

2. die Übereinstimmung der Intersexualitätsgrade aller Organe; 3. die rein männliche oder rein weibliche Struktur der Organe bis zu den einzelnen Zellen. Das schließt eine intersexuelle Entwicklung aus und läßt eine alternative Ausbildung mit bestimmten Schwellenbedingungen annehmen.

Ein konstantes F/M -Gleichgewicht zusammen mit phänotypischen Faktoren kann diese Tatsachen nicht erklären (SEILER nahm hierfür unbekannte genotypische Faktoren an). Die obenerwähnte genetische Situation mit Prädetermination durch die weiblichen Faktoren im Y-Chromosom erklärt dagegen zwangsläufig alle drei Tatsachengruppen auf der Basis des Zeitgesetzes ohne zusätzliche Hypothesen.

Auf Grund der so gewonnenen Erklärung – weibliche

Prädetermination gefolgt von intermediärer Determination und langsamem variablen Abklingen der Prädetermination – werden in einem folgenden Kapitel die Einzelheiten der Intersexemorphologie analysiert. Die Erwartungen auf der Basis des Zeitgesetzes werden abgeleitet. Dann wird gezeigt, daß nur Organe mit alternativer Determination der gleichen Anlage oder Organe, die nur in einem Geschlecht vorkommen, entscheidend Auskunft geben können. Im einzelnen werden deshalb Gonaden, proximale Gonodukte und das Heroldsche Organ analysiert, mit dem Ergebnis, daß sie alle dem Zeitgesetz gehorchen. Der Grund für die abweichenden Schlußfolgerungen von SEILER wird aufgezeigt.

Abschließend wird das Zeitgesetz generell diskutiert.

Das Intersexualitätsphänomen

Zusammenfassende Darstellung des Beobachtungsmaterials an *Solenobia triquetrella*
(Lepid. Psychidae) und Deutungsversuch

Von J. SEILER^{1,2}, Zürich

1. Einleitung

Es glückte, auf verschiedenen Wegen und an verschiedenen getrennt geschlechtlichen Objekten, durch Kreuzung Tiere zu erzeugen, die weder Männchen noch Weibchen sind. In allen Merkmalen, in welchen sich die normalen Geschlechter unterscheiden, stehen diese Tiere zwischen den reinen Geschlechtern und werden deshalb Interexe genannt. Ihr Bau ist kompliziert; bald gleichen sie mehr den Weibchen, bald mehr den Männchen; wir sprechen von weibchenähnlichen und männchenähnlichen Intersexen; beide können sich in beschränktem Maße noch fortpflanzen. Dazwischen stehen die intermediären Interexe, deren Geschlechtsorgane so sehr vom Normalen abweichen, daß eine Fortpflanzung nicht mehr möglich ist.

Es mag dem Außenstehenden müßig erscheinen, im Experiment solche Tiere zu erzeugen und noch müßiger, sie in langer Arbeit zu analysieren. Die Bedeutung solcher Studien wird jedoch verständlich, wenn ich daran erinnere, daß die Lösung der schwersten Frage, welche die Genetiker zu lösen hatten, die Lösung der Frage nach der Vererbung und Bestimmung des Geschlechts, sich letzten Endes aus den Intersexualitätsstudien ergab.

Dazu kommen praktische Gesichtspunkte. Auch beim Menschen treten vereinzelt interexe Individuen auf. Man möchte wissen, welches die Ursachen dafür sind, und der Arzt wird nach Möglichkeiten suchen, diesen Unglücklichen zu helfen. Voraussetzung dafür ist, daß das Wesen der Intersexualität verstanden wird.

Dieses Phänomen ist nun an sich schon überaus kompliziert, wohl am kompliziertesten aber bei den Säugetieren und im besondern beim Menschen. Das deshalb, weil hier die Geschlechtsausprägung nicht nur von genetischen Faktoren abhängt, sondern außerdem noch von der richtigen oder nicht richtigen Funktion einer ganzen Anzahl von innersekretorischen Drüsen. Es dürfte ein fast aussichtloses Unterfangen sein, an solchen Objekten das Phänomen der Intersexualität lösen zu wollen. Wohl mag es im Experiment gelingen, den einen oder andern Faktor auszuschalten oder sonstwie zu fassen und auf seine Wirkung hin zu prüfen. Aber hinter dieser einen Unbekannten stehen Dutzende von andern, sich gegenseitig beeinflussender Unbekannten, die bestimmt in das Spiel der Entwicklungsprozesse eingreifen. Dazu kommt, daß man an solchen Objekten über die genetischen Faktoren zu meist nichts in Erfahrung bringen kann. So ist es nicht verwunderlich, daß die Untersuchungsergebnisse auch heute noch überaus widersprüchlich sind (vgl. die neueste Zusammenfassung über Intersexualität bei Wirbeltieren, PONSE¹). Selbst in Grundfragen wider-

¹ Zoologisches Institut der Eidg. Technischen Hochschule, Zürich.

² In Dankbarkeit widme ich diese Arbeit Dr. CURT B. HANIEL und Frau HEDI HANIEL, Schlederlohe/München. In ihrem Privatinstitut für Genetik durfte ich in freier Forschertätigkeit in den Jahren 1920–28 das Fundament zu den Intersexualitätsstudien an *Solenobia* legen.

¹ K. PONSE, *La différenciation du sexe et l'intersexualité chez les Vertébrés* (Rouge, Lausanne 1949).

sprechen sich auf diesem Gebiet führende Forscher (vgl. GOLDSCHMIDT¹ und WITSCHI²).

Vielleicht gelingt es, das Wesen der Intersexualität zu ergründen, wenn man zunächst an Objekten mit denkbar einfachen Verhältnissen arbeitet und an diesen versucht, bis zur vollen Klarheit vorzudringen, um dann von einem gesicherten Fundament aus die Analyse komplizierterer Fälle in Angriff zu nehmen. An «einfachen» Objekten kommen in erster Linie die Insekten in Frage und unter diesen im besondern die Schmetterlinge. Hier hängt die geschlechtliche Determinierung im Normalfall allein von genetischen Faktoren ab, und das schwer zu überblickende und noch schwerer zu analysierende Spiel der hormonalen Wirkungen existiert wohl überhaupt nicht oder spielt doch eine untergeordnete Rolle. Dazu kommt, daß es experimentell leicht und jederzeit gelingt, Intersexe aller Grade zu erzeugen.

Eingehend analysiert ist die Intersexualität an Schmetterlingen vor allem beim Schwammspinner, *Lymantria dispar*, von GOLDSCHMIDT und Mitarbeitern (s. seine Zusammenfassungen^{1,3}, KOSMINSKY⁴ und Mitarbeitern, und an dem Kleinschmetterling *Solenobia triquetrella* von SEILER und seinen Mitarbeitern. Ich gebe hier einen zusammenfassenden Bericht über die Hauptergebnisse unserer vor etwa 25 Jahren begonnenen und heute noch nicht abgeschlossenen Arbeit und

versuche, die Ergebnisse zu deuten. GOLDSCHMIDT hat in der vorhergehenden Arbeit unsere Schlußfolgerungen kritisch überprüft und seine Auffassung dargelegt. Ich genieße dankbar den Vorteil, GOLDSCHMIDTS Kritik zu kennen und werde, unbeschadet der großen Verehrung für meinen früheren Lehrer, gerade dort mich bemühen, sorgfältig zu referieren und Argumente zusammenzutragen, wo ich Einwände zu erwarten habe.

2. Das Untersuchungsobjekt

Ein Objekt, das sich für Intersexualitätsstudien eignen soll, muß vor allen Dingen in beiden Geschlechtern stark verschieden sein. Das trifft in extremer Weise für unser Objekt *Solenobia triquetrella* F. zu. Ich kenne kein Organ, in welchem sich das Weibchen (Abb. 1 a) nicht stark vom Männchen (Abb. 1 d) unterscheiden würde. So beträgt, um nur einige Beispiele herauszugreifen, die Zahl der Augenfacetten beim Weibchen rund 80, beim Männchen 340, die Zahl der Fühlerglieder beim Weibchen 20, beim Männchen 30; außerdem verhält sich die Länge des Fühlers ♀:♂ etwa wie 1:2,5. Ebenso groß sind die Unterschiede in anderen Organen. Zu all dem kommt, daß das Weibchen flügellos, das Männchen normal beflügelt ist.

Es bedeutet weiter für unsere Zwecke einen großen Vorteil, daß der sexuelle Dimorphismus auch im Puppenstadium extrem groß ist. Abb. 2 gibt im ersten Bild eine weibliche Puppe, im letzten eine männliche in Ventralansicht. Zwischen diesen beiden Extremen stehen die Intersexe. Unser Objekt ist klein; das bringt zwar in der Handhabung und Züchtung manche Schwierigkeiten, andererseits aber auch den unschätzbareren Vorteil, daß die Tiere als Ganzes geschnitten werden können. Nur so kann die innere Anatomie von Intersexen genau analysiert werden.

¹ R. GOLDSCHMIDT, *Die sexuellen Zwischenstufen* (Springer, Berlin 1931). Hier die gesamte Literatur über Intersexualität bis 1930.

² E. WITSCHI, *Sex and internal Secretions* (Baillière, Tindall & Co., London, 1939).

³ R. GOLDSCHMIDT, Bibliogr. Genetica 11 (1934); Genetica 20, 1 (1938).

⁴ P. A. KOSMINSKY, C. r. Acad. Sci. de l'U.R.S.S. 22, 9, 615 (1939). Literatur bis 1931 bei GOLDSCHMIDT, 1931.

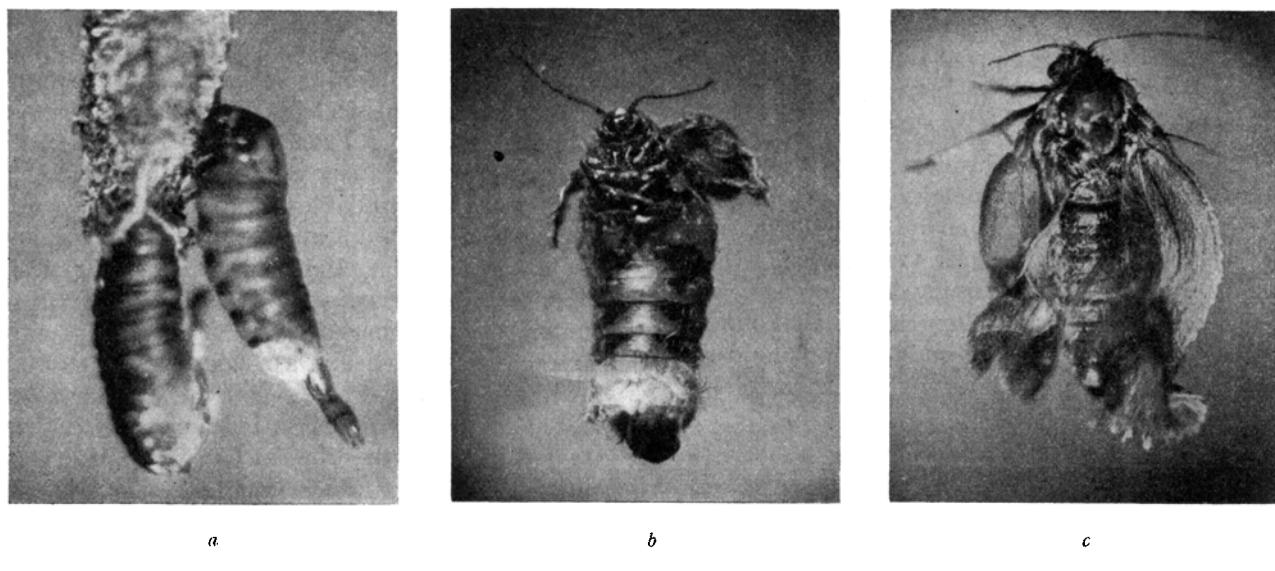


Abb. 1. a Normales Weibchen, Legeröhre streckend; ventral unter der Legeröhre der Afterwollbusch, die beiden weißen Pünktchen am Thorax sind die Flügelstummeln. b Weibchenähnliches Intersex, asymmetrisch (vgl. Fühler, Flügel), Abdomen weibchenähnlich, Legeröhre aber nicht normal. c Männchenähnliches Intersex, Abdomen relativ weiblich. a-c Vergr. ca. 10mal.

Im rein Tatsächlichen bestehen zwischen den Feststellungen GOLDSCHMIDTS an intersexen Lymantrien und unsrern Befunden an intersexen Solenobien manche Verschiedenheiten. Diese mögen z. T. artspezifisch sein, z. T. vielleicht aber auch daher röhren, daß bei unserm Objekt der sexuelle Dimorphismus viel größer ist als bei Lymantria und uns viel mehr geschlechtsdimorphe Merkmale zur Verfügung stehen. Deshalb ist das sexuelle Mosaik der intersexen Solenobien viel augenscheinlicher und leichter zu analysieren als bei Lymantria. Außerdem ist es mit den Methoden der Variationsstatistik zumeist ziemlich genau erfassbar.

3. Der Bau der Interexe

Auf zwei verschiedenen Wegen kann man bei *Solenobia triquetrella* Interexe bekommen. Triquetrella vermehrt sich mancherorts noch rein bisexuell. Außerdem aber gibt es zwei thelytok parthenogenetische Rassen, eine diploide und eine tetraploide. Kreuzt man diploid parthenogenetische Weibchen mit Männchen der bisexuellen Rasse, so entsteht eine normale F_1 . Kreuzt man dagegen tetraploid parthenogenetische Weibchen mit Männchen, so entsteht ein triploider F_1 -Bastard, der intersex ist.

Außerdem ergab eine Artkreuzung Interexe. Kreuzt man triquetrella ♀ × fumosella ♂, so entsteht eine normale F_1 . Die reziproke Kreuzung dagegen ergibt in F_1 , analog wie bei den Rassekreuzungen von Lymantria, normale diploide Männchen und diploide interexe Weibchen (vgl. SEILER¹). Wie solche Interexe aussehen, zeigt Abb. 2 für das Puppenstadium, Abb. 1 b und c für die Imago.

Die Schilderung des Baues der Interexe vereinfacht sich, wenn ich die beiden folgenden Hauptergebnisse vorwegnehme:

1. Das sexuelle Mosaik der triploiden gleicht in allen Stücken dem der diploiden intersexen Tiere; abgesehen davon, daß die triploiden gemäß ihres dreifachen Chromosomensatzes größer sind als die diploiden.



d
Normales Männchen. Vergr. 4 mal.

¹ J. SEILER, Exper. 5, 115 (1949). Die ausführliche Arbeit erscheint im Arch. Jul.-Klaus-Stiftung 24, 122 (1949).

2. Bei beiden Kreuzungen treten in ein und derselben Geschwisterschaft Interexe aller Grade auf (Abb. 2).

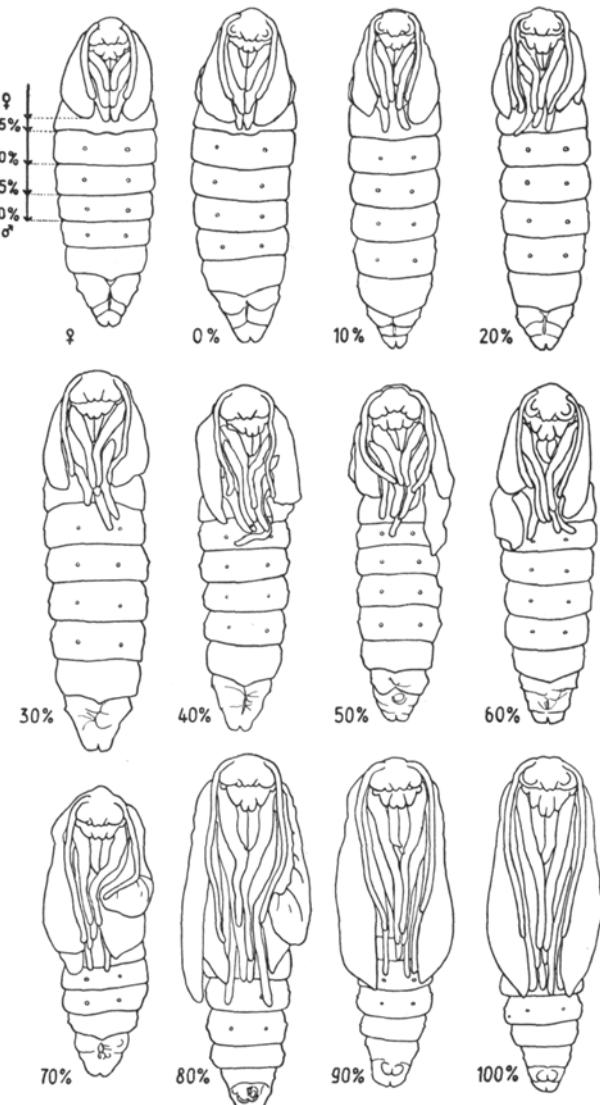


Abb. 2. Ventralansicht von Puppen einer F_1 -Geschwisterschaft. Zwischen dem normalen Weibchen (erstes Bild) und dem normalen Männchen (letztes Bild) alle Grade der Intersexualität. An der ersten Puppe ist gezeigt, wie die Klassengrenzen für die Interexe gesetzt wurden. Vergr. 9mal.

Damit sind wir der Notwendigkeit, die Resultate beider Kreuzungen getrennt zu besprechen, enthoben und brauchen in Zukunft auf die Art, wie unsere Interexe entstanden sind, keine Rücksicht mehr zu nehmen.

Bei der Analyse des Baues der Interexe steht vor allem eine Hauptfrage zur Beantwortung: Wenn ein Tier in einem Merkmal intersex ist, wie verhalten sich dann die andern Merkmale? Besteht zwischen ihnen eine positive Korrelation im Grade der Intersexualität und gilt das für alle Grade der Intersexualität? Oder ist das nicht so, und gibt es, entsprechend der Auffassung, welche GOLDSCHMIDT für Lymantria vertritt, eine bestimmte Reihenfolge, in welcher die einzelnen Merkmale intersex werden? Sollte das letztere der

Fall sein, so müßte jede sexuelle Zwischenstufe ihr besonderes sexuelles Mosaik aufweisen.

Die Alternative kann mit absoluter Sicherheit entschieden werden, wenn die folgenden Forderungen erfüllt sind: 1. es müssen möglichst viele, auf alle Körperregionen verteilte Merkmale berücksichtigt und für jedes einzelne Intersex geprüft werden; 2. es ist das sexuelle Mosaik möglichst vieler Individuen, die allen Intersexualitätsgraden angehören, zu analysieren; 3. der Intersexualitätsgrad der Merkmale soll, wo immer möglich, in präzisen Zahlenwerten ausgedrückt werden.

Um das tun zu können, nahmen wir den weiblichen Wert eines Merkmals als Basiswert und setzen ihn = 0%ige Intersexualität und den männlichen Wert als 100%ige Intersexualität; zwischen 0 und 100 liegen dann die intersexen Werte. Auf Grund dieser Methode läßt sich das sexuelle Mosaik eines *J*-Tieres mit ziemlicher Genauigkeit bestimmen.

Die hauptsächlichsten Ergebnisse unserer Analyse der Interexe versuche ich in wenige Sätze zu fassen. Das Tatsachenmaterial findet sich in den Arbeiten von SEILER¹, KEIL², BEYER³, NÜESCH⁴, FLORIN⁵ und HUMBEL⁶.

Zu den schon erwähnten beiden Hauptpunkten kommen die folgenden:

3. Ist ein Tier in einem Merkmal der äußern oder innern Anatomie intersex, so ist es in allen andern Merkmalen durchschnittlich in demselben Grad intersex. Das gilt für alle Stufen der Intersexualität und ist an sehr großem Material an *F*₁-Puppen (vgl. Abb. 2) und Imagotieren festgestellt.

Es kann für unser Objekt also keine Rede davon sein, daß die einzelnen Organe bzw. Merkmale in einer bestimmten Reihenfolge intersex würden und daß das sexuelle Mosaik der verschiedenen Intersexualitätsgrade im Prinzip verschieden wäre. Die oben gestellte Alternative ist eindeutig zuungunsten der GOLDSCHMIDTSchen Auffassung entschieden.

4. Die Übereinstimmung der einzelnen Merkmale oder Organe im Grade der Intersexualität ist aber keineswegs eine absolute. Bei paarigen Organen können zwischen links und rechts große Unterschiede bestehen, und ebenso große können zwischen verschiedenen Organen vorhanden sein (vgl. Abb. 2 und 1 b, c).

Als Regel aber gilt, daß die Korrelation zwischen links und rechts und zwischen verschiedenen Organen

um so besser ist, je näher ein Intersex den reinen Geschlechtern steht. Die Korrelation ist bei intermediären Intersexen dagegen schlecht (vgl. Abb. 2, 30–70%). Hier hat man oft den Eindruck eines chaotischen Durcheinanders, und ich kann verstehen, daß MEISENHEIMER¹, der ebenfalls triploide Interexe analysierte, zur Feststellung kam: «Die Regel ist die Regellosigkeit».

Für die Deutung des Phänomens der Intersexualität ist es von großer Bedeutung, daß bei Solenobia die Möglichkeit besteht, zwei Entwicklungsstadien an ein und demselben Tier vergleichen zu können. An den *F*₁-Puppenhüllen kann man den *J*-Grad des 1., 2. und 3. Beines, der Fühler, des Vorder- und Hinterflügels, und bis zu einem gewissen Grad auch den der äußern Genitalien ablesen (vgl. Abb. 2) und mit dem *J*-Grad derselben Organe bei den zugehörigen Imagotieren vergleichen. Dieser Vergleich führte zu dem folgenden Ergebnis:

5. Der *J*-Grad der genannten Organe stimmt bei den *F*₁-Puppen und den zugehörigen Imagotieren überein. Das gilt für alle Grade der Intersexualität.

Die Feststellungen, welche bis jetzt gemacht wurden, beziehen sich auf den gesamten Bau der Interexe. Jetzt sollen noch zwei Gruppen von Organen gesondert betrachtet werden. Sie tragen zum Verständnis des Phänomens der Intersexualität besonders viel bei.

Die erste Gruppe besteht aus solchen homologen Organen, die aus geschlechtsdimorphen Zellen aufgebaut sind. Hierher gehören z. B. Ovar/Hoden einerseits, die Anfangsteile der Eileiter und Samenleiter andererseits; die Anfangsteile der Eileiter aus einem flachen Plattenepithel, die der Samenleiter aus einem großkernigen, hohen Zylinderepithel bestehend (Abb. 4). Das sexuelle Mosaik beider Organe, also das der Keimdrüsen und der proximalen Gonodukte ist im Prinzip bei den Intersexen dasselbe. Für die Keimdrüsen gilt folgendes:

6. Weibchenähnliche und männchenähnliche *J*-Tiere haben, in der Regel wenigstens, noch mehr oder minder normale Ovarien bzw. Hoden, deren Keimzellen zur vollen Reife gelangen. Schon bei diesen Intersexualitätsgraden können aber in den Keimdrüsen beiderlei Keimzellen vorhanden sein.

Die Keimdrüsen der intermediären Interexe bestehen aus mehr oder minder normalen Hodenfächern und mehr oder minder normalen Eiröhren, beiderlei Keimfächer in jeder denkbaren Kombination vereinigt (Abb. 3a). Wie für alle andern Organe gilt auch für die Keimdrüsen, daß zwischen links und rechts starke Asymmetrien bestehen können und die Korrelation des Mengenverhältnisses Ei/Samenmaterial im Vergleich zum *J*-Grad der übrigen Organe auch hier bei intermediären Intersexen sehr unvollkommen ist.

¹ J. SEILER, Biol. Zbl. 47, 426 (1927); Arch. Entw. Mech. 119, 543 (1929); Rev. suisse Zool. 42, 437 (1935); Z. ind. Abst. u. Vererb. 72, 361 (1936); Rev. suisse Zool. 44, 283 (1937); Z. ind. Abst. u. Vererb. 79, 473 (1941); Arch. Jul.-Klaus-Stiftung 20, 217 (1945); Verh. int. Zool. Kongr., Paris 1948; Exper. 5, 115 (1949); Arch. Jul.-Klaus-Stiftung 24, 122 (1949).

² J. KEIL, Z. ind. Abst. u. Vererb. 72, 313 (1936).

³ R. BEYER, Z. ind. Abst. u. Vererb. 79, 83 (1940).

⁴ H. NÜESCH, Arch. Jul.-Klaus-Stiftung 16, 373 (1941); Arch. Jul.-Klaus-Stiftung 22, 221 (1947).

⁵ J. FLORIN, Arch. Jul.-Klaus-Stiftung 20, 363 (1945).

⁶ F. HUMBEL, Rev. suisse Zool., im Druck (1950).

¹ J. MEISENHEIMER, Zool. Jb. 41 (1924).

Außerdem ist für diesen Intersexualitätsgrad typisch, daß die Keimdrüsen häufig nur sehr wenig Keimmaterial haben.

7. Vereinzelt gibt es bei Intersexen Keimfächer mit beiderlei Keimmaterial (Abb. 3b), proximal Samenzellen, distal Eimaterial. Wir nannten solche Fächer, die im Sinne der GOLDSCHMIDTSchen Theorie gedeutet werden können, Drehfächer. Ihre Zahl beträgt in unserm Material 3%, berechnet auf die Gesamtzahl der untersuchten Keimfächer (4024); sie beträgt 6%, wenn man nur solche Keimdrüsen berücksichtigt, welche auch sonst beiderlei Keimmaterial haben (Gesamtzahl der Keimfächer 2188, vgl. BEYER¹, S. 100). Auch in Drehfächern entwickeln sich Ei- und Samenzellen zur Reife.

An großem Material von Raupen, Puppen und Imagotieren haben wir die Frage sorgsam geprüft, ob Keimdrüsen mit gemischem Keimmaterial in Umwandlung vom Ovar zum Hoden begriffen sind, wie GOLDSCHMIDT meint. Wir haben keine Tatsachen gefunden, welche in diesem Sinne sprechen würden, können vielmehr mit Sicherheit sagen, daß sich im Prinzip das sexuelle Mosaik der intersexen Keimdrüse im Laufe der Entwicklung nicht ändert (vgl. Statistik bei BEYER, S. 98 u.f.).

Eileiter und Samenleiter sind nur in ihren Anfangsteilen homolog. Für diese gilt folgendes:

8. Die proximalen Gonodukte zeigen ein unregelmäßiges Mosaik aus typischem weiblichem Plattenepithel und typischem Vas-deferens-Epithel (Abb. 4). Ein Mitteldring zwischen beiden Epithelen gibt es nicht, ebenso wenig wie zwischen Eizelle und Samenzelle.

¹ R. BEYER, Z. ind. Abst. u. Vererbg. 79, 83 (1940).



Abb. 4. Proximaler Gonodukt mit Vas-deferens-Einsprenglingen (1) zwischen weiblichem Plattenepithel (2). Als Anhang ein Vas-deferens-Blindsack (3). Vergr. 200mal.

Die Anordnung der Vas-deferens-Einsprenglinge oder, wenn man will, der Eileiter-Einsprenglinge, ist in räumlicher Hinsicht regellos; das ist bei den Imagotieren nicht anders als bei den *F₁*-Puppen. Außerdem können auch hier wieder zwischen links und rechts Verschiedenheiten bestehen, und auch hier ist die Korrelation bei intermediären Intersexen am schlechtesten. Das Quantitätsverhältnis beider Komponenten steht aber sichtlich in Korrelation zum Intersexualitätsgrad des ganzen Tieres; d.h. bei *J*-Tieren, die dem Männchen nahestehen, überwiegt das Vas-deferens-Epithel,

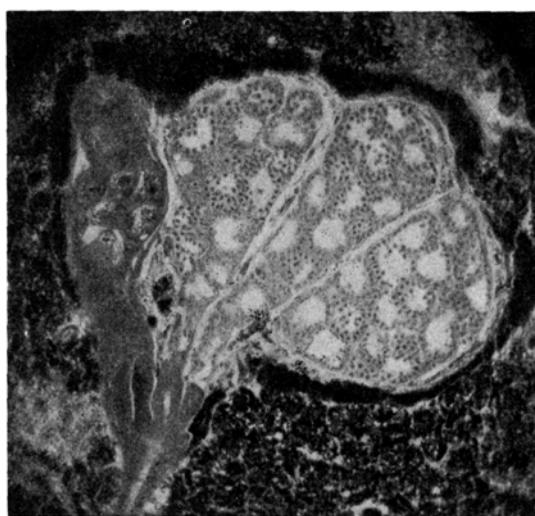
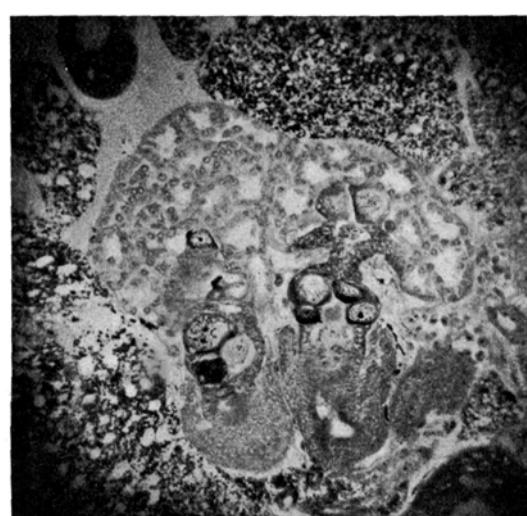


Abb. 3. a Intersex Keimdrüse mit 3 Hodenfächern und einer Eiröhre und dem gemeinsamen Gonodukt. b Intersex Keimdrüse mit 2 Drehfächern, proximal Spermatozytzen, distal Ei- und Nährzellen. Außerdem ist rechts noch ein reines Hodenfach vorhanden. Vergr. 114mal.



b

chenähnlichen Intersexen das Eileiterepithel. Anhaltspunkte dafür, daß sich das sexuelle Mosaik im Laufe der Entwicklung im Prinzip ändern würde, haben wir hier ebenso wenig wie bei der intersexen Keimdrüse. Diese Feststellung beruht auf

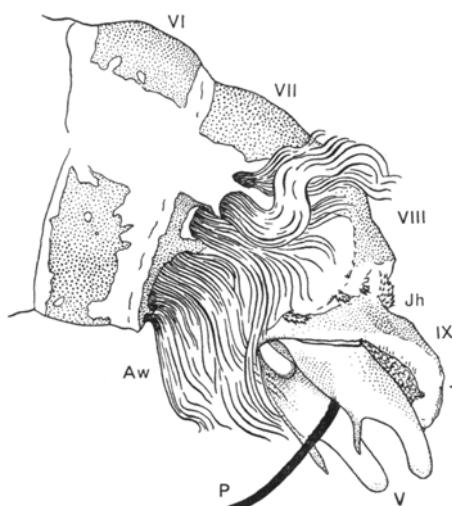


Abb. 5. Intersexes Abdomen; Afterwollareale (*Aw*) unzusammenhängend, Intersegmentalhautausstülpungen (*Jh*) und die männlichen Kopulationsorgane Penis (*P*), Tegumen (*T*) und Valven (*V*). Vergr. 33mal.

einer sorgfältigen Prüfung des histologischen Bildes von der spinnreifen Raupe ab durch alle Puppenstadien bis zum fertigen Imagotier.

Im Prinzip gleich wie die proximalen Gonodukte verhalten sich viele andere homologe Körperteile, die geschlechtsdimorph sind. So hat das Weibchen im 7. Segment lateral und ventral den Afterwollbusch (vgl.

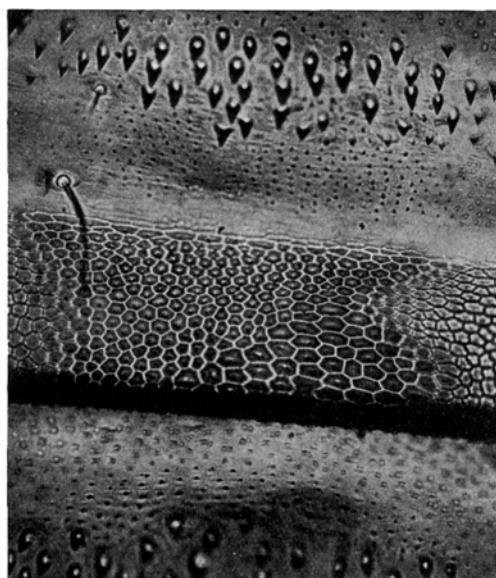
Abb. 1 a); beim Männchen ist der Pleurit und Sternit wie in den übrigen Abdominalsegmenten. Beim Intersex (Abb. 5) haben wir im 7. Segment typische Afterwollareale und in unregelmäßiger Anordnung dazwischen typisch männliche Areale.

Ich erwähne weitere analoge Beispiele: die Intersegmentalhaut zwischen dem 7. und 8. und dem 8. und 9. Segment hat beim Weibchen dornartige Borsten, beim Männchen ist sie glatt, und beim Intersex haben wir ein unregelmäßiges Mosaik aus rein männlichen und rein weiblichen Bezirken. Diese letzteren sind meist ausgestülpt (Abb. 5, *Jh*), was verständlich ist, da die Intersegmentalhaut beim Weibchen ausgedehnter ist als beim Männchen.

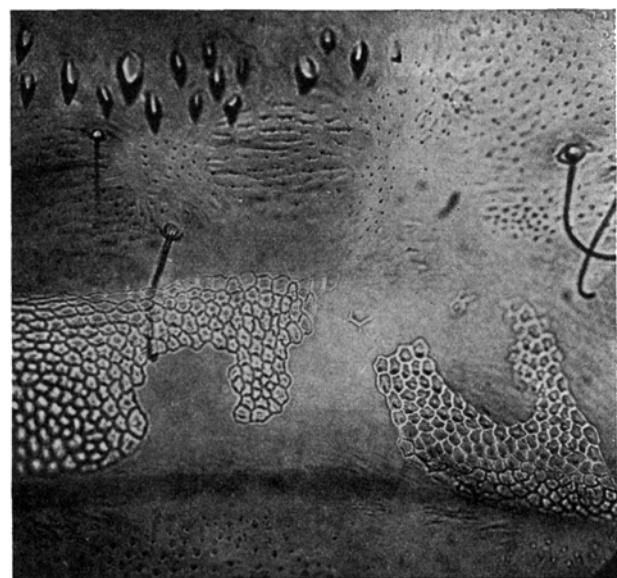
Was für die Imago gezeigt wurde, kann auch an der *F₁*-Puppe demonstriert werden. So zeigt die Intersegmentalzone der Abdominalsegmente eine wabige Oberflächenstruktur. Diese polygonalen Felder sind beim Weibchen durchschnittlich größer und mehr länglich, beim Männchen kleiner und regelmäßiger. Und beim Intersex haben wir wieder das unregelmäßige, fleckige Mosaik von weiblicher und männlicher Felderung (Abb. 6 a).

Besonders augenfällig ist der Unterschied beider Geschlechter in der Intersegmentalzone zwischen dem 7. und 8. Segment. Sie ist beim Weibchen fast ganz glatt, beim Männchen gefeldert, wie zwischen den übrigen Abdominalsegmenten. Und auch hier zeigen die Intersexen ein unregelmäßiges Mosaik aus glatten weiblichen und gefelderten männlichen Arealen; beide Komponenten sind, wie immer, scharf gegeneinander abgegrenzt (Abb. 6 b).

Gleiches könnte an andern geschlechtsdimorphen Bildungen demonstriert werden, wie z.B. der Pig-



a



b

Abb. 6. Ausschnitte aus intersexen Puppen. a Gefelderte Intersegmentalzone (*J*) mit einem weiblichen Feld, umgeben von männlicher, kleinerer Felderung. b Intersegmentalzone zwischen 7. und 8. Segment mit männlicher Felderung und glatten, ungefelderten weiblichen Arealen. Vergr. a und b 145mal.



Abb. 6c. Ventralansicht der ersten Abdominalsegmente (2-4) einer intersexen Puppe mit hellen männlichen und dunkleren weiblichen Arealen, ganz dunkel 2 gefelderte Intersegmentalzonen.
Vergr. 72mal.

mentierung (Abb. 6c; die weißen Flecken sind die männlichen, die pigmentierten die weiblichen Areale), der Beborstung usw. Man erhält den Eindruck, daß es bei *Solenobia* überhaupt keine homologen Organe gibt, die nicht geschlechtsdimorph wären und daß es nur von der Gründlichkeit der Untersuchung abhängt, ob die sexuellen Unterschiede entdeckt oder übersehen werden.

Den in Punkt 8 zusammengefaßten Feststellungen dürfen wir aus den eben erwähnten Gründen wohl die folgende, umfassendere Formulierung geben:

9. *Wo immer in homologen Organen ein Geschlechtsdimorphismus nachgewiesen ist, zeigen die Intersexen ein unregelmäßiges, fleckiges von Tier zu Tier wechselndes Mosaik zwischen rein weiblichen und rein männlichen Arealen. Diese sind zumeist deutlich gegeneinander abgegrenzt wie die einzelnen Steinchen in einem Mosaikbild. Das quantitative Verhältnis der weiblichen Komponenten zu den männlichen steht in der Regel in relativ guter Übereinstimmung mit dem Intersexualitätsgrad des ganzen Tieres.*

Die letzte Gruppe von Organen, über die noch zu referieren ist, zeichnet sich dadurch aus, daß sie nur in einem Geschlecht vorkommt und im andern kein Homologon vorhanden ist. Hierher gehören die distalen Gonodukte mit ihren mannigfachen Anhangsgebilden und die eigentlichen Kopulationsorgane. Die genannten Organe sind zum kleineren Teil mesodermalen Ursprungs, zum überwiegenden Teil sind es ektodermale Bildungen.

Die letzteren gehen aus larvalen Anlagen, den sog. Imaginalscheiben, hervor. Das Weibchen hat im 7., 8. und 9. Segment paarige, ventrolaterale Imaginalscheiben (Abb. 8a). Aus ihnen gehen hervor: der Afterwollbusch im 7. Segment, die Bursa mit der weiblichen Geschlechtsöffnung, das Receptaculum seminis,

die Kittdrüse und der distale Teil des Ovidukts mit der Legeöffnung im 8. und 9. Segment. Die männlichen Genitalorgane gehen, abgesehen vom mesodermalen Teil des distalen Vas deferens und den mesodermalen Anhangsdrüsen, aus einer unpaaren und ventralen Imaginalscheibe des 9. Segments hervor; das ist das sog. Heroldsche Organ (Abb. 8c). Aus ihm entstehen Valven, Penis (Abb. 5) und Ductus ejaculatorius (Abb. 7, 6).

Man sieht, es handelt sich um reichlich komplizierte Gebilde, die in beiden Geschlechtern aus verschiedenen Anlagen hervorgehen und die deshalb auch nicht homolog sind. Dementsprechend haben wir in diesen Bezirken des Genitalapparates beim Intersex auch nie Mosaikbildungen.

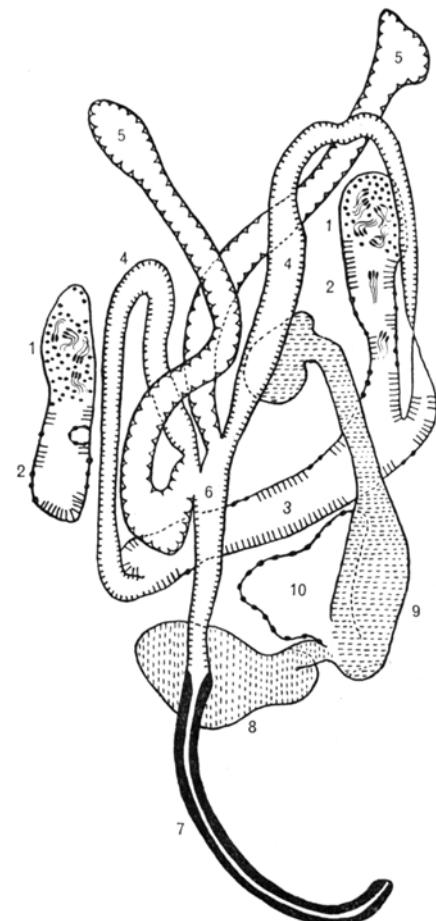


Abb. 7. Rekonstruktion der Keimdrüse und Gonodukte eines intersexen Tieres (Dorsalansicht). Vergr. 35mal. 1 Hoden, 2 proximales Vas deferens mit Mosaik aus weiblichem Plattenepithel und zylindrischem Vas-deferens-Epithel, 3 «Brücke» zwischen den paarigen Gonoduktien, 4 distales Vas deferens, 5 Anhangsdrüse, 6 Ductus ejaculatorius, 7 Penis, 8-10 Organe des weiblichen Genitalapparates.
8 Receptaculum, 9 Bursa, 10 unpaariger Ovidukt.

Im Rahmen dieses Referats ist es fast unmöglich, die Verhältnisse bei den Intersexen anschaulich zu schildern. Unter Hinweis auf eine Rekonstruktion des Genitalapparates eines männchenähnlichen *J*-Tieres (Abb. 7) muß es genügen, die prinzipiell wichtigen Ergebnisse kurz zu formulieren:

10. Von den Organen, die nur in einem Geschlecht vorkommen und im andern kein Homologon besitzen, sind beim Intersex in der Regel sowohl die männlichen als auch die weiblichen vorhanden (Abb.7). Bei intermediären Intersexen sind beiderlei Organe dieser Kategorie meist gleich kümmerlich ausgebildet; bei Intersexen, die dem Männchen nahestehen, kommen nur die männlichen Genitalorgane mehr oder minder normal zur Ausbildung. Die weiblichen werden wohl angelegt und entwickeln sich auch, aber in teratologischer Richtung. Letzten Endes erfährt zwar das, was vorhanden ist, histologisch eine imaginalen Ausdifferenzierung (und kann deshalb zumeist eindeutig identifiziert werden), aber es kommt nicht zur Ausbildung eines organisierten Ganzen. Entsprechendes gilt für die weibchenähnlichen J-Tiere.

Ich skizziere flüchtig konkrete Fälle: Neben einem mehr oder minder normalen männlichen Genitalapparat (vgl. Abb.7) kann beispielsweise vorhanden sein: eine kleine Bursa oder ein Oviduktstück oder irgendein anderes Element des weiblichen Apparates, oder es sind mehrere Elemente vorhanden, mehrere Oviduktblasen, Kittdrüsen usw., und zwischen den einzelnen Teilen kann ein Zusammenhang bestehen (wie z. B. in Abb.7), oder er fehlt.

Nur Tiere, die den reinen Geschlechtern sehr nahe stehen, haben in der Regel (aber nicht immer!) einen einfachen Genitalapparat.

Man kann sich im Hinblick auf die GOLDSCHMIDT-sche Theorie fragen: Werden bei Intersexen erst die Organe des weiblichen Genitalapparates angelegt und bleiben diese dann in der Entwicklung stecken, wenn der Umschlag erfolgt, und der männliche Apparat angelegt wird und sich zu differenzieren beginnt? Oder handelt es sich um simultane Entwicklungsvorgänge, wobei die Entwicklungsimpulse weder für die Genitalorgane des einen noch für die des andern Geschlechtes ganz ausreichen? Ich glaube, wir können auch hier eine eindeutige Antwort geben. Sie lautet:

11. Bei triploiden wie bei diploiden J-Tieren treten die Organe des weiblichen und die des männlichen Genitalapparates schon in ihrer ersten Anlage nebeneinander auf. Sie zeigen auf einem gegebenen Stadium der larvalen Entwicklung den Differenzierungsgrad, der für dieses Stadium bei der Normalentwicklung charakteristisch ist.

Das zeigt die Abb.8, die von drei genau gleich alten, sagittal geschnittenen Raupen in *a* die Imaginalscheiben eines normalen Weibchens, in *c* das Herold-sche Organ eines normalen Männchens und in *b* die Verhältnisse in einem intersexen Tier wiedergibt, mit den Imaginalscheiben beider Geschlechter im Herold-schen Organ die Valven- und Penisfalten und Anlage des Ductus wie bei der normalen Entwicklung. In einer Spezialuntersuchung, die im Gang ist, sollen diese Dinge in den Einzelheiten weiter abgeklärt werden.

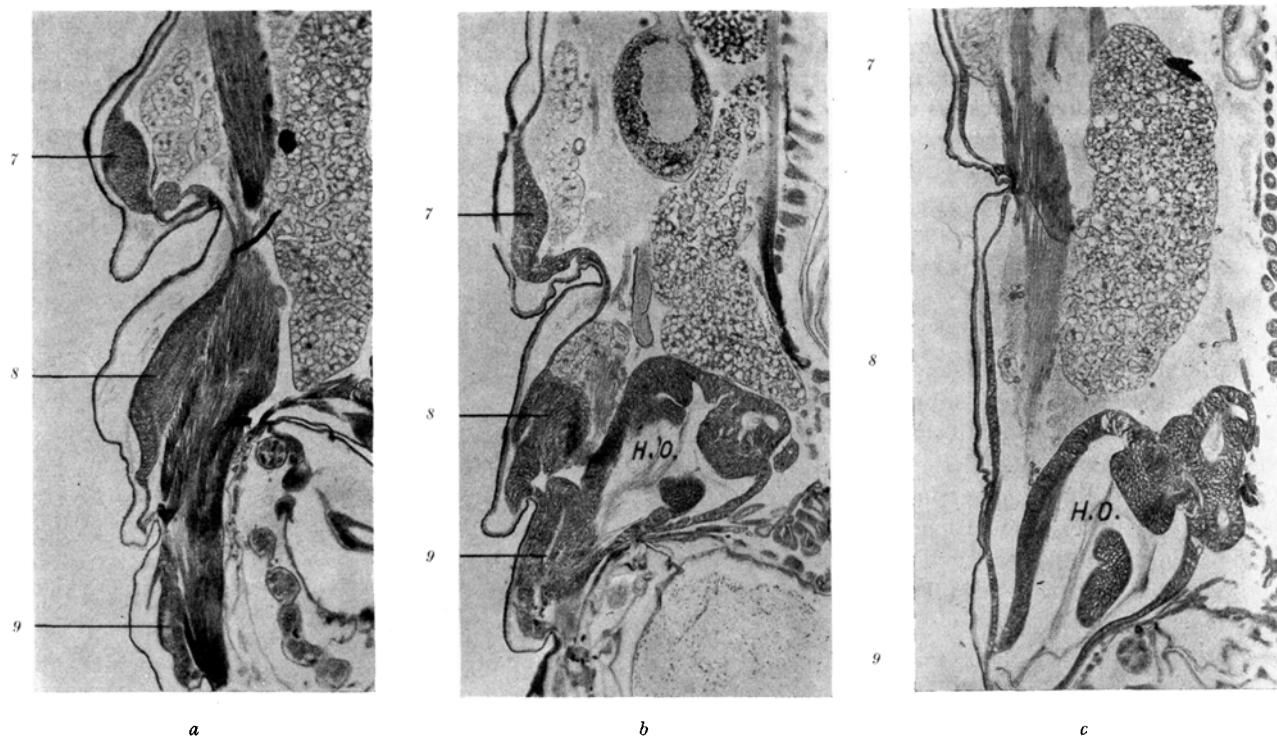


Abb.8. Sagittalschnitte durch drei gleich alte Raupen. *a* Normales Weibchen mit Imaginalscheiben im 7., 8. und 9. Segment. *b* Intersex mit den weiblichen Imaginalscheiben und dem Heroldschen Organ (*H.O.*). *c* Normales Männchen mit Heroldschem Organ im 9. Segment. Vergr. 110mal.

Nach der gegebenen Schilderung der Tatsachen wird es kaum noch notwendig sein, zu sagen, daß die im Laufe der Entwicklung abnormale Wege einschlagenden «Organe» des doppelten Genitalapparates weder mit Embryonalstadien der Normalentwicklung noch mit Wachstumsstadien der Normalentwicklung identifiziert werden dürfen. Sie in diesem Sinne zu deuten, wäre rein willkürlich.

4. Die Geschlechtsfaktorenkonstellation bei *Solenobia*

Wir bemühten uns seit Jahren, auch an *Solenobia* eine Geschlechtsfaktorenanalyse durchzuführen, wie sie GOLDSCHMIDT an *Lymantria* glückte. Doch fanden wir bis heute keinen gangbaren Weg. Unsere Triploiden scheiden aus, weil in der Meiose die Chromosomen zufallsmäßig verteilt werden und eine Weiterzucht über Generationen deshalb nicht möglich ist. Die Artkreuzung *fumosella* × *triquetrella* scheidet aus, weil der F_1 -Bastard fast ganz steril ist. Somit sind wir vorerst noch auf Analogieschlüsse angewiesen.

Wie geschildert, ergab unsere Artkreuzung im Prinzip dasselbe Resultat, das GOLDSCHMIDT an *Lymantria* erhielt. Kreuzt man Weibchen einer *Lymantria* Rasse mit starker Valenz der Geschlechtsfaktoren *F* und *M* mit Männchen einer schwachen Rasse, so entsteht eine normale F_1 , während die reziproke Kreuzung in F_1 normale Männchen und intersexe Weibchen ergibt. Dieses Resultat erhielten auch wir und zögern deshalb nicht, GOLDSCHMIDTS Vorstellungen über Geschlechtsbestimmung auf unser Objekt zu übertragen. *Fumosella* müßte demnach die schwache, *triquetrella* die starke Rasse bzw. Art sein. Jedes Geschlecht hat nach GOLDSCHMIDT *F*- und *M*-Faktoren, und bei der Geschlechtsbestimmung kommt es, um die wesentlichsten Überlegungen kurz ins Gedächtnis zu rufen, auf das Quantitätsverhältnis *F*:*M* an. Überwiegt *F*, so entsteht ein Weibchen, überwiegt *M*, so entsteht ein Männchen. Im Normalfall wird dieses Quantitätsverhältnis durch den Geschlechtschromosomenmechanismus automatisch so geregelt, daß entweder *F* oder *M* überwiegt. Kreuzt man nun zwei Rassen oder Arten, in welchen die Geschlechtsfaktoren in ihrer Valenz nicht aufeinander abgestimmt sind, so erhalten wir dann Intersexe, wenn weder *F* noch *M* dominiert. Wir dürfen für unsern Fall also annehmen, daß bei den genetischen Weibchen mit der Konstitution $2A + xy$ die Geschlechtsfaktoren *F* und *M* mehr oder minder im Gleichgewicht sind und eben deshalb Intersexe entstehen.

Warum aber treten innerhalb der Chromosomenkonstitution $2A + xy$ Intersexe aller Grade auf? Auf dieselbe Frage stoßen wir auch bei den Triploiden, deshalb sei sie zunächst zurückgestellt.

Die Geschlechtschromosomen/Autosomen-Konstitution der Triploiden ergibt sich aus folgenden Tatsachen

und Überlegungen: Es gibt eine diploide parthenogenetische *Triquetrella*; gekreuzt mit Männchen der diploid bisexuellen Rasse erhält man eine F_1 , bestehend aus normalen Weibchen und Männchen. Also müssen die diploid parthenogenetischen Weibchen die $2A + xy$ -Konstitution haben.

Nun entsteht die tetraploid parthenogenetische Form – wie mit fast absoluter Sicherheit bewiesen werden kann – aus der diploid parthenogenetischen durch Verdoppelung ihres Chromosomenbestandes im Gefolge einer Verschmelzung von Furchungskernen. Also müssen die tetraploid parthenogenetischen *triquetrella*-Weibchen $4A + 2(xy)$ haben. Während der Meiose wird dieser Bestand auf den diploiden reduziert, und es muß die Kreuzbegattung nach dem folgenden Schema ablaufen:

$$\text{Ei } (2A + xy) + \text{Sperma } (A + x) = 3A + 2x + y.$$

Da $2A + xy$ weibchenbestimmend und $2A + 2x$ männchenbestimmend sind, muß $3A + 2x + y$ Intersexe ergeben, gleichgültig, ob es auf das Quantitätsverhältnis *A*:*x* ankommt, was mir für meinen Fall am wahrscheinlichsten scheint, oder auf das Verhältnis *x*:*y*, was GOLDSCHMIDT annimmt. In jedem Fall liegt die triploide Konstitution zwischen denjenigen der reinen Geschlechter. *F* und *M* müssen also auch hier mehr oder minder im Gleichgewicht sein; eben deshalb treten Intersexe auf. Dem *y*-Chromosom traue ich in unserm Fall keine wesentliche Rolle zu, weil bei nächst verwandten Psychiden das *y* überhaupt fehlt!

Da so gut wie sicher alle Individuen einer Geschwisterschaft genetisch gleich sind, müßten sie auch alle denselben Intersexualitätsgrad aufweisen, wenn es allein auf die genotypische Konstitution ankäme. In Wirklichkeit treten, wie geschildert, innerhalb einer Geschwisterschaft alle Grade der Intersexualität auf. Wie ist das möglich? Dieselbe Frage stellten wir bereits für die diploiden Intersexe. Im Zusammenhang mit der Deutung unserer Ergebnisse soll sie beantwortet werden.

5. Deutung der Befunde

Die Darstellung des Tatsachenmaterials mußte skizzenhaft bleiben. Ebenso wird der Deutungsversuch sein. Ich verrate dem engeren Fachkollegen kein Geheimnis, wenn ich gestehe, vor etwa 25 Jahren mit dem Glauben ausgezogen zu sein, an meinem Objekt die Richtigkeit der GOLDSCHMIDTSchen Lehre vom Wesen der Intersexualität verifizieren und in den Einzelheiten beweisen zu können. Diese Lehre gipfelt in dem sog. Zeitgesetz der Intersexualität.

Das Resultat, vor dem ich nun stehe, entspricht insofern dem Gegenteil dessen, was ich erwartete, als heute eindeutig feststeht, daß das Zeitgesetz der Intersexualität auf *Solenobia* nicht anwendbar ist. Gleches gilt für andere Deutungsversuche (KOSMINSKY, BALTZER).

a) Goldschmidts Interpretation des Intersexualitätsphänomens und die Befunde an *Solenobia*

Zur Erzeugung der normalen Geschlechter ist ein bestimmtes Maß von Überwiegen der *F*-Faktoren über die *M*-Faktoren bzw. der *M*-Faktoren über die *F*-Faktoren Voraussetzung. Dieses Maß nennt man epistatisches Minimum (*e*). Wird *e* nicht erreicht, so entstehen Intersexe. Aus dem sexuellen Mosaik der intersexen Lymantrien leitete GOLDSCHMIDT sein Zeitgesetz ab. Bei den Intersexen beginnt die Entwicklung in der Richtung auf das eine Geschlecht, sagen wir auf das weibliche; von einem bestimmten Moment ab, dem sog. Drehpunkt, schlägt die Entwicklung in die Richtung auf das andere Geschlecht um, in unserem Fall auf das Männchen. Alle Organe, die in der ersten Phase der Entwicklung unter der Alleinherrschaft der *F*-Faktoren determiniert werden, werden weiblich determiniert. Alle Organe, die nach dem Drehpunkt unter der Herrschaft der *M*-Faktoren determiniert werden, werden männlich determiniert und differenzieren auch männlich aus, wenn die zur Verfügung stehende Entwicklungszeit noch ausreicht. Reicht sie nicht aus, so bleiben diese Organe auf einem Embryonalstadium der Entwicklung stehen. Die Lage des Drehpunktes gibt demnach ein Maß für den Intersexualitätsgrad. Liegt der Drehpunkt spät, so werden nur noch die Organe der konträren Entwicklungsrichtung erfaßt, die zuletzt determiniert werden; liegt er früh, so erhalten nur noch die Organe die Ausprägung des genetischen Geschlechts, die zuerst determiniert werden.

Daraus ergibt sich, daß jede Stufe der Intersexualität ein besonderes sexuelles Mosaik haben müßte. Damit aber steht unser Hauptergebnis der Analyse der intersexen Solenobien in Widerspruch (Punkt 3). Alle Intersexualitätsgrade von *Solenobia* haben im Prinzip dasselbe sexuelle Mosaik. Das gilt für diploide Intersex ebenso wie für triploide. Wenn ein Organ intersex ist, so haben, wie gezeigt wurde, alle übrigen durchschnittlich denselben Intersexualitätsgrad.

Auch unsere übrigen Feststellungen stehen, wie schon bei der Schilderung der Tatsachen gezeigt wurde, nicht in Übereinstimmung mit dem Zeitgesetz. In unserem gesamten Beobachtungsmaterial gibt es nur eine Feststellung, die im Sinne GOLDSCHMIDTS deutet werden könnte. Es ist die Tatsache der Existenz der Drehfächer (Punkt 7).

Dieser Drehfächer wegen hielt ich solange an der GOLDSCHMIDTSchen Lehre fest. Heute beeindrucken mich die Drehfächer nicht mehr. Abgesehen davon, daß sie selten sind, kann ihre Existenz ebensogut anders als im GOLDSCHMIDTSchen Sinne erklärt werden. Ich werde auf diesen Punkt zurückkommen. Außer diesen Drehfächern gibt es bei *Solenobia* kein Organ, an welchem ein Drehpunkt hätte nachgewiesen werden können.

b) KOSMINSKYS Deutung

Auch KOSMINSKY¹ rechnet mit einem Drehpunkt. Nach ihm beginnt die Entwicklung bei *J*-Tieren in der Richtung auf das eine Geschlecht, schlägt dann um und läuft von jetzt ab intermediär. Bei *Solenobia* gibt es, wie gesagt, keinen Drehpunkt, und die Entwicklung läuft auch nicht intermediär. Somit scheidet auch diese Deutung für unser Objekt aus.

c) BALTZERS Deutung

BALTZER hat zur Klärung der Intersexualitätsprobleme viel beigetragen, sie vor altem erstmals vom Standpunkt des Entwicklungsmechanikers aus beleuchtet^{2,3}. Manche seiner Überlegungen mögen durch die inzwischen ermittelten neuen Tatsachen überholt sein. In einem wesentlichen Punkte behält er zweifellos recht: beim Intersex wirken von Anfang und gleichzeitig beiderlei Geschlechtsfaktoren, also *F* und *M*.

d) Der eigene Deutungsversuch

Wir dürfen als sicher voraussetzen, daß bei unseren diploiden und triploiden Intersexen *F* und *M* mehr oder minder im Gleichgewicht sind. Die genotypische Situation ist also derjenigen bei zwittrigen Organismen oder bei diöcischen Objekten mit ausbalancierten Geschlechtsfaktoren vergleichbar. Für diese Formen wird niemand zögern, anzunehmen, daß die Geschlechtsbestimmung in der Regel phänotypisch ist. Bei einigen Objekten ist das ja auch direkt bewiesen, so bei *Bonellia* (BALTZER²), *Crepidula* (COE⁴), Amphibien (WITSCHI⁵) u. a. m.

Was liegt näher als die Annahme, daß auch bei unseren Intersexen mit ihren ebenfalls ausbalancierten Geschlechtsfaktoren die Entscheidung über die geschlechtliche Determinierung letzten Endes durch Faktoren gefällt wird, die phänotypischer Art sind. Es mögen innere Entwicklungsbedingungen verschiedenster Art sein, die für die Zellen, auf welche sie wirken, Außenfaktoren sind; es mögen aber auch Außenfaktoren im engeren Sinne des Wortes sein. Daß solche wirken, ist im Experiment für triploide Solenobien nachgewiesen (SEILER⁶); durch Temperaturfaktoren kann das *F*₁-Resultat nach der männlichen Seite des Intersexualitätsbereiches verschoben werden. Die Wirksamkeit von Temperaturfaktoren ist auch von KOSMINSKY und von GOLDSCHMIDT an Lymantria

¹ P. A. KOSMINSKY, C. r. Acad. Sci. de l'U.R.S.S. 22, 9, 615 (1939). Literatur bis 1931 bei GOLDSCHMIDT, 1931.

² F. BALTZER, Publ. Staz. Zool. Napoli 16, 89 (1937).

³ F. BALTZER, Rev. suisse Zool. 44, 321 (1937).

⁴ W. R. COE, J. caper. Zool. 77, 401 (1938); Biol. Bull. 75, 274 (1938).

⁵ E. WITSCHI, *Sex and internal Secretions* (Bailliere, Tindell & Co., London, 1939).

⁶ J. SEILER, Rev. suisse Zool. 42, 437 (1935).

nachgewiesen worden (vgl. GOLDSCHMIDT¹ dort S. 105). Die Annahme phänotypischer Geschlechtsbestimmung bei den Intersexen mit ausbalancierten *F*- und *M*-Faktoren liegt so nahe, daß man sich darüber wundern muß, daß sie bis jetzt noch nie zu Erklärungsversuchen herangezogen wurde. Das geschah wohl deshalb nicht, weil die Schmetterlinge im Normalfall streng genotypische Geschlechtsbestimmung haben. Das trifft für den Normalfall zu, aber den haben wir bei Intersexen ja nicht!

Wir rechnen weiter damit, daß *F* und *M* gleichzeitig wirken. Das ergibt sich vor allen Dingen aus dem, was wir über die Entwicklung der Organe sagten, die nur in einem Geschlecht vorkommen (Punkt 10, 11). Daß *F* und *M* gleichzeitig wirken, ist übrigens wohl fast eine Selbstverständlichkeit, denn auch normalerweise hat ja zumeist jedes Geschlecht auch Charaktere des andern Geschlechtes. Erst recht werden *F* und *M* gleichzeitig wirken, wenn ihre Valenz ausgeglichen ist und keiner der beiden Geschlechtsfaktoren den Gegenspieler in Schach hält oder gar ganz unterdrückt.

Endlich nehmen wir an, daß die Großzahl der Determinierungsvorgänge bei Schmetterlingen früh abläuft, schon in der embryonalen, spätestens wohl während der frühen larvalen Entwicklung. Daß diese Annahme berechtigt ist, ergibt sich schon aus den klassischen Transplantationsexperimenten von MEISENHEIMER² und KOPEC³ an Schmetterlingen, dann aber auch aus neueren entwicklungsmechanischen Untersuchungen (vgl. BODENSTEIN⁴, SEILER⁵, GEIGY⁶ u.a.).

Wir überprüfen die getroffenen Annahmen an Hand der Tatsachen:

a) Die intersexen Bildungen solcher homologer Organe oder Körperteile, welche aus geschlechtsdimorphen Zellen aufgebaut oder doch strukturell verschieden sind.

Hierher gehören in erster Linie die Keimdrüsen, deren Keimzellen sich ja morphologisch stark unterscheiden. Hierher gehören ferner die proximalen Gonodukte, die, wie geschildert, im weiblichen Geschlecht aus einem flachen Plattenepithel, im männlichen Geschlecht aus einem hohen Zylinderepithel aufgebaut sind. Endlich haben wir hier noch die intersexen Bildungen vieler homologer, geschlechtsdimorpher Körperteile zu kommentieren.

Wenn modifikatorisch wirkende Faktoren bei der geschlechtlichen Determinierung den Ausschlag geben, können wir verstehen, daß ein Intersex beispielsweise

auf der einen Seite ein mehr oder minder normales Ovar, auf der anderen Seite einen mehr oder minder normalen Hoden haben kann, obwohl doch beide Keimdrüsen auf ein und dasselbe befruchtete Ei zurückgehen. Wir verstehen auch, daß reine Eiröhren und reine Hodenfächer in jeder denkbaren Kombination in einer Keimdrüse vereinigt sein können (siehe Punkt 6).

Wenn eine Zelle einmal sexuell determiniert ist, so geht sie zwangsläufig ihren Weg, und da bei Intersexen die Entwicklung nach unserer Annahme dauernd unter der Kontrolle von *F* und *M* steht, verstehen wir, daß in ein und demselben Tier, häufig in ein und derselben Keimdrüse oder ausnahmsweise sogar in ein und demselben Keimfach Ei- und Samenzellen nebeneinander heranwachsen und zur vollen Reife gelangen.

Die viel besprochenen «Drehfächer» (Punkt 7) verlieren ihren suggestiven Nimbus. Es ist für Objekte mit phänotypischer Geschlechtsbestimmung bekannt, daß u.a. das Alter der Zellen bzw. der Tiere bei der geschlechtlichen Determinierung eine Rolle spielen kann (vgl. HARTMANN¹, dort S. 212 u.f.), und es wäre denkbar, daß der erste Schub an indifferenten Gonien bei Solenobia auf weiblich determinierende Faktoren leicht anspricht, schwerer dagegen auf vermännlichende Faktoren. Die späteren Gonien mögen sich anders, vielleicht umgekehrt verhalten. Außerdem können in der kurzen Zeit, in welcher in der Keimdrüse bei Solenobia indifferente Gonien vorhanden sind, die phänotypischen Faktoren ausnahmsweise «umschlagen». So kann man sich beispielsweise die Drehfächer entstanden denken.

Ob diese Erklärung richtig ist oder nicht, mag von sekundärer Bedeutung sein, solange Beweise fehlen. Hier soll nur gezeigt werden, daß die Drehfächer auch anders als im Sinne des Zeitgesetzes gedeutet werden können. Da die GOLDSCHMIDTSche Vorstellung sich weder auf die Keimdrüse als Ganzes noch auf das Soma übertragen läßt, kann das «Drehfach-Problem» ruhig zurückgestellt werden.

Was hier an der Keimdrüse demonstriert wurde, ließe sich *m. m.* auch an allen übrigen Organen, die geschlechtsdimorph sind (Punkt 8, 9), zeigen; denn das sexuelle Mosaik des Somas entspricht im Prinzip ja durchaus dem der Keimdrüse. Nur verrät das Soma über den Bau der intersexen Solenobien noch viel mehr als die Keimdrüse. Es tritt klar zutage, daß dann, wenn eine Zelle überhaupt sexuell determiniert wird, sie weiblich oder männlich determiniert wird. Ein anderes gibt es nicht! Zwar kann das nur an Zellen, die geschlechtsdimorph sind, direkt demonstriert werden. Das gilt aber bei Solenobia so gut wie sicher für alle Zellen eines intersexen Tieres überhaupt und darüber hinaus natürlich auch für alle Zellen der normalen Geschlechter. Sie sind entweder alle weiblich oder alle männlich de-

¹ R. GOLDSCHMIDT, *Die sexuellen Zwischenstufen* (Springer, Berlin 1931).

² J. MEISENHEIMER, *Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung I* (G. Fischer, Jena 1909); *Festschrift für Spengel* (Jena 1912).

³ ST. KOPEC, Arch. Entw. Mech. 33 (1911).

⁴ D. BODENSTEIN, Arch. Entw. Mech. 133, 156 (1935); *Ergeb. Biol.* 13, 174 (1936).

⁵ J. SEILER, Z. ind. Abst. u. Vererb. 72, 361 (1936).

⁶ R. GEIGY, Rev. suisse Zool. 48, 483 (1941).

¹ M. HARTMANN, *Die Sexualität* (G. Fischer, Jena 1943).

terminiert. Und das Wesen eines Intersexes besteht nun eben gerade darin, daß in einem Tier in unregelmäßiger räumlicher Anordnung weiblich oder männlich determinierte Zellen oder Zellgruppen nebeneinander sind und kompromißlos rein weibliche und rein männliche Bezirke aneinander schließen (vgl. Abb. 7). Irgendwelche intermediäre Organe oder Gebilde gibt es nicht, selbst nicht zwischen den beiden Komponenten des intersexen Mosaiks (wobei wir hier von den quantitativen Merkmalen, auf die wir noch zurückkommen, absehen).

Vergleicht man endlich verschiedene Intersexe gleichen Grades miteinander, so springt als erstes in die Augen, daß nicht zwei Tiere dasselbe Mosaikmuster haben.

All diese Tatsachen könnten niemals unter der Annahme erklärt werden, daß in einer ersten Phase der Entwicklung ein weibliches Muster determiniert wird, sich evtl. zu differenzieren beginnt und in einer späteren Phase, nach dem Dreieckspunkt, ein männliches Muster entsteht, sich in das weibliche einschiebt und beide zusammen passen wie die einzelnen Stücke beim «Puzzle» und beide Muster ein lückenloses Ganzes ergeben. Das ist nicht denkbar. Außerdem müßte man noch annehmen, daß das Determinationsmuster von Tier zu Tier wechselt, und gegen eine solche Annahme sprechen alle Erfahrungen der Entwicklungsmechaniker.

Es gibt nur eine Erklärung, die allen Tatsachen gerecht wird. Es ist die, daß die Determinationsvorgänge bei den Intersexen zeitlich ebenso ablaufen wie bei der Normalentwicklung, wofür schon das Differenzierungs- und Entwicklungstempo der *J*-Tiere spricht, das mit dem der normalen Geschlechter bis zum Schlüpfen der Imago Schritt hält. Und die Alternative: weiblich/männlich muß bei den *J*-Tieren ebenso für jede einzelne Zelle gefällt werden wie bei der Normalentwicklung. Nur wird sie hier genotypisch gefällt und deshalb für alle Zellen eines Individuums in gleichem Sinne, während bei den Intersexen phänotypische Faktoren, die selbst für benachbarte Zellen oder Zellgruppen verschieden sein können, den Ausschlag geben. Deshalb entsteht ein sexuelles Mosaik, das von Individuum zu Individuum verschieden sein kann.

β) Die intersexen Bildungen solcher homologer Organe, welche sich nur quantitativ unterscheiden.

Wie bei der Schilderung der Tatsachen bereits bemerkte, scheint es mir fraglich, ob es bei den reinen Geschlechtern von *Triquetrella* homologe Organe gibt, die sich *nur* quantitativ unterscheiden. Wie dem aber sei, der Unterschied, der hier in erster Linie in die Augen springt, ist ein quantitativer (lange Fühler – kurze Fühler, vielgliedriger – weniggliedriger Fühler, lange Beine – kurze Beine, viel Facetten – wenig Facetten usw.).

BALTZER hat schon darauf aufmerksam gemacht (1937), daß die intersexen Bildungen von solchen

Organen, die sich nur quantitativ unterscheiden, sowohl nach dem Zeitgesetz als auch unter der Annahme der gleichzeitigen Wirkung von *F* und *M* verstanden werden können. Steht die Entwicklung dauernd unter der Kontrolle von *F* und *M*, so ist bei den Organen, die wir jetzt im Auge haben, als Endresultat der Entwicklung etwas Intermediäres zu erwarten, gleichsam die Resultante von *F* und *M*. Rein quantitativ betrachtet sind es intermediäre Gebilde. Doch zweifeln wir nicht daran, daß für sie dasselbe gilt wie für die im letzten Kapitel besprochenen Organe.

Den rein quantitativen Merkmalen haben wir große Aufmerksamkeit geschenkt. Wir scheinen deshalb mißverstanden worden zu sein! An der Richtigkeit der BALTZERSchen Überlegungen hinsichtlich der in Frage stehenden Organe haben wir nie gezweifelt; außerdem war in keiner Phase der Arbeit an den intersexen Solenobien unser Untersuchungsziel, das Zeitgesetz zu widerlegen (den gegenteiligen Vorwurf könnte man mir vielleicht mit Berechtigung machen!). Was wir wissen wollten, war: Welcher Art ist das sexuelle Mosaik, und wie entsteht es? Bei der Beantwortung dieser Fragen spielten die quantitativen Merkmale deshalb eine besonders wichtige Rolle, weil ihr Intersexualitätsgrad mit relativ großer Genauigkeit zahlenmäßig angegeben werden kann und weil uns zahlreiche, über den ganzen Körper gleichmäßig verteilte quantitative Merkmale zur Verfügung stehen, deren Intersexualitätsgrad wir mit dem Intersexualitätsgrad solcher Organe vergleichen können, welche sich qualitativ unterscheiden.

Wirstellten fest, daß dann, wenn ein Intersex in einem Merkmal beispielsweise 50%ig intersex ist, es in allen übrigen Merkmalen durchschnittlich in demselben Grad intersex ist, gleichgültig, ob es sich um quantitative oder qualitative Merkmale handelt. Wir schließen daraus, daß die verschiedenen Blasteme im großen und ganzen in gleicher Weise auf die gegebene *F/M*-Konstellation ansprechen und daß keine prinzipiellen Unterschiede zwischen quantitativen und qualitativen Merkmalen bestehen.

γ) Die intersexen Bildungen von solchen Organen, welche nur in einem Geschlecht vorkommen.

Es sind hier die Untersuchungsergebnisse an den Kopulationsorganen zu kommentieren. GOLDSCHMIDT hat auf die große Bedeutung dieser Organe für die Interpretation des Intersexualitätsproblems immer und immer wieder hingewiesen. Wir haben deshalb gerade hier unsere Analyse am weitesten getrieben (vgl. KEIL und BEYER: äußere und innere Genitalien der *F₁*-Puppen; NÜESCH: äußere Genitalien der Imago; HUMBEL: innere und äußere Genitalien der Imago; SEILER: Genitalien der diploiden Intersexe; FLORIN: Entwicklung).

Es handelt sich, wie geschildert, im wesentlichen um ektodermale Organe, die aus Imaginalscheiben hervor-

gehen. Wir zeigten, daß beim Intersex in der Regel beiderlei Imaginalscheiben vorhanden sind und diese auf einem gegebenen Stadium der larvalen Entwicklung denselben Differenzierungsgrad erreicht haben wie bei der Normalentwicklung (Punkt 10, 11), wenn auch vielleicht mit einem «Minus an Volumen». Das ist nur denkbar, wenn *F* und *M* gleichzeitig wirken. Da es sich um nichthomologe Organe handelt, die aus verschiedenen Anlagen hervorgehen, ist es bei unserer Faktorenkonstellation auch fast selbstverständlich, daß beiderlei Organe auftreten: weder unterdrückt *M* die *F*-Reaktionen noch umgekehrt. Es reicht aber in der Regel zu Ganzleistungen nicht aus. Dazu müßte entweder *F* oder *M* dominieren, wie das bei der Normalentwicklung der Fall ist; oder es müßten, wie bei manchen Intersexen, die modifikatorischen Faktoren von Anfang eindeutig zugunsten von *F* oder zugunsten von *M* wirken. Zumeist trifft das bei den *J*-Tieren aber nicht zu. Deshalb erhalten wir in der Regel einen doppelten Genitalapparat. Wir haben dann im Prinzip dieselbe Situation wie bei Induktionsexperimenten mit einem Induktor, der aus dem einen oder anderen Grund nicht ausreicht. In beiden Fällen ist eine Minderleistung der Entwicklung die Folge, und die Variation ist da am größten – bei den entwicklungsmechanischen Experimenten sowohl wie in unserm Fall –, wo die Abweichung von den normalen Entwicklungsbedingungen am größten ist. Deshalb die unerschöpfliche Variation in der Ausbildung des Genitalapparates bei unsern intermediären *J*-Tieren!

Gelegentlich mag bei unserm Objekt die sexuelle Determinierung in manchen Organanlagen überhaupt ausbleiben. Besonders sensibel scheinen diejenigen zu sein, aus welchen der Genitalapparat hervorgeht. Was wir für diesen Fall zu erwarten haben, ergibt sich wiederum aus einem Vergleich mit entwicklungsmechanischen Experimenten. In Blastemfeldern, in welchen die Organdeterminierung unterbleibt, stoppt die Entwicklung. So verstehen wir die Tatsache, daß bei intermediären *J*-Tieren vom Genitalapparat oft fast nichts vorhanden ist. Aus demselben Grunde sind wohl auch die Keimdrüsen intermediärer *J*-Tiere oft fast leer, was hier beigelegt werden soll.

δ) Das sexuelle Mosaik als Ganzes.

Das sexuelle Mosaik der *J*-Tiere stellt, wie geschildert, kein wildes Durcheinander von Weiblichkeit und Männlichkeit dar (Punkt 3, 4, 9). Alle Merkmale eines Tieres haben, in der Regel wenigstens, durchschnittlich denselben *J*-Grad. Das ist zu erwarten, wenn die wichtigsten Determinationsschritte früh in der Entwicklung liegen. Daß wir zu dieser Annahme berechtigt sind, wurde bereits gezeigt. Im Speziellen wissen wir für *Solenobia*, daß die Segregation schon früh einsetzen muß, denn im Blastoderm beginnt bereits die sichtbare Organdifferenzierung; die Urgeschlechts-

zellen sind zu dieser Zeit schon erkennbar (LAUTENSCHLAGER¹).

Wenn aber die sexuelle Determination an Blastemfeldern einsetzt, welche noch kein Anlagenmuster, oder doch noch kaum eines haben, so ist das, was verblüfft, nicht die Tatsache, daß eine positive Korrelation besteht; auffällig ist vielmehr, daß sie so unvollkommen ist, daß vor allen Dingen zwischen links und rechts so große Abweichungen bestehen können. Hier wird nichts anderes übrigbleiben, als mit Erklärungsversuchen zurückzuhalten, bis die Entwicklungsmechanik in der Analyse der ersten Entwicklungsvorgänge bei Schmetterlingen weiter ist, als das heute der Fall ist.

Es mag deshalb auch verfrüh sein, die Tatsache kommentieren zu wollen, daß bei *J*-Tieren, die den normalen Geschlechtern nahestehen, die Korrelation besser ist als bei intermediären Tieren. An der Tatsache selbst ist für die Triploiden nicht zu zweifeln; sie scheint aber auch für die diploiden *J*-Tiere zu gelten (SEILER²). Möglich, daß die Erklärung in rein entwicklungsmechanischen Vorgängen zu suchen ist. Denkbar ist allerdings auch, daß ihr eine genotypische Ursache zugrunde liegt. Vielleicht muß mit einer normalen Fluktuation der Quantität der *F*- und *M*-Substanz gerechnet werden. Das wäre denkbar, selbst wenn *F* und *M* je nur ein Makromolekül wären. Natürlich kann das Ausmaß dieser Fluktuation nicht so sein, daß bei Reinzucht das epistatische Minimum unterschritten würde; denn dann müßten Intersexen auftreten, und die treten weder bei Reinzucht der bisexuellen *Triquetrella* noch bei Linienzucht der parthenogenetischen Rassen auf, von ganz vereinzelten Ausnahmen abgesehen.

Gibt es aber eine Fluktuation der *F*- und *M*-Faktorensubstanz, so müßten dann, wenn sich *F* und *M* genau die Waage halten, phänotypische Faktoren bei der Geschlechtsbestimmung allein den Ausschlag geben, und es werden intermediäre *J*-Tiere auftreten, deren Korrelation am schlechtesten ist, eben weil die sexuelle Determination ausschließlich durch die variablen modifikatorischen Faktoren erfolgt.

Sinkt die Waagschale dagegen zugunsten der *F*- oder der *M*-Substanz, so spielen neben den modifikatorischen noch genotypische Faktoren eine Rolle, und deshalb hätten wir zu erwarten, daß *J*-Tiere auftreten, die den reinen Geschlechtern nahestehen; außerdem müßte bei diesen Intersexen die Übereinstimmung der Organe im Grad der Intersexualität besser sein. Dieser Erwartung entspricht das tatsächliche Resultat.

*ε) Warum treten in *F*₁ alle Grade der Intersexualität auf?*

Bei diploiden wie bei triploiden Intersexen ist die genotypische Situation insofern gleich, als *F* und *M*

¹ F. LAUTENSCHLAGER, Zool. Jb. 56, 121 (1932).

² J. SEILER, Exper. 5, 115 (1949). Die ausführliche Arbeit erscheint im Arch. Jul.-Klaus-Stiftung 24, 122 (1949).

sich mehr oder minder die Waage halten (vgl. Kap. 4). Ist unsere Interpretation richtig, so haben wir deshalb zu erwarten, daß auch die Ergebnisse beider Kreuzungen im Prinzipiellen übereinstimmen müssen. Das tun sie auch tatsächlich: das sexuelle Mosaik der diploiden Intersexe entspricht in allen Einzelheiten dem der triploiden *J*-Tiere und außerdem treten in beiden Kreuzungen innerhalb einer Geschwisterschaft alle Intersexualitätsgrade auf (Punkt 1, 2). Käme es bei der geschlechtlichen Determinierung allein auf genetische Faktoren an, so müßten, wie bereits gesagt, alle *F*₁-Individuen mehr oder minder gleich sein, denn alle *J*-Tiere einer Geschwisterschaft stimmen genotypisch soviel wie sicher im wesentlichen überein (vgl. SEILER¹). Geben aber phänotypische Faktoren bei der geschlechtlichen Determinierung letzten Endes den Ausschlag, so können wir das *F*₁-Resultat verstehen.

Wenn man tetraploid parthenogenetische Weibchen einer bestimmten Herkunft mit Männchen irgendwelcher Herkunft kreuzt, so ist das *F*₁-Resultat, gleiche Zuchtmethoden vorausgesetzt, in allen Fällen innerhalb eines gewissen Schwankungsbereiches gleich. Benützt man dagegen zur Kreuzung mit denselben Männchen tetraploid parthenogenetische Weibchen verschiedener Herkunft, so erhalten wir *F*₁-Geschwisterschaften, die verschieden sein können. Wir erhalten Geschwisterschaften, in welchen die Intersexe mehr im weiblichen Bereich liegen und andere Geschwisterschaften mit Intersexen, die mehr im männlichen Bereich liegen (SEILER¹). Diesen Tatsachen müssen genetische Unterschiede zugrunde liegen, was sich mit Sicherheit daraus ergibt, daß die Wiederholungen ein- und derselben Kreuzung zu prinzipiell gleichen Resultaten führten.

6. Schlußbemerkungen

Solenobia ist das erste Objekt, an welchem ein intersexes Mosaik mit den Methoden der Variationsstatistik wenigstens in den Grundzügen wirklich klargelegt wurde. Ich glaube auch, gezeigt zu haben, daß das Phänomen der Intersexualität auf Grund der getroffenen Annahmen im wesentlichen verstanden werden kann und daß als Erklärungsprinzip GOLDSCHMIDTS Zeitgesetz der Intersexualität nicht in Frage kommt. Darüber dürften heute nun die Akten geschlossen sein.

Für unser Objekt gilt das Zeitgesetz nicht! Gilt es aber für Lymantria? Dann müßte es zwei prinzipiell verschiedene Arten von Intersexualität geben!? Ich könnte verstehen, wenn der Leser von mir eine Antwort auf diese Fragen fordern würde. Sie im Rahmen dieser zusammenfassenden, für Solenobia reservierten Darstellung zu geben und zu begründen, ist aber ein Ding der Unmöglichkeit. Vielleicht ist es aber gut und verhindert Mißverständnisse, wenn ich kurz andeute, wie ich die Situation sehe.

Ich bin dessen sicher, daß 1. GOLDSCHMIDTS Theorie der Geschlechtsbestimmung, die er aus dem Intersexualitätsphänomen bei Lymantria ableitete, richtig ist; 2. ist nicht daran zu zweifeln, daß die verschiedenen Intersexualitätsgrade bei Lymantria im wesentlichen genotypisch bedingt sind.

So weit im Positiven! Im Negativen: Ich glaube nicht, daß es zwei prinzipiell verschiedene Arten von Intersexualität gibt und kann nicht verschweigen, daß mich die Tatsachen, die GOLDSCHMIDT an seinem Objekt als Beweis des Zeitgesetzes ins Feld führt, nicht überzeugen. Außerdem scheint es mir sehr wahrscheinlich, daß auch bei Lymantria phänotypische Faktoren wirksam sind. Welches ihr Anteil und welches der der genotypischen Faktoren ist, müßte erst abgeklärt sein. Die Frage könnte entschieden werden, wenn das *individuelle* Mosaik zahlreicher *J*-Tiere analysiert würde und die Resultate wiederholter Kreuzungen zwischen Rassen bestimmter Valenz verglichen würden. Das wäre eine Aufgabe, die an Lymantria höchstens eine Gruppe von Forschern lösen könnte, wenn sie an Lymantria überhaupt gelöst werden kann. Meine Forderungen stellen aber ein Ziel dar, «aufs innigste zu wünschen».

Wie einleitend gesagt, gehören die Schmetterlinge zu den Objekten, welche für das Studium der Intersexualität relativ günstige Voraussetzungen bieten; es fehlt vor allem das komplizierte Spiel der hormonalen Wirkungen, oder es kommt diesem doch eine untergeordnete Bedeutung zu.

Wohl sind wir nun der Meinung, für unser Objekt das Intersexualitätsproblem im wesentlichen gelöst zu haben. Ob sich aber unsere Deutung auf andere Objekte übertragen läßt, muß sich erst zeigen. Dazu ist notwendig, daß auch an anderen Objekten das intersexe Mosaik mit variationsstatistischen Methoden analysiert wird. Erst dann wird sich ein begründetes Urteil fällen lassen.

Summary

The basic factual material from our analysis of intersexuality in *Solenobia triquetrella* is presented here in summary form. Finally it is shown that neither GOLDSCHMIDT's interpretation of the phenomenon of intersexuality nor that of BALTZER or KOSMINSKY can be reconciled with our factual findings.

On the other hand, our findings can be explained satisfactorily with the aid of the following assumptions:

(1) *F* and *M* are more or less equilibrated in our intersexes.

(2) As in other objects with equilibrated sexual factors, sexual determination takes place phenotypically.

(3) As in our case neither the *F* factor suppresses its opposite, the *M* factor, nor conversely the *M* factor the *F* factor, the entire development is under the control of *F* and *M*.

(4) The sexual determination must take place early, in the embryonic at the latest in the larval stage of development.

¹ J. SEILER, Z. ind. Abst. und Vererbg. 79, 473 (1941).