDT'schen Forderung entspricht.

Borsten und Analblasen sind insofern in diesem Zusammenhange weniger wichtig, als sie nur beim Weibchen und erst relativ spät vorkommen.

Was sich bis dahin beim Vergleich verschiedener Tiere gezeigt hat, ergibt sich auch bei der Betrachtung der Intersexe. Wir haben hier männliche und weibliche Charaktere gemischt. Wenn die GOLDSCHMIDT'sche Interpretation zu Recht bestünde, müssten alle früh auftretenden Organe männlich, die späteren jedoch weiblich werden. Wir sehen aber, dass sich von den frühen Organen die einen männlich differenzieren (Epidermis, Vorderabschnitt, Vorderdarm), während andere, ebenso frühe, weiblich werden (Mesoderm, Hinterdarm).

Zusammenfassend lässt sich also feststellen, dass nur der Vorderdarm der GOLDSCHMIDT'schen Annahme folgt, während sich bei allen anderen Organen ein durchschnittlich gleich-

zeitiger Beginn der Differenzierung nach männlicher oder weiblicher Richtung feststellen lässt.

LITERATUR

1931. GOLDSCHMIDT, R. *Die sexuellen Zwischenstufen*. Springer, Berlin.
1934. LOOSLI, M. *Ueber die Entwicklung und den Bau der indifferenten und männlichen Larven von Bonellia viridis*. Publ. Stazione Zoologica Napoli, vol. 15.
1927. SEILER, J. *Das Problem der Geschlechtsbestimmung bei Bonellia viridis. Zusammenfassende Darstellung und Versuch einer neuen Deutung*. Naturwissenschaften, 15. Jahrgang; Heft. 2.

Zurbuchen,

Ka

..

thi and Baltzer, Fritz. 1936. "Das Tempo der männlichen, weiblichen und intersexuellen Differenzierung bei *Bonellia viridis* und die Goldschmidt'sche Theorie der Geschlechtsbestimmung." *Revue suisse de zoologie* 43, 489–494.

<https://doi.org/10.5962/bhl.part.117682>.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/148563>

DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.part.117682>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/117682>

Holding Institution

American Museum of Natural History Library

Sponsored by

BHL-SIL-FEDLINK

Copyright & Reuse

Copyright Status: In copyright. Digitized with the permission of the rights holder.

Rights Holder: Muséum d'histoire naturelle - Ville de Genève

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.