Aus dem biologischen Laboratorium der Universität Bonn.

Der Hermaphroditismus bei Fröschen.

Von
Davenport Hooker.

Hierzu Tafel IX und 1 Textfigur.

Einleitung.

Es gibt 25 beschriebene Fälle von abnormen Geschlechtsorganen bei Fröschen. Unzugänglich waren mir die Berichte von Kortschagin, Pedaschenko und Tarnani; doch gibt Ognew Notizen über ihre Beschreibungen. Es ist bedauerlich, dass die Angaben Ognews über andere Fälle nicht vollständig mit den in den Originalen berichteten Tatsachen übereinstimmen, so dass vielleicht auch die mir selbst nicht bekannten Fälle von Ognew nicht genau genug wiedergegeben sind. Mitrophanows Abhandlung war mir ebenfalls im Original nicht zugänglich; doch findet sich ein kurzer Auszug desselben auf S. 98, Bd. 17, des Zoologischen Anzeigers von 1894.

Die vorliegende Abhandlung ist zu betrachten als ein Vorbericht zu Versuchen, welche von mir im hiesigen Laboratorium über innere Sekretion angestellt werden; sie gibt zugleich eine Beschreibung zweier neuen Fälle von Hermaphroditismus, von denen die eine die vollendetste Form des Hermaphroditismus verus bilateralis darstellt.

Bevor wir die Besprechung der bis jetzt in der Literatur beschriebenen Fälle von Hermaphroditismus bei Fröschen durchgehen, wird es der Einfachheit halber sich empfehlen, die von mir beobachteten Fälle zu beschreiben.

Fall A, zur Gruppe des Hermaphroditismus spurius bilateralis gehörig.

Das Tier, eine *Rana fusca*, am 4. April 1906 getötet und seitdem in 70% Alkohol aufbewahrt, ist erwachsen, misst 7,3 cm von der Schnauzenspitze bis zum After und ist, nach seinen äusseren Merkmalen, zweifellos ein Männchen um die Zeit der

Brunst. Die Vorderarme sind mächtig entwickelt, die Daumenschwielen gross und tiefschwarz gefärbt. Untersucht man den Harn-Geschlechts-Apparat, so fällt vor allem das Fehlen des linken Hodens und die Gegenwart von Müllerschen Gängen auf beiden Seiten auf. Im übrigen sind die Geschlechtsorgane die eines normalen Männchens; nur ist der rechte Hoden leicht vergrössert. Die Samenblasen sind nicht so gross wie gewöhnlich bei den Männchen dieser Spezies um diese Jahreszeit; aber sie sind normal und haben den Typus der Spezies. Die Müllerschen Gänge sind dünn und nur leicht gewunden; ihr oraler Trichter liegt an der normalen Stelle in der Gegend der Leber, und ihr anales Ende ist in einen schmalen Uterus verbreitert. Wolffsche und Müllersche Gänge enden in der Kloake mit gesonderten Endungen wie bei normalen Weibchen.

**Fall B, zur Gruppe des Hermaphroditismus verus
bilateralis gehörig.**

Diese *Rana fusca* wurde im Oktober 1911 im Freien gefangen und sollte von Herrn Meyns zu einem Versuch über Transplantation benutzt werden. Erstaunt über die abnorme Beschaffenheit der Geschlechtsorgane, aber nicht in der Lage sie weiter zu untersuchen, überliess er mir freundlichst das Objekt, das hier beschrieben wird. Es ist dies ein wohl entwickeltes, 8 cm langes, erwachsenes Exemplar in mässig gutem Ernährungszustand. Die sekundären Geschlechtscharaktere sind die eines Männchens und Weibchens zugleich. Es hat mittelstarke Vorderarme, Daumenschwielen und zugleich eine warzige Beschaffenheit der Rückenhaut. Die normalen Männchen aller Frösche Deutschlands haben während des Herbstes bis zum Beginn des Frühjahrs besonders ausgebildete Hautdrüsen und Warzenhaufen, „die Daumenschwielen“ als äussere, sekundäre Geschlechtscharaktere. Bei *Rana fusca* werden die Daumenschwielen aus vier scharf abgesetzten Teilen gebildet, von denen zwei auf dem Metacarpus und je einer auf den Phalangen sitzen. Bei diesem Hermaphroditen weichen die Daumenschwielen vom normalen Typus der *Rana fusca* ab, und die letzte Phalanx trägt keine Spur der veränderten Haut (Fig. 1, S. 183), auch sind die drei vorhandenen Abschnitte weit deutlicher abgesetzt, als es sonst im Oktober der Fall ist. Nichtsdestoweniger macht der Besitz von Daumenschwielen, auch wenn

sie geringer ausgebildet sind, das Tier zu einem Männchen, da normale Weibchen keine Daumenschwielen besitzen. Unser Exemplar hat auch die für das Männchen charakteristische Vergrößerung der Brunstmuskeln, die beim Weibchen nicht auftritt.

Das auffallendste Geschlechtszeichen weiblicher Frösche vor dem Beginnen der Laichperiode sind die warzenartigen Ver-

Fig. 1.

dickungen auf dem Rücken und den Seiten des Rumpfes und der Beine. Da der beschriebene Frosch dieses normale weibliche Zeichen trägt, so müsste man ihn auch als ein Weibchen bezeichnen.

Bei der inneren Untersuchung dieses Hermaphroditen fand sich auf beiden Seiten ein wohlentwickelter Hodeneierstock, stark geschwollene Eileiter und kleine Samenblasen. Fig. 1 der Taf. IX zeigt, halbschematisch, die Beschaffenheit des Harn-Geschlechtsapparates. Der linke Hodeneierstock wurde noch besonders untersucht und stärker vergrößert auf Taf. IX, Fig. 2 abgebildet.

Der Hodeneierstock der rechten Seite besteht vorwiegend aus Hodensubstanz. Der Hodenteil ist etwas breiter als normal und misst in der Länge 12,5 mm, in der Breite 6—9,5 mm und in der Dicke 5 mm. Seine Form ist plump, die Oberfläche glatt und von einer leicht gelblichen Farbe. Dieser Hoden ist innen

von einer sehr zarten, schwer sichtbaren, schwärzlichen Haut der Länge nach in zwei Teile geteilt. Die trennende, schleierartige, schwarze Haut ist eine Fortsetzung des Eierstockes, der an der äusseren Kante des Hodens fast der ganzen Länge nach befestigt ist und anal über ihn frei hinausragt. Er ist 19 mm lang und hat, wo er den Hoden überragt, allseitig einen Durchmesser von 6,5 mm. Er enthält eine grosse Zahl junger, unentwickelter, farbloser Eier, einige Übergangsstadien, wenige völlig reife und zahlreiche tiefschwarz gefärbte, verkleinerte, degenerierte Eier.

Der Hodeneierstock der linken Seite enthält nur wenig Hodensubstanz im Vergleich zum Eierstocksgewebe, wenn auch der Hoden ungefähr die Grösse eines normalen aufweist. Er ist mehr oder weniger in das Parenchym des Eierstockes eingebettet und misst an der ventralen Oberfläche in der Länge 5 mm, in der Breite 3,5 mm; an der dorsalen Oberfläche in der Länge 7,5 mm, in der Breite 5 mm und ist 4,5 mm dick. Der Hoden ist von derselben Beschaffenheit mit Bezug auf Farbe und Widerstand wie der der rechten Seite. Das Ovarialgewebe ist am kranialen, lateralen und analen Rande des Hodens befestigt, von normaler Gestalt, in sechs Säcke eingeteilt. Es enthält viele junge Eier, eine grosse Zahl reifer, völlig entwickelter und eine noch grössere von degenerierten, auf der ganzen Oberfläche schwarz gefärbten Eiern, während die normalen reifen Eier eine leicht gebräunte und eine weisse Halbkugel besitzen.

Die Samenblasen der *Rana fusca* können als solche das ganze Jahr hindurch erkannt werden, wenn sie auch, wie das H. Gerhartz (1905b) zuerst beschrieben hat, in ihrer Grösse zu verschiedenen Jahreszeiten beträchtlichen Schwankungen unterliegen. Die Abhängigkeit dieser Schwankungen von der inneren Sekretion des Hodens hat zuerst M. Nussbaum (1905a) nachgewiesen. Bei *Rana esculenta* kann man die als Samenblase anzusprechende Stelle des Wolffschen Ganges nur um die Brunstzeit erkennen, wo sie leicht anschwillt und sich erweitert. Diesem Hermaphroditen von *Rana fusca* fehlen die den normalen Männchen zukommenden und aus dem Wolffschen Gange entspringenden Kanäle; daher nähern sie sich dem normalen Typus der Samenblasen des Wasserfrosches. Sie sind einfache, spindelförmige Erweiterungen des Urnierenganges. Nur eine kleine Andeutung

einer sackartigen Ausbuchtung am kranialen Ende der linken Samenblase könnte daran erinnern, dass wir hier es mit *Rana fusca* zu tun haben.

Die Eileiter sind weiss und haben stark geschwollene Drüsen. Die Windungen sind reichlich; gegen die Kloake zu gehen sie jederseits in einen dünnen, geräumigen Uterus über. Wolffscher Gang und Eileiter münden auf jeder Seite gesondert in die Kloake, wie bei normalen Weibchen. Es ist zu bedauern, dass nicht von vornherein das Peritonealepithel auf die Anwesenheit von Flimmerzellen untersucht wurde. Am konservierten Präparat ist mir der Nachweis von Flimmerzellen nicht gelungen; das will aber in Anbetracht der bei der Konservierung nicht stark genug gewählten Konzentration des Formols nichts besagen, denn auch die Eileiter waren über Nacht gequollen und zum Teil geplatzt.

Was die Fettkörper anlangt, so waren sie schwach entwickelt. Danach scheint es, als ob das Tier in der letzten Zeit seines Lebens kein reichliches Futter gefunden hätte, wenn auch sein Ernährungszustand, wie oben angegeben, bei äusserer Betrachtung nicht gerade auf langdauernden Hunger schliessen liess. Auch die grosse Zahl degenerierter Eier spricht, wie dies Nussbaum und Burkardt zeigten, für den Einfluss des Hungers.

Der linke Hodeneierstock wurde besonders gehärtet und ein kleiner Teil mikrotomiert, gefärbt und mikroskopisch auf seinen Entwicklungsgrad untersucht. Das Hodengewebe war durchaus normal und enthielt der Jahreszeit entsprechend alle Stadien der Spermatogenese von den Spermatogonien bis zu den völlig entwickelten Samenfäden. Eizellen wurden im Hoden nicht gefunden. Der rechte Hoden wurde nicht besonders untersucht, in der Annahme, dass auch er normal sei.

Hermaphroditismus bei Ranidae.

In der beifolgenden Tabelle sind, mit Einschluss der oben beschriebenen beiden Frösche, im ganzen 23 Fälle von Hermaphroditismus zusammengestellt. Nicht aufgenommen wurden die Fälle von Kortschagin, Pedaschenko, Fall E von Marshall und der zweite Fall von Sumner. Als Grund für diese Ausschliessung galt mir entweder die Unvollständigkeit der Angaben oder die Zugehörigkeit der betreffenden Tiere zu anderen Abnormitäten als den durch Hermaphroditismus bedingten.

Die verzeichneten Fälle sind in fünf Gruppen geordnet, entsprechend dem Charakter der vorgefundenen Geschlechtsdrüsen und ihrer Adnexe:

Gruppe A. Männchen mit mehr oder weniger ausgebildeten Müllerschen Gängen (Eileiter).

Gruppe B. Männchen, deren Hoden Eier enthalten.

Gruppe C. Hermaphroditen mit beiderlei Geschlechtsdrüsen, bei denen aber die männlichen vorwiegen.

Gruppe D. Vollständige oder beinahe vollständige Hermaphroditen.

Gruppe E. Hermaphroditen mit beiderlei Geschlechtsdrüsen, bei denen aber die weiblichen vorwiegen.

Einer der interessantesten Punkte, den die Tabelle zeigt, ist das gewaltige Überwiegen derjenigen Hermaphroditen, welche ihren Geschlechtsorganen nach vorwiegend Männchen sind. Über 78 Prozent der aufgeführten Fälle haben in erster Linie männlichen Charakter; mehr als 13 Prozent sind vollständige oder beinahe vollständige Hermaphroditen; während wenig über 8 Prozent der Hauptsache nach Weibchen sind. Diese Tatsache ist von einigen Autoren schon hervorgehoben worden. Freilich ist die Zahl der beobachteten und beschriebenen Fälle sehr gering, so dass ein wirklich statistischer Wert der Aufstellung dieser Prozentzahlen nicht beigemessen werden kann; sie sollen auch nur Aufschluss über das Verhältnis der beobachteten und nicht über das der in der Natur vorkommenden Fälle geben.

Geschlechtsdrüsen und ihre Anhänge.

Hermaphroditismus verus findet sich bei höheren Tieren, speziell den Wirbeltieren, nur bis zur Klasse der Fische, kommt aber auch gelegentlich anderweitig vor. Nach den Untersuchungen von Born, Pflüger, Schmitt-Marcel und Kuschakewitsch sind eine grosse Zahl von Hermaphroditen Übergangsstadien von weibchenähnlichen Fröschen zum männlichen Geschlecht. Die dahingehörigen Fälle bilden eine Varietät sowohl des Hermaphroditismus verus als spurius, die wir „Übergangshermaphroditismus“ nennen wollen.

Übergangshermaphroditen.

Als Born (1881), um den Gesetzen der Entstehung des Geschlechtes nachzugehen, Kaulquappen aus künstlich befruchteten

Eiern ausbrütete, fand er unter 1450 aufgezogenen Kaulquappen 95 Prozent Weibchen und 5 Prozent Männchen. Da er, praktisch genommen, dieselben Resultate an eben metamorphosierten Fröschen erhielt, die unter den verschiedensten Bedingungen erbrütet waren, so konnte er betreffs der grossen Prozentzahl an Weibchen zu keinem Resultat gelangen. Er nahm daher an, dass dies das normale Verhältnis der beiden Geschlechter sei, ein Verhältnis, das erst später durch grössere Sterblichkeit der Weibchen zu einem gleichen umgewandelt werde, so dass dann unter erwachsenen Tieren gleichviel Männchen und Weibchen sich finden.

Pflüger (1882) fand unter einer grossen Zahl junger Frösche, die er von drei weit voneinander entfernten Gegenden gesammelt hatte, drei Typen von Individuen: erstens Männchen, zweitens Weibchen und drittens Hermaphroditen, d. h. Frösche, deren Geschlecht unbestimmbar war. Der Prozentgehalt an Weibchen war bedeutend höher als der an Männchen. In einer Sendung waren viele Frösche infolge der Hitze zugrunde gegangen und unter ihnen gleichviel Männchen und Weibchen. Daraus zog er den Schluss, dass die Weibchen keine höhere Mortalität haben als die Männchen, aber dass die auf ihr Geschlecht unbestimmbaren Exemplare später echte Weibchen oder Männchen werden und zwar Männchen in grösserer Zahl. Bestärkt in dieser Annahme wurde er durch die Feststellung, dass bei erwachsenen Fröschen die Zahl der Männchen und Weibchen gleich ist. Pflüger stellte weiter durch Beobachtung fest, dass ein auf sein Geschlecht nicht bestimmbares Fröschen im Lauf des ersten, zweiten und dritten Lebensjahres zu einem Männchen werden könnte, und dass solche Männchen in der Zwischenzeit, so lange noch die Geschlechtsdrüsen vorwiegend den weiblichen Charakter tragen, für Weibchen gehalten werden.

Schmitt-Marcel (1908) prüfte die Frage an ungefähr 4500 Fröschen, unter denen er von mehr als 3000 den ganzen Entwicklungsverlauf kannte. Seine Resultate zeigen, dass nicht allein drei Geschlechtstypen bei jungen Fröschen vorkommen, sondern dass auch eine grosse Zahl solcher Individuen, die zuerst weiblichen Charakter tragen, später zu echten Männchen umgebildet werden müssen. In der Tat ist die Gruppe von Fröschen mit unbestimmbarem Geschlecht von Weibchen in Übergangsstadien gebildet. Die Umwandlung beginnt im zweiten Monat

nach der Metamorphose und dauert so lange, bis gleichviel Männchen und Weibchen vorhanden sind (selbstverständlich gilt dies nur innerhalb der statistischen Fehlergrenzen). Die gleiche Zahl der Geschlechter ist im 22. Monat erreicht. Die grösste Zahl sogenannter Hermaphroditen wird am Ende des ersten Jahres gefunden. Schliesslich bestätigt Schmitt-Marcel die Beobachtungen Pflügers, dass die Weibchen keine höhere Sterblichkeit haben als die Männchen.

Pflüger untersuchte die Geschlechtsdrüsen seiner Versuchstiere an Oberflächen-, Rasiermesserschnitt- und Zupfpräparaten bei Lupenvergrösserung und fand schon mit diesem Hilfsmittel, dass die unbestimmbaren Organe Eier und Ursamenzellen enthielten, also wirklich hermaphroditisch waren. Schmitt-Marcel fügte den Nachweis an Serienschnitten hinzu, dass bei den Tieren im Übergangsstadium Eizellen degenerierten und Spermatogonien sich von indifferenten Zellen des „Keimepithels“ entwickelten. Das letztere ist nach den Erfahrungen M. Nussbaums nicht der Fall, da es beim Frosch kein Keimepithel gibt. Doch braucht die Frage, woher die Spermatogonien stammen, hier nicht aufgerollt zu werden. Die Spermatogonien vermehren sich und das geht ja hinlänglich sicher aus der Tatsache hervor, dass die Drüse später ein echter Hoden wird.

Kuschakewitsch (1910) gibt in einer ins einzelne gehenden Beschreibung die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüse bei *Rana esculenta*. Er findet, dass bei normaler Entwicklung drei scharf unterscheidbare Typen von Keimdrüsenanlagen gefunden werden: Männchen, Weibchen und eine intermediäre Form oder Pflügersche Hermaphroditen, wie er diese dritte Form nennt. Diese Hermaphroditen kann man von echten Weibchen an verschiedenen Zeichen leicht unterscheiden. Er verwirft die Annahme Schmitt-Marcells, dass die Zellen des indifferenten Keimepithels Gruppen bilden als Anlagen der Hodenschläuche. Kuschakewitsch glaubt vielmehr, dass das Hodengewebe von indifferenten Zellen abstammt, welches in die Geschlechtsdrüsen aus dem Wolffschen Körper einwandert, nachdem das weibliche „Keimepithel“ bis auf einen kleinen Rest zugrunde gegangen war. Aus solchen Tieren, die er als „intermediäre“ bezeichnete, können dann durch Fortentwicklung des weiblichen Restes der hermaphroditischen Geschlechtsdrüse und Rückbildung

des schon vorhandenen Hodens schliesslich Weibchen hervorgehen, während die Mehrzahl dieser intermediären Formen zu Männchen umgebildet wird. Eine sachliche Kritik dieses Umbildungsmodus und namentlich der Entstehung des Hodens aus dem Nierengewebe wird man an dieser Stelle nicht erwarten können, da schon seit Sempers grundlegenden Untersuchungen der Nachweis geführt wurde, dass der Hoden in seinem funktionellen Teile vom „Keim-epithel“ abstamme und dass, wie Nussbaum und nach ihm eine grosse Zahl anderer Autoren lehrten, Eier und Samenfäden von den Geschlechtszellen sich ableiten, welche in die von Waldeyer „Keimepithel“ genannte Gegend der späteren Geschlechtsdrüsen einwandern.

Wenn der Übergang von einem intermediären Frosch zu einem Männchen abgeschlossen ist, so findet man die Müllerschen Gänge bis auf einen einfachen Gewebestrang degeneriert. Das ist das gewöhnliche Schicksal der Müllerschen Gänge bei männlichen Fröschen, wie dies Leydig (1853) und andere¹⁾ gezeigt haben. Im Hinblick auf die Tatsache, dass bei jedem in der Literatur beschriebenen Fall von Hermaphroditismus, wenn der Zustand der Adnexe berücksichtigt wurde, die Müllerschen Gänge besser entwickelt waren als bei normalen Männchen, ist es höchst wahrscheinlich, dass beim Übergangsprozess die Müllerschen Gänge als letzter Teil des Geschlechtsapparates degenerieren. Trifft diese Annahme zu, so macht das Vorkommen von Müllerschen Gängen bei Männchen als einziger Rest der weiblichen Geschlechtsorgane es wahrscheinlich, dass die Frösche in Gruppe A in unserer Tabelle Übergangshermaphroditen sind, bei denen der Umbildungsprozess zum Stillstand kam, nachdem die Eier degeneriert waren und die Vermehrung der Spermatogonien den Charakter der Geschlechtsdrüse völlig verändert hat.

Nun ist es interessant zu sehen, dass von den Fällen der Tabelle, welche vorwiegend männlichen Charakters sind, über 44 Prozent keinen anderen Hermaphroditismus zeigen, als das Vorkommen von Müllerschen Gängen neben den Hoden. Ich halte es nicht für unwahrscheinlich, dass folgende Überlegung hierfür eine Erklärung abgeben könnte. Die Arbeiten von Harms (1910) und Meisenheimer (1911) haben den Nachweis

¹⁾ Johannes Müller (1830), Burow (1832), Rathke (1832) und andere.

erbracht, dass die innere Sekretion der Geschlechtsdrüsen eines Geschlechtes auch die Adnexe des anderen Geschlechtes beim Frosch vergrössern kann.¹⁾ Für gewöhnlich schwellen die Reste der Müllerschen Gänge bei Männchen im Lauf des Jahreszyklus weder an noch ab. Die Gänge sind eben so weit zurückgebildet, dass sie auf den Geschlechtsreiz im erwachsenen Tier nicht zu reagieren vermögen. Würden aber bei einem langsam verlaufenden Schwund der Eier in der Zwitterdrüse die Müllerschen Gänge in der ersten Entwicklung etwas weiter als es gewöhnlich geschieht, ausgebildet worden sein, so müssten sie trotz des Fehlens des Eierstockgewebes, dem zyklischen Reiz von seiten der Hoden folgend, sich auch beim Erwachsenen vergrössern und wieder abschwellen können. Es müsste somit beim erwachsenen Männchen je nach der Jahreszeit aus dem etwas weiter als gewöhnlich entwickelten Rest eines Müllerschen Ganges ein zwar kleiner, aber doch mit blossen Auge sichtbarer Eileiter entstehen können.

Selbstverständlich ist es, so weit unsere jetzigen Mittel reichen, unmöglich, mit Sicherheit den Nachweis zu führen, dass die oben beschriebenen 44 Prozent von Männchen alle dem Übergangstypus angehören. Es ist auch unmöglich, ein wirkliches Gesetz abzuleiten, wonach die gelegentlich erscheinenden Hermaphroditen aus Übergangshermaphroditen hervorgehen. Da aber alle unsere Vorstellungen über den Hermaphroditismus bei höheren Wirbeltieren im grossen und ganzen spekulativer Art sind, so darf man wohl sagen, dass die oben vorgetragenen Anschauungen besser begründet sind als die meisten anderen über diesen Gegenstand.

Die Gruppe B enthält eine Serie von Fällen, die nach gewissen Richtungen schwieriger unterzubringen sind. Es wird nicht bestritten, dass die ersten Geschlechtszellen äusserst wenig differenziert sind und man bei ihnen keine Merkmale aufgefunden hat, welche die Vorläufer der Hoden oder Eierstocksdrüse voneinander zu unterscheiden lehrten. Wir kennen auch nichts Sicheres über die Ursachen der Geschlechtsentstehung bei Wirbeltieren, wenn auch bei manchen Wirbellosen eine Reihe von Forschungen durch Variation äusserer Bedingungen ein bestimmtes Geschlecht erzeugt hatte. Experimentelle Studien am Frosch haben bis heute nichts Sicheres über die Entstehung des Ge-

¹⁾ Dies gilt aber für Insekten und Säugetiere nicht, wie Meisenheimer selbst und jüngst erst Steinach gezeigt haben.

schlechtes gelehrt. Wenn wir aber auch die Ursachen der Veränderungen in der hermaphroditischen Geschlechtsdrüse des Frosches nicht kennen, so wissen wir doch, dass bei einem Frosch der Übergangsgruppe schliesslich ein Hoden resultiert. Bleiben die Zwischenstadien erhalten, so muss man bei solchen Tieren auch Eier finden, die entweder zwischen oder in den Hodenschläuchen liegen. Die Tiere mit derartigen Anomalien sind unter Gruppe B vereinigt. Es ist möglich, dass sich Eier bei den 15 Prozent anfänglichen Männchen, die Schmitt-Marcel beschreibt, entwickeln; aber das Gewicht der Tatsachen weist darauf hin, dass die Mehrzahl der Frösche in den Gruppen A und B (56,5 Prozent aller beschriebenen Fälle) wirklich Übergangshermaphroditen sind.

Hermaphroditismus aus anderen Ursachen.

Die Gruppen C, D und E stellen eine von dem Übergangshermaphroditismus durchaus verschiedene Art abnormer Geschlechtsbildung dar, weshalb sie hier als Hermaphroditen „aus anderen als Übergangshermaphroditismus-Ursachen entstanden“ bezeichnet werden. Die Frösche in Gruppe B haben, wie schon oben des näheren ausgeführt wurde, Eier und Spermatogonien in ihren Geschlechtsdrüsen gemischt. Bei den letzten drei Gruppen der Tabelle haben acht dieser Fälle ausgesprochen doppelte Geschlechtsorgane auf beiden Seiten, und zwei weitere haben doppelte Organe auf einer Seite und nur ein Organ auf der anderen. Bei dieser Verdopplung der Organe ist der Eierstock absolut vom Hoden getrennt und hat sich, wie wir annehmen dürfen, von einem durchaus gesonderten Teil der Geschlechtszellen entwickelt. Ein solcher Vorgang ist bei Übergangsfröschen nicht gewöhnlich und es ist wahrscheinlich, dass diese Hermaphroditen direkt entstehen. Kuschakewitsch bringt freilich verschiedene der in C, D und E untergebrachten Fälle in die Gruppe der Übergangsfrösche. Man kann dieser Meinung sein, wenn es auch zweifelhaft ist, ob sie das Richtige trifft, wie es auch aus den eigenen Untersuchungen von Kuschakewitsch über Übergangsformen hervorgeht.

Die in Gruppe C aufgeführten Frösche unterscheiden sich von den in Gruppe E vereinigten ganz wesentlich durch den Zustand der Müllerschen Gänge, die in C nicht durchaus so gut entwickelt sind als in E.

Cole hat den Satz aufgestellt, dass das Fehlen von Samenblasen ein Tier zum Weibchen stempelt, selbst wenn andere Teile des männlichen Geschlechtsapparates vorhanden sind. Diese Auffassung hat in der Tabelle keine Anwendung gefunden. Wie schon erwähnt wurde, hat *Rana esculenta* keine eigentlichen Samenblasen. Darum sind die Fälle von Tarnani (A₇) und von Mitrophanow (B₅) nicht als Weibchen aufgeführt worden. Coles eigener Fall ist zweifellos männlichen Geschlechts, obwohl die linke Samenblase fehlt. Nachdem die Untersuchungen von Harms und Meisenheimer vorliegen, wovon wir oben berichteten, sind, wie dies namentlich Nussbaum zu zeigen verstand, die Geschlechtsdrüsen das Geschlechtsbestimmende und man wird nicht weiterhin, wie zu Coles Zeiten (1896) es noch erlaubt war, einen anderen Teil des Geschlechtsapparates für den geschlechtsregulierenden halten dürfen.

Ein ganz besonderes Interesse bietet unter den hier besprochenen drei Gruppen der Tabelle die Gruppe D, die den vollkommensten Fall von Hermaphroditismus versus bilateralis (D₁) enthält, über den bis jetzt in der Literatur berichtet worden ist. Der Genitalapparat ist auf beiden Seiten vollkommen getrennt zweigeschlechtlich. Wenn auch die Samenblasen klein sind und von dem normalen fusca-Typus abweichen, so ist dennoch kein anatomischer Grund aufzufinden, weshalb der Frosch die Funktionen beider Geschlechter nicht hätte vollziehen können. In den Eierstöcken liegen reife Eier, und in den Hoden sind wohlgebildete, reife Samenfäden vorhanden. Nicht allein sind die Geschlechtsorgane in doppelter Ausführung, in männlicher und weiblicher Form vorhanden, sondern auch die äusseren Geschlechtszeichen beider Geschlechter finden sich vor. Gerade dieserhalb stellt das Exemplar eine so vollendete, bilateral-hermaphroditische Mischung dar. Abgesehen von den äusseren Geschlechtscharakteren, welche sie zeigen, sind die anderen Fälle der Gruppe D von keinem besonderen Interesse an dieser Stelle, da sie an den Geschlechtsdrüsen nichts Ausserordentliches zeigen. Wir werden sie daher in den nächsten Paragraphen besonders behandeln.

Sekundäre Geschlechtscharaktere.

Es gibt nicht allein einen Hermaphroditismus der Keimdrüsen, sondern auch einen Typus von Hermaphroditismus der

sekundären Geschlechtscharaktere. Dieser Typus hat für gewöhnlich auch Zwitterdrüsen; es kommt aber, wenn auch freilich selten, vor, dass bei eingeschlechtlichen Keimdrüsen der Hermaphroditismus der äusseren Geschlechtscharaktere allein ausgeprägt ist. Wie Brandt (1889) zeigte, kann ein Tier die äusseren Kennzeichen des einen Geschlechtes und trotzdem die Keimdrüsen des anderen tragen.

Sehr zu bedauern ist es, dass nur in 7 von den 23 in unserer Tabelle zusammengestellten Fällen Angaben über äussere Geschlechtscharaktere gemacht worden sind; namentlich gilt dies für Gruppe D, wo volle Angaben ungemein wichtig wären. Es ist auch zu beklagen, dass die zwei Fälle in Gruppe E nicht eingehender beschrieben worden sind, wenn auch gesagt wird, dass ihre äusseren Geschlechtsmerkmale weiblich wären.

Der erste Fall in Gruppe D ist dadurch ausgezeichnet, dass er, wie schon angegeben, die Charaktere beider Geschlechter auf beiden Seiten aufweist. Er unterscheidet sich dadurch von Fall 2 derselben Gruppe, wo auf einer Seite des Körpers männliche Geschlechtscharaktere sich finden, während sie auf der anderen Seite fehlen. Ob weibliche Charaktere auf der anderen Seite vorhanden sind, wird nicht angegeben, doch wäre dies wichtig gewesen, weil das Fehlen der männlichen Charaktere die weiblichen noch nicht ersetzt. Daher erinnert dieser Fall nur zu einem gewissen Grade an Webers wohlbekannten Fall von getrenntem Hermaphroditismus bei *Fringilla coelebs*. Dieses Exemplar hatte auf der einen Körperseite einen Hoden und männliches Gefieder, auf der anderen Seite einen Eierstock und weibliches Gefieder. Hierher gehören auch manche Insektenzwitter.

Die Frage nach dem Zusammenhang zwischen sekundären Geschlechtscharakteren und Keimdrüsen ist aber mit dem Problem der inneren Sekretion so verknüpft, dass wir mit einigen Worten auf diesen Gegenstand hier eingehen müssen.

Innere Sekretion.

Mit Rücksicht auf die Literatur verweisen wir auf Nussbaums Abhandlung (1905) und führen hier nur das Folgende an.

Der Einfluss innerer Sekretion auf sekundäre Geschlechtscharaktere ist von einer grossen Zahl von Experimentatoren nachgewiesen worden. Seit den Arbeiten von Brown-Séguard (1889)

kam die Frage von neuem in Fluss, wenn auch die ersten wertvollen Experimente auf diesem Gebiete von Berthold aus dem Jahre 1849 herrühren. Er machte an Hähnen Versuche und zeigte dabei, dass nach der Kastration die äusseren Geschlechtszeichen zurückgehen und nach der Implantation von Hoden wieder wachsen. Freilich gelang ihm nicht der sichere Nachweis, dass es der Blutweg sei und nicht das Nervensystem, wodurch diese Wirkung zustande käme.

In der Folgezeit und, wie gesagt, seit der Zeit von Brown-Séquard, hat man unausgesetzt an der Lösung dieser Frage gearbeitet. Die benutzten Methoden waren Kastration, Transplantation von Keimdrüsengewebe und Injektionen von zermalmten oder extrahierten Keimdrüsen.

Oudermans, Kellogg, Crampton, Meisenheimer, Kopéc und andere haben bei Insekten nachgewiesen, dass die sekundären Geschlechtscharaktere in einem äusserst frühen Stadium der Entwicklung festgelegt sind und auch nicht einmal durch Kastration und Einpflanzung der Keimdrüsen des anderen Geschlechtes verändert werden können, auch wenn die Transplantation lange vor der Geschlechtsreife in jungen Puppen ausgeführt werde.

Die Versuche an Wirbeltieren ergaben, dass hier die sekundären Geschlechtscharaktere durch die Kastration abgeschwächt und durch Transplantation und Injektion wiederhergestellt werden. Bis jetzt sind freilich, wegen der Schwierigkeiten in der Operationstechnik an Weibchen, die Versuche vorzugsweise an Männchen angestellt. Hinlänglich bekannt ist es, dass vor der Ausbildung der Hoden die Männchen keine sekundären Geschlechtscharaktere besitzen, die sie von den Weibchen unterscheiden könnten. Man sagt wohl, und das trifft im allgemeinen zu, dass kastrierte Männchen durch Verlust ihrer Geschlechtscharaktere sich dem weiblichen Typus nähern. Aber man muss bedenken, dass auch die Weibchen sekundäre Charaktere besitzen, die bei kastrierten Männchen niemals sich entwickeln. Im allgemeinen ist auch die weibliche Form die einfachere, ohne dass man sagen könnte, dieser Satz sei ohne Ausnahme. Man braucht nur an die Zwergmännchen der Cirripeden zu denken. Immerhin hat Bresca (1910) bei *Triton cristatus* gezeigt, dass das Weibchen kaum durch die Kastration geändert wird, während das Männchen tiefgehende Umwandlungen erleidet.

An Fröschen zeigte Nussbaum (1905 a), dass die Männchen nach der Kastration ihre sekundären Geschlechtscharaktere verlieren, während die Entfernung eines einzigen Hodens, wie Gerhartz (1905 b) nachgewiesen hat, keinen Einfluss ausübt. Wird die doppelseitige Kastration ausgeführt zur Zeit, wenn die accessorischen Geschlechtsorgane wohl entwickelt sind, so gehen sie wieder zurück und Daumenschwielen, Samenblasen und Muskeln der Vorderarme atrophieren. Wenn dagegen im Lauf des jährlichen Zyklus die accessorischen Organe wieder klein geworden waren, und man nimmt um diese Zeit eine Kastration des Männchens vor, so bleiben Daumenschwielen, Samenblasen und Muskeln der Vorderarme klein. Wenn aber Stücke des reifen Hodens eines frisch gefangenen Frosches in den Lymphsack eines Kastraten eingeführt werden, so erscheinen die sekundären Geschlechtscharaktere wieder, selbst wenn mehr als ein Jahr nach der Kastration verflossen war. Da in den Lymphsäcken die eingeführten Hodenstücke weder mit Blutgefäßen noch mit Nerven versorgt werden, so dauert der vergrößernde Einfluss auf die sekundären Geschlechtscharaktere nicht lange an, und zwar nicht länger, als bis die im eingeführten Hoden enthaltenen wirksamen Stoffe aufgebraucht sind. Regeneration der sekundären Geschlechtscharaktere tritt auch nach Injektionen zerquetschter Hodensubstanz auf; ebenso, wenn in einem Kastraten ein transplantiertes Hodenstückchen sich selbst wieder vergrößert hat.

Meisenheimer hat 1911 gezeigt, dass nicht allein Hodenübertragung, sondern auch Übertragung von Eierstocksgewebe bei männlichen Kastraten die sekundären Geschlechtsorgane zur Schwellung bringe. Nicht unerwähnt darf bleiben, dass W. Harms schon 1910 den Fund gemacht hatte, dass der Klammerreiz beim Männchen sowohl durch Injektion von Hoden als Eierstockssubstanz ausgelöst werden kann: beides Erfahrungen, die eine ausgezeichnete Stütze für die Homologie der Keimdrüsen in beiden Geschlechtern abgeben.

Die Frage nach dem chemischen Einfluss des Hodens auf die sekundären Geschlechtscharaktere der Frösche ist seit Nussbaums Arbeiten im bejahenden Sinne entschieden. Ob der Angriffspunkt der bis jetzt noch nicht bekannten Stoffe in dem zu den sekundären Geschlechtsorganen gehörigen Teil des zentralen Nervensystems oder ohne die Vermittlung zentrifugaler Nerven

in den Zellen der sekundären Geschlechtsorgane selbst zu suchen sei, ist noch strittig.

Hermaphroditismus bei anderen Wirbeltieren ausser bei Fröschen.

Die Fälle von Hermaphroditismus bei Bufonidae, so weit sie bekannt geworden sind, sind nur wenige. Das Vorkommen des Bidderschen Organes erschwert es, wirklichen von scheinbarem Hermaphroditismus zu unterscheiden. Wahrscheinlich ist eine Zahl von Fällen, darunter z. B. der von King, nur scheinbarer Hermaphroditismus. So liegt auch in der Tat in vier von den Fällen das Ovarium oral zum Hoden, an der Stelle, wo normalerweise das Biddersche Organ sich findet. Nach Knappes Beschreibung war ein doppeltes Biddersches Organ auf beiden Seiten vorhanden.

Kuschakewitsch nimmt an, „dass das Biddersche Organ von Bufo und die intermediäre Keimdrüse von Rana dieselbe morphologische Bedeutung haben und eine rudimentäre, archaische, protogyne Keimdrüse in der ersten (weiblichen) Phase ihrer Ausbildung darstellt“. Die Ergebnisse der Meynsschen Untersuchungen sprechen aber dafür, dass die intermediären Keimdrüsen von Rana eher ein entwicklungsgeschichtlicher Zustand als ein atavistisches Überbleibsel seien. Dieser Forscher fand, dass transplantierte Hoden von Rana auf einen sehr primitiven Entwicklungsgrad zurückgebracht werden, ehe die Regeneration einsetzt, und dass sowohl Spermatogonien als Eier zuerst gebildet werden, bevor die Eier wieder degenerieren, und die Spermatogonien ihre weitere Entwicklung fortsetzen. In diesen experimentellen Untersuchungen finde ich einen wertvollen Beweis dafür, dass diejenigen hermaphroditischen Frösche, welche Eier in den Hoden führen, wirkliche intermediäre Formen sind, die keineswegs, wie Kuschakewitsch meint, durch Atavismus erklärt werden können.

Bei den Urodelen hat nur von la Valette St. George einen Fall von Hermaphroditismus bei Triton beschrieben. Dieser Fall verdient jedoch besonders erwähnt zu werden, weil er dem hermaphroditischen Frosch D₁ unserer Tabelle sehr ähnlich ist, obwohl der Triton nur äussere männliche Geschlechtscharaktere hat, und ihm die Eileiter fehlen. Die Keimdrüsen dagegen verhalten sich in ihrem Entwicklungsgrad und ihrer gegenseitigen Lage

genau wie die unseres Frosches, D₁. Die Eierstöcke sind wohl entwickelt; sie erscheinen normal und enthalten reife Eier. Die Hoden sind eben so völlig normal und haben reife Samenfäden entwickelt. Überdies liegen die Eierstöcke lateral zu dem Hoden; alles Eigenschaften, die mit denen von Frosch D₁ parallel gehen.

Hermaphroditen bei den Vögeln sind nicht selten. Arrhenoidie und Thelyidie sind ein häufiges Vorkommnis. Es liegt aber nicht in unserer Absicht, die in der Literatur verzeichneten Fälle hier aufzuführen.

Mit dem Aufstieg in der phylogenetischen Reihe wird der Hermaphroditismus immer seltener. Bei Menschen sind bis jetzt nur fünf Fälle beschrieben worden. Bei den Säugetieren ausser dem Menschen hat man Hermaphroditen recht oft gefunden; aber der echte Hermaphrodit (Hermaphroditismus verus bilateralis) ist immerhin eine Seltenheit.

Resultate.

1. Es gibt neben dem wahren und falschen noch eine Übergangs- und stationäre Form von Hermaphroditismus bei Fröschen.
 2. Die meisten der bis jetzt beschriebenen Frosch-Hermaphroditen (65,5 Prozent) gehören höchst wahrscheinlich zum Übergangstypus.
 3. Von 78 Prozent der beschriebenen Frosch-Hermaphroditen würde man ohne genauere Untersuchung annehmen, sie seien Männchen.
 4. Für die Lehre von der inneren Sekretion ist das in der Literatur verarbeitete Material von nur geringem Wert. Hier kann nur das Experiment weiter fördern.
-

Literaturverzeichnis.

* bedeutet: nicht persönlich zugänglich.

- Berthold, A., 1849: Transplantation der Hoden. Arch. f. Anat. u. Phys. u. wiss. Med.
- Born, G., 1881: Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsunterschiede. Breslauer ärztl. Zeitschr.
- Bourne, A. G., 1884: On certain abnormalities in the common frog. Quart. Journ. of Mikr. Science, Vol. 24.
- Brandt, A., 1889: Anatomisches und Allgemeines über die sogenannte Hahnenfedrigkeit und über anderweitige Geschlechtsanomalien bei Vögeln. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 48.
- Bresca, G., 1910: Experimentelle Untersuchungen über die sekundären Sexualcharaktere der Tritonen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 29.
- Brown-Séguard, 1889: Expérience démontrant la puissance dynamogénique chez l'homme d'un liquide extrait de testicules d'animaux. Arch. de physiol. norm. et path.
- Burkardt, L., 1912: Über die Rückbildung der Eier gefütterter, aber unbegatteter Weibchen von *Rana esculenta*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 79.
- Cole, F. J., 1896: On a case of hermaphroditism in *Rana temporaria*. Anat. Anz., Bd. 11.
- Crampton, H. E., 1900: An experimental study upon Lepidoptera. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 9.
- Friedmann, F., 1898: Rudimentäre Eier im Hoden von *Rana viridis*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 52.
- Gerhartz, H., 1905a: Rudimentärer Hermaphroditismus bei *Rana esculenta*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 65.
- Derselbe, 1905b: Anatomie und Physiologie der samenableitenden Wege der Batrachier. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 65.
- Harms, W., 1910: Hoden- und Ovarialinjektionen bei *Rana fusca*-Kastraten. Arch. f. ges. Phys., Bd. 133.
- Hoffmann, 1886: Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 44.
- Kellogg, V. L., 1904: Influence of the primary reproductive organs on the secondary sexual characters. Journ. of Exper. Zool., Vol. 1.
- Kent, A., 1885: A case of abnormal development of the reproductive organs in the frog. Journ. Anat. and Phys., Vol. 19.
- King, H. D., 1910: Some anomalies in the genital organs of *Bufo lentiginosus* and their probable significance. Amer. Journ. of Anat., Vol. 10.
- Knappe, E., 1886: Das Biddersche Organ. Morph. Jahrbuch, Bd. 11.
- Kopéc, S., 1911: Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 33.
- Kortschagin, A. N., 1890*: Fall einer Anomalie der Geschlechtsorgane beim Frosche. Tagebl. d. zool. Abt. d. Gesellsch. d. Naturfr. (Moskau).
- Kuschakewitsch, S., 1910: Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana esculenta*. Festschr. R. Hertwigs, Bd. II.

- Latter, 1890: Abnormal reproductive organs in *Rana temporaria*. Journ. of Anat. and Phys., Vol. 24.
- Leydig, F., 1853: Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin.
- Marshall, A. M., 1884: On certain abnormal conditions of the reproductive organs in the frog. Journ. of Anat. and Phys., Vol. 18.
- Meisenheimer, J., 1908: Ergebnisse einiger Versuchsreihen über Exstirpation und Transplantation der Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen. Zool. Anz., Bd. 32.
- Derselbe, 1909: Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. Jena.
- Derselbe, 1910: Zur Ovarialtransplantation bei Schmetterlingen. Zool. Anz., Bd. 35.
- Derselbe, 1911: Über die Wirkung von Hoden- und Ovarialschubstanz auf die sekundären Geschlechtsmerkmale des Frosches. Zool. Anz., Bd. 38.
- Meyns, R., 1910: Über Froschhodentransplantation. Arch. f. ges. Phys., Bd. 132.
- Mitrophanow, P. J., 1894a*: Ein Fall von Hermaphroditismus beim Frosche. Arb. aus d. zool. Lab. d. Univ. Warschau, Bd. IX.
- Derselbe, 1894b: Auszug im Zool. Anz., Bd. 17, S. 98.
- Nussbaum, M., 1905a: Einfluss des Hodensekretes auf die Entwicklung der Brunstorgane des Landfrosches. Sitz.-Ber. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Nat.- u. Heilkunde.
- Derselbe, 1905b: Innere Sekretion und Nerveneinfluss. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 15.
- Derselbe, 1906: Innere Sekretion und Nerveneinfluss. Anat. Anz., Bd. 29.
- Derselbe, 1909: Hoden und Brunstorgane des braunen Landfrosches (*Rana fusca*). Arch. f. ges. Phys., Bd. 126.
- Ognew, S. J., 1906: Ein Fall von Hermaphroditismus bei *Rana temporaria*. Anat. Anz., Bd. 29.
- Oudemans, J. T., 1899: Falter aus kastrierten Raupen, wie sie aussehen und wie sie sich benehmen. Zool. Jahrb., Bd. 12.
- Pedashenko, D., 1890*: Anomalie der Geschlechtsdrüsen beim Frosch. Naturwiss. Mitteil. (Vestnik eststvosnania).
- Pflüger, E., 1882: Über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Arch. f. ges. Phys., Bd. 29.
- Punnett, R., 1900: Note on a hermaphrodite frog. Annals and Mag. of Nat. Hist.
- Ridewood, W. G., 1888: On an abnormal genital system in the male of the common frog (*Rana temporaria*). Anat. Anz., Bd. 3.
- Schmitt-Marcel, W., 1908: Über Pseudohermaphroditismus bei *Rana temporaria*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72.
- Semper, C., 1875: Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbeltiere. Arb. aus d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg, Bd. II.
- Smith, W. R., 1890: A case of hermaphroditism in the common frog (*Rana temporaria*). Journ. of Anat. and Phys., Vol. 24.

- Steinach, E., 1911: Umstimmung des Geschlechtscharakters bei Säugtieren durch Austausch der Pubertätsdrüsen. Zentralbl. f. Phys., Bd. 25.
- Sutton, J. B., 1885: Diseases of the reproductive organs in frogs, birds and mammals. Journ. of Anat. and Phys., Vol. 19.
- Sumner, F. B., 1894: Hermaphroditism in *Rana virescens*. Anat. Anz., Bd. 9.
- Tarnani, 1898*: Anomalie im Bau der Geschlechtsorgane des Frosches. Notiz d. Nowo-Alexandriner Landwirtsch. Inst.
- v. la Valette St. George, 1895: Zwitterbildung beim kleinen Wassermolch (*Triton taeniatus*). Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45.
- Waldeyer, W., 1870: Eierstock und Ei. Leipzig. W. Engelmann.
- Weber, M., 1890: Über einen Fall von Hermaphroditismus bei *Fringilla coelebs*. Zool. Anz., Bd. 13.
- Youngman, W., 1910: A specimen of *Rana temporaria* with abnormal reproductive organs. Anat. Anz., Bd. 35.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IX.

- Fig. 1. Der Geschlechtsapparat des Froschhermaphroditen D, in zweifach linearer Vergrößerung. E = rechter Eileiter; N = Nieren; Od = rechter Eierstock; Os = linker Eierstock; Td = rechter Hoden; Ts = linker Hoden; U = linker Uterus. Die in den Uterus eingeführte Sonde kommt bei U in der Kloake wieder zum Vorschein; W = Wolffsche Gänge. Die in den linken Wolffschen Gang eingeführte Sonde kommt in der Zeichnung median von der Uterussonde wieder zum Vorschein; sie ist durch eine breite Substanzbrücke von der Uterussonde getrennt.
- Fig. 2. Der linke Hodeneierstock ungefähr dreifach linear vergrößert.