

Außer den Fragen, die ich schon dargelegt habe, verdient die Vermehrung der deutschen Klee- und Luzernezüchtungen in Rumänien unsere Aufmerksamkeit.

Jedenfalls ergibt sich aus diesen Darlegungen die Notwendigkeit eines systematischen Studiums der deutschen Sorten in Rumänien; dieses Studium ist durchzuführen im Rahmen des neubegründeten Instituts für landwirtschaftliche Forschungen, welches mit vielen Versuchsstationen und Versuchsfeldern in ganz Rumänien arbeitet.

Ähnliche Studien müssen auch für andere

ausländische Sorten unternommen werden; wir hoffen, daß die internationale Pflanzenzüchtervereinigung diese Arbeiten fördern wird.

Als Landwirte müssen wir die wertvollsten Sorten anbauen, gleichgültig woher sie stammen. Um aber ihren Wert zu bestimmen, müssen wir an dem betreffenden Ort Versuche ausführen, und dürfen wir uns nur auf die sicheren Ergebnisse der Versuche verlassen. Nur auf diesem Wege können wir solche fremden Sorten entdecken, die wertvoll für eine bestimmte Gegend sind, selbst wenn diese entfernt vom ursprünglichen Züchtungsort ist.

(Aus dem Institut für Vererbungsforschung, Berlin-Dahlem.)

## Geschlechtsumkehr beim Haushuhn.

(Sammelreferat.)

Von **Eugen Schwarz.**

Wie KOSWIG (57) in dieser Zeitschrift unlängst beschrieben, fällt die Entscheidung über das Geschlecht eines Individuums im Augenblicke der Befruchtung. Der Mechanismus der Geschlechtschromosomen bedingt eine gleiche Anzahl von Weibchen und Männchen in der Nachkommenschaft, wobei das eine Geschlecht das

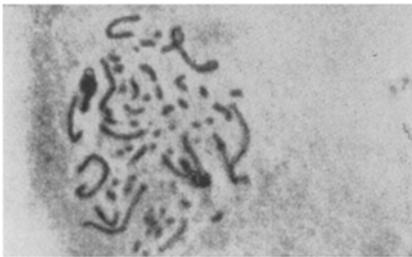


Abb. 1. Chromosomenbild vom Huhn. (Mikrophoto von HANCE, n. BARTSCH.)

homogametische, das andere heterogametisch ist, das heißt, entweder Keimzellen mit *X*- oder *Y*-Chromosomen produziert. Das gleiche gilt für das Haushuhn. Das heterogametische Geschlecht ist hier das weibliche, der Hahn ist homogametisch. Das ist einmal durch zahlreiche genetische Experimente bewiesen, wir kennen für die Hühner heute schon eine Reihe geschlechtsgebundener Erbfaktoren. Zweitens wurden diese genetischen Erfahrungen erhärtet durch die cytologischen Untersuchungen einer Reihe von Forschern. KRALLINGER (59) hat die Ergebnisse der Chromosomenuntersuchungen von LOYEZ, SONNENBRODT, GUYER, LECAILLON, CREW,

RENSCH, STEVENS, HANCE, SHIWAGO und AKKERINGA zusammengestellt. AKKERINGA (1) und HANCE (50) besonders haben wahrscheinlich gemacht, daß die beiden größten der 32—36 Chromosomen die *X*-Chromosomen sind (Abb. 1), AKKERINGA hat das Vorhandensein eines *Y*-Chromosoms nachgewiesen. Normalerweise besitzen also *XX*-Tiere Hoden, *XY*-Tiere Eierstöcke. Nun unterscheiden sich ja Hahn und Henne nicht nur durch den Besitz von verschiedenen Keimdrüsen, wie es z. B. bei den meisten Tauben der Fall ist. Der Haushuhn besitzt gegenüber der Henne spitze und lange Hals- und Sattelfedern, die sogenannte Sichel, einen größeren, aufrechten Kamm, Sporen und männliche Instinkte, während für die Henne kurze, abgerundete Federn, Fehlen der Sporen, kleinerer Kehllappen charakteristisch sind. Diese Eigenschaften sind nun nicht direkt durch die Geschlechtschromosomen bedingt, sondern ihre Existenz ist abhängig von der Erzeugung gewisser Stoffe durch die Keimdrüsen, Hoden oder Ovar, Stoffe, die durch das Blut in alle Organe getragen werden und die Ausbildung vieler Organe beeinflussen. Die Wirkung dieser Stoffe oder Hormone, die Natur der sogenannten inneren Sekretion, wurde uns in der Hauptsache erst bekannt durch die Tatsache der Geschlechtsumkehr, sei sie spontan aufgetreten oder experimentell erzeugt, durch die Geschlechtsumkehr, wie sie uns heute bei allen Wirbeltierklassen bekannt ist. Im Verlauf der Darstellung dessen, was uns von der Geschlechtsumkehr beim Haushuhn bekannt, wird sich dann eine genauere Definition der sogenannten primären, d. h. der

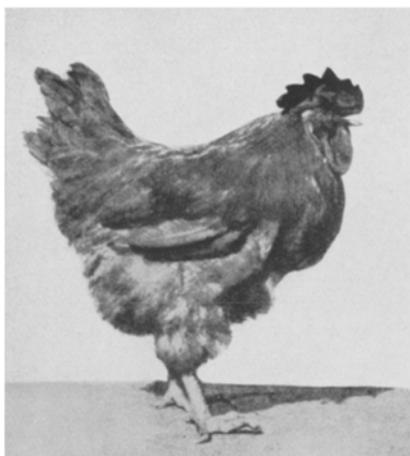
durch den XY-Mechanismus bedingten und der sogenannten sekundären, d. h. der durch Hormone ausgelösten Geschlechtscharaktere ergeben.

### I. Spontane Geschlechtsumkehr.

Spontan aufgetretene Fälle von Geschlechtsumkehr sind in großer Zahl bekannt. KUHN (63) bringt eine ausführliche Zusammenstellung der in der Literatur durch EUDES LONGCHAMPS [n. L. MERCIER u. R. POISSON (70)], SHATTOCK u. SELIGMANN (90), PEARL u. CURTIS (80), GREENWOOD u. CREW (49), BORING u. PEARL (12), HARTMANN u. HAMILTON (51), CREW (23, 24), GATENBY, BRONTE u. BRAMBELL (38), BERNER (8, 9), PÉZARD u. CARIDROIT (82 ff),

zu dér berühmten, von CREW (23) aufgeführten Henne (s. Abb. 2). Die Körperform blieb bei allen Umwandlungstieren die ursprüngliche, die genetische. Das von CREW beschriebene Tier entwickelte sich von einer Henne, die befruchtete Eier legte, zu einem Hahn, der eine jungfräuliche Henne befruchtete und so Vater von 2 Kücken wurde. Kamm, Gefieder und Sporen waren männlich.

Eine gemeinsame Ursache für diese Umwandlung läßt sich nicht aufstellen. Zur besseren Verständlichkeit muß hier vorweggenommen werden (s. ausf. S. 12 ff.), daß die Henne im Gegensatz zum Hahn, der zwei Hoden besitzt, nur ein Ovar hat, das auf der linken Körperseite



a



b

Abb. 2. Henne mit vollständiger Geschlechtsumkehr (n. CREW).

a) Henne im Alter von 1 Jahr: funktionstüchtiges ♀; b) dieselbe Henne im Alter von 2 Jahren: übt alle Funktionen eines Hahnes aus.

COLE (22), PARKES u. BRAMBELLES (79) ausführlich behandelten Beobachtungen. Nachzutragen wären hier die Fälle von BRANDT (13), MURISIER (76) und ZAWADOWSKY (100ff.). Abgesehen von den wenigen Fällen, wo eine geschlechtliche Umkehr vor der eigentlichen geschlechtlichen Differenzierung erfolgte und das ursprüngliche Geschlecht nur aus der Körperform erschlossen wurde, ist folgendes allen gemeinsam. Ursprünglich waren alle Tiere genetische Hennen, die zum Teil schon Eier gelegt hatten, ehe sie Hahnencharakter bekamen. Verwirrend ist nun zunächst die Fülle der Umwandlungserscheinungen. Doch läßt sich, wie auch von CREW (24) gegeben, eine kontinuierliche Reihe zusammenstellen, von Hennen, die zunächst nur männliche Instinkte und einen vergrößerten Kamm hatten, über Tiere mit Hahnenkamm und Sporen, sowie solche mit Hahnenkamm, Sporen und Hahnengefieder, bis

gelegen ist. An der korrespondierenden Stelle rechts liegt ein rudimentäres Organ (das irreführend oft rechtes Ovar genannt wird), das im folgenden rudimentäre oder rechte Gonade (= Keimdrüse) genannt wird. In der Mehrzahl der Umwandlungsfälle fand sich ein durch Tuberkulose oder Tumore (Geschwülste) zerstörtes Ovar. Neben diesen pathologischen Entartungen fand sich häufig eine Entwicklung der rechten Gonade zu einem Organ, das im mikroskopischen Bild hodenähnliche Struktur zeigte. Außerdem wurden Fälle von Degeneration des Ovars gefunden, bei denen sich entweder Hodengewebe im Ovar selbst und gleichzeitig eine hodenähnliche rechte Gonade entwickelt hatte, oder ein rechter Hoden allein unter Erhaltung eines funktionsfähigen Ovars. In gleicher Weise wurden die mannigfaltigsten Übergangsbilder für die Ausführgänge der Gonaden gefunden: ± rückgebildeter Eileiter, ± entwickelte Samenleiter auf

einer oder beiden Seiten. Die in Abb. 2 wieder-gegebene, zum Hahn umgebildete Henne zeigte rechts und links hodengleichwertige Körper, besaß zwei Vasa ferentia (Samenleiter) und links ein rückgebildetes Ovidukt (Eileiter). Festzuhalten ist hier noch die Tatsache, daß auch Hahnengefieder nebst den anderen Hahnencharakteren bei

Unser Wissen über die spontane Geschlechts-umkehr läßt sich nach dem aufgeführten Material so zusammenfassen:

*Alle Hühner, deren Geschlechtsmerkmale sich änderten, waren genetische Hennen. Die Umwandlung vollzog sich  $\pm$  vollständig an Instinkten, Kamm, Kehllappen, Sporen, Gefieder zum Hahnencharakter. Als Ursache dieser Umwandlung sind sowohl krankhafte Zerstörungen und Degeneration des Ovars, sowie zum Teil gleichzeitige Entwicklung der rechten und linken Gonade zum hodenähnlichen, bzw. einem hodengleichwertigen Organ.*

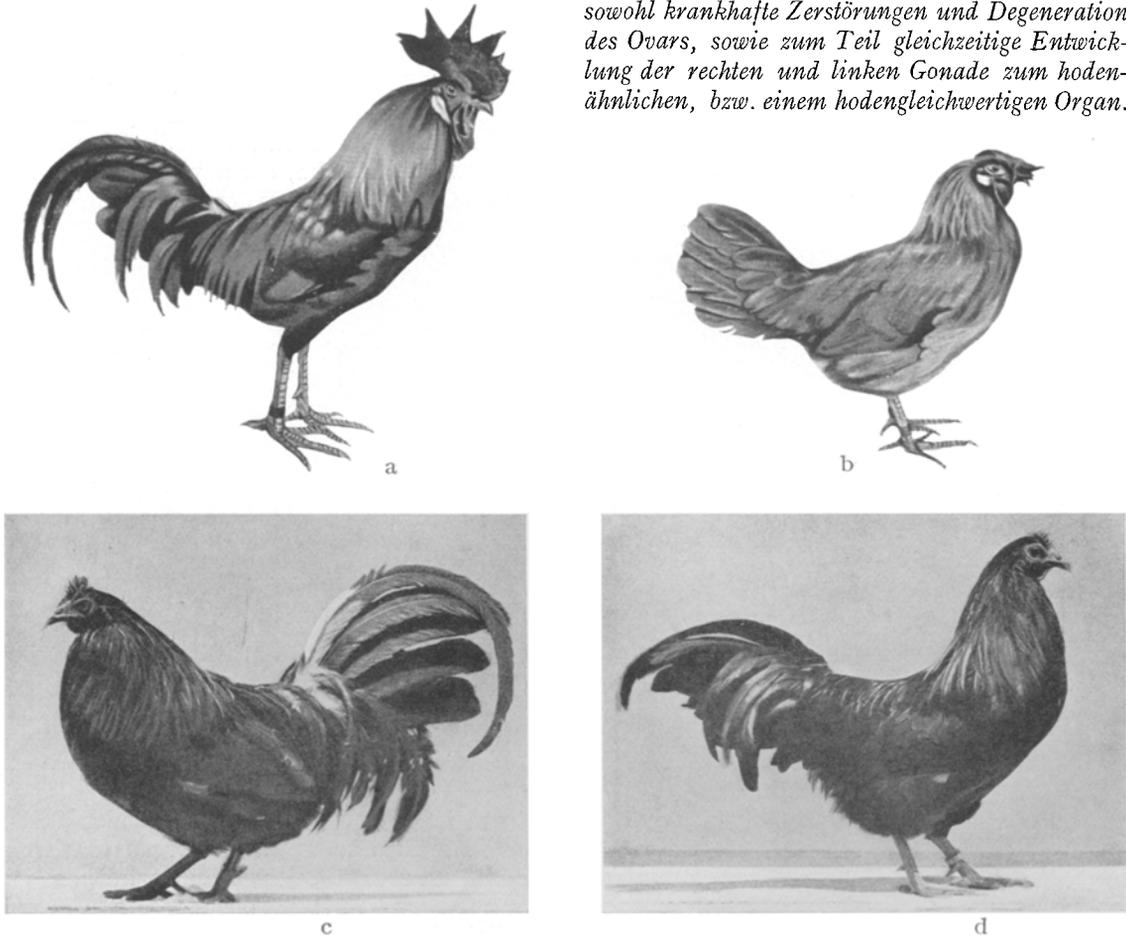


Abb. 3. Experimentelle Umwandlung der Geschlechtscharaktere: a) normaler Hahn; b) normale Henne; c) vollständig kastrierter Hahn; d) vollständig kastrierte Henne;

diesen Umwandlungstieren auftrat bei gleichzeitigem Erhaltenbleiben von  $\pm$  funktionstüchtigem Ovargewebe und ohne Anwesenheit von Hoden oder hodenähnlichem Gewebe. (BERNER, COLE, PARKES und BRAMBELLES). Weiterhin ist der einzige Fall eines Huhnes ohne Gonaden anzuführen (GREENWOOD u. CREW), ein Tier, das ausgesprochenen Kapaunentyp zeigte und der Körperform nach ein genetischer Hahn war. Eine klare Deutung, soweit überhaupt möglich, des bisher aufgeführten Materials kann aber erst nach Kenntnis der Ergebnisse der experimentellen Umwandlungen gegeben werden.

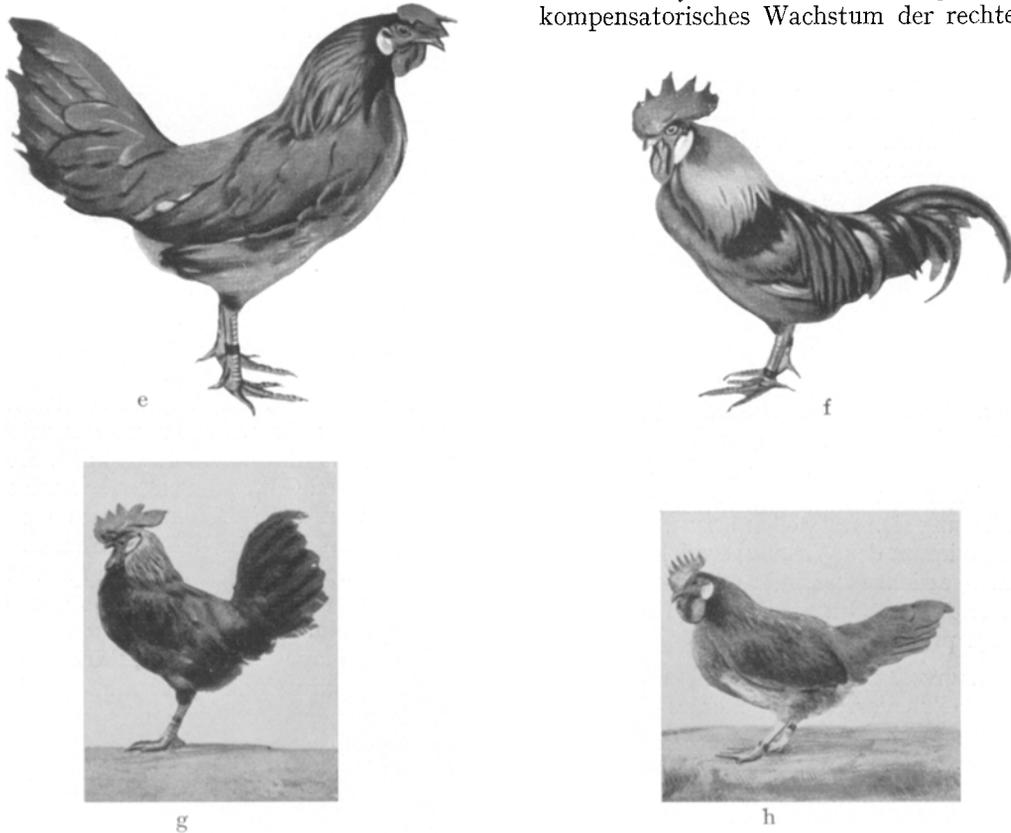
## II. Experimentelle Geschlechtsumkehr.

Der Versuch, durch Verpflanzung (Transplantation) von Keimdrüsen auf das andere Geschlecht Umstimmungen zu erzielen, ist schon frühzeitig unternommen worden. Nach BORING und PEARL (12) soll JOHN HUNTER schon 1762 Hoden auf eine Henne transplantiert haben. BERTHOLD hat 1849 (zitiert nach GOLDSCHMIDT [40]) zum ersten Male systematisch Transplantationen und Kastrationen bei Hühnern vorgenommen und wurde so zum Begründer der Lehre von den Geschlechtshormonen. An auf diesem Gebiet später tätigen Forschern sind zu

nennen: FOGES (1903), POLL (1909), GOODALE (41, 42), PÉZARD (82 ff.), CARIDROIT (16 ff.), SAND (85)<sup>1</sup>, CREW (23 ff.), FELL (34), FINLAY (35), GREENWOOD (43 ff.), BLYTH (47), M. M. ZAWADOWSKY (99 ff.), LILLIE (66), DOMM (29 ff.), APPEL (2), MINOURA (71), WILLIER (94, 95), BÉNOIT (3 ff.), MORGAN (72 ff.), PUNNET (87), BONNIER (10). Nach ihrer generellen Nennung an dieser Stelle werden sie unten nur noch bei Besonderheiten zitiert werden. Am umfang-

des Kammes und der Kehllappen; das Gefieder bleibt männlich, die Sichelfedern (und der Hals behang) werden etwas länger. Die Sporen bleiben, wachsen eventuell noch bei frühzeitig erfolgter Kastration über die für den Hahn charakteristische Größe.

2. Vollständig kastrierte Hennen (Abb. 3d) (eine technisch außerordentlich schwierige und selten vollkommen glückende Operation) gleichen in allen Eigenschaften bis auf die Körperform, den kastrierten Hähnen (also Poularde = Kapaun). Dies trifft jedoch nur zu, solange nicht ein kompensatorisches Wachstum der rechten Go-



Zu Abb. 3. Experimentelle Umwandlung der Geschlechtscharaktere: e) Kapaun mit Ovarimplantat; f) Poularde mit Hodenimplantat; g) Hahn mit Ovarimplantat; h) Henne mit Hodenimplantat (a, b, e-h nach FINLAY — c, d nach DOMM).

reichsten sind die Arbeiten von ZAWADOWSKY, FINLAY und DOMM.

Auch die Ergebnisse der Kastrationsexperimente sind teilweise unter die Geschlechtsumkehr zu rechnen, wie wir bei den Ovarrektomien sehen werden; sie seien daher vollständig aufgezählt.

#### a) Kastration.

1. Der vollständig kastrierte Hahn (Abb. 3c) zeigt Schwund der Instinkte, Verkümmern

nade einsetzt; die Fähigkeit, sich zu einem hodenähnlichen oder gleichwertigen Organ, in seltenen Fällen zu einem Ovotestis (Hoden + Eierstock) [GREENWOOD (44)] oder Ovar [DOMM (30), BONNIER (10)] umzuwandeln, besitzt die rechte Gonade entsprechend dem, was uns schon von der spontanen Geschlechtsumkehr bekannt ist, naturgemäß auch nach experimenteller Entfernung des Ovars. Entwickelt sich aus dem rechten Ovar nur Hodengewebe, so kommt es zunächst nur zur Betätigung männlicher Instinkte und Anschwellung des Kammes; bei der Entwicklung zum Ovotestis oder Ovar kommt

<sup>1</sup> Namen des Hauptes einer Schule und der Mitarbeiter sind zusammenhängend unterstrichen.

es bei der nächsten Mauser zur Bildung von Hennengefieder. Das Hennengefieder erscheint jedoch auch bei vollständiger Entwicklung der rechten Gonade zum Hoden früher oder später wieder (DOMM). Sporen erscheinen im gonadenlosen Zustand, ihr Wachstum wird mit der Gonadenentwicklung  $\pm$  sistiert. Es kann auch nach vollständiger Ovarrektomie an der Stelle des entfernten Ovars zur Bildung von Hoden kommen (DOMM, s. auch S. 15). Für die Ausführgänge der Gonaden gilt: bei Entwicklung hodenähnlicher Gonaden verkümmert  $\pm$  der Eileiter, und die rudimentären Samenleiter können bis zur normalen Größe beim Hahn anwachsen. Werden die Gonadenregenerate rechts und links entfernt, so kommt es zur Ausbildung des vollständigen Kastratentypus, also des dem Kapaunen ähnlichen Typ.

3. Unvollständige Kastration beim Hahn wurde insbesondere von PÉZARD systematisch vorgenommen. Es erfolgt ein Schwund der Instinkte und des Kammes. Ob der Grad des Schwundes der Menge des zurückgebliebenen Hodens proportional ist, darüber ist zwar die Diskussion geschlossen, jedoch letztgültige Einigung nicht erzielt worden. PÉZARD (83) kam auf Grund seiner Beobachtungen zur Aufstellung des „Alles oder Nichts“-Gesetzes für die Hodenhormonwirkung: unter 0,3 g Hodenmasse soll keine Wirkung sich feststellen lassen, über 0,5 g ist das Maximum der Wirkung erreicht, also die Hodenmenge nicht von Einfluß, in der hormonlabilen Zone von 0,3 bis 0,5 g ist die Kammgröße der Menge proportional.

4. Nach unvollständiger Kastration der Henne regeneriert der Ovarrest entweder zu Ovar oder Ovotestis; je nach der Schnelligkeit der Regeneration und Größe des Ovarrestes kommt es zu einem kompensatorischen Wachstum der rechten Gonade oder nicht. Bei einem bestimmten Zeitpunkt der Ovarregeneration sistiert das Wachstum der rechten Gonade. Das Gefieder ist dann weiblich, Kamm, Kehllappen, Sporen, männlich. Instinkte sind bei Entwicklung von rechter Gonade oder Ovotestis männlich, sonst weiblich. Was die Gonadenausführgänge betrifft, so gilt dasselbe wie bei 2.

*Die vollständige Kastration des Hahnes und die vollständige Entfernung der rechten und linken Gonade bei der Henne führt also zu dem gleichen Typus, der als artspezifisch bezeichnet wird, bei der vollständigen Ovarrektomie kommt es in der Mehrzahl der Fälle zur Entwicklung der rechten Gonade zum Hoden und damit zu einer Umstimmung des Tieres zum Hahmentypus.*

#### b) Gonadenimplantationen.

Von den Experimentatoren wurden zum größten Teil alle Verpflanzungsmöglichkeiten von Hoden oder Ovar auf Hähne, Kapaune, Hennen und Poularden vorgenommen. Bei der folgenden, mehr summarischen Übersicht über die Ergebnisse der Transplantat-Empfänger-Kombinationen wurde in der Hauptsache das umfangreiche Material von FINLAY, CARIDROIT und ZAWADOWSKY ausgewertet.

1. Hodentransplantationen auf Hennen und Poularden zeigten, soweit Einheilung erfolgte, Wachstum des Kammes und der Kehllappen, bei gleichzeitigem Erscheinen männlicher Instinkte. Die Federn bleiben bei den Hennen weiblich (Abb. 3h). Vollständig kastrierte Hennen mit Hodentransplantat gleichen bis auf die Körperform ganz normalen Hähnen (Abb. 3f). GREENWOOD u. CREW (48) wollen (einer einmaligen Erwähnung nach) durch Hodenimplantate Hennenfedrigkeit erzielt haben, die einzige Angabe, die bisher gegen die Spezifität der Hormone spricht. Hoden, auf Kapaune transplantiert, wandelt diese wieder zu Hähnen.

2. Ovarimplantate (s. Abb. 3e, g) rufen stets das Erscheinen von Hennengefieder nach der nächsten Mauser hervor. Hinzu kommt, daß Ovarimplantate die Fähigkeit besitzen, Hodengewebe aus ihren Gewebsteilen (siehe auch oben) zu bilden, und nach Bildung dieses Gewebes kommt es dann zum Erscheinen männlicher Instinkte, Hahnenkamm und -kehllappen. Ohne diese Hodengewebsbildung innerhalb des Ovars werden der Kamm, die Kehllappen und die Instinkte bei Kapaunen und vollständigen Poularden (ohne rechte Gonade) vollständig weiblich. Ein abweichendes Verhalten zeigen allein die Sporen bei Ovarimplantationen auf Kapaune: sie sind bald weiblich, bald männlich. Anscheinend ist neben genetischen Bedingungen der Zeitpunkt der Implantation ausschlaggebend, da, wie wir wissen, die Sporen stark im gonadenlosen Zustand wachsen. Über Ovidukt und Vasa deferentia läßt sich auch hier nur nach den vielen verschiedenartigen Bildern sagen, daß anscheinend Hodengewebe die Vasa deferentia bei gleichzeitiger geringer Reduktion des Ovidukts vergrößert.

Die Hähne mit Ovarimplantat und Hennen mit Hodenimplantat, die als experimentelle Zwitter oder Hermaphroditen zu bezeichnen sind, gleichen einander bis auf Körperform und Sporen; nur FINLAY bringt einige Abbildungen auch von Hähnen mit Ovarimplantat, die  $\pm$  männliche Federn haben. Es muß aber noch gesagt werden: was hier des Prinzipiellen wegen

mit einem gewissen Schematismus dargelegt wurde, ist in vollkommener Ausprägung selten erreicht worden, häufiger ließen sich nur Übergangstypen erzielen.

Es wurde erfolgreich Maskulierung und Feminierung auch mit nicht artspezifischen Hormonen durchgeführt. BUSQUET (15), JUHN u. GUSTAVSON (54) erzielten Hahnenkamm und Hahneninstinkte durch Injektion von Stierhodenserum in Kapaune, JUHN und GUSTAVSON erhielten Hennenfedrigkeit nach Injektion von Extrakt aus menschlicher Placenta; KOPÉC u. GREENWOOD (56) haben auch hennenartige Federn nach Eidotterinjektionen erhalten. B. ZAWADOWSKY (96), KRIZENECKY, PODHRADSKY u. NEVALONNYJ (62) konnten die Befunde von JUHN u. GUSTAVSON nach Ovarhormoninjektion nicht bestätigen.

Abgesehen von dem Nachweis, daß Hormone nicht artspezifisch sind, ist dies ein Beweis, daß wir es bei diesen Umstimmungen der Geschlechtscharaktere überhaupt mit Hormonwirkung zu tun haben, ein Beweis, den schon CARIDROIT (17) und KOZELKA (58) (s. Abb. 4) auf andere Weise erbracht hatten. CARIDROIT verpflanzte Kamm und Sporen auf andere Körperstellen und hatte dadurch, daß diese Transplantate auf Kastration resp. Hodenimplantation genau so wie an ursprünglicher Stelle reagierten, gezeigt, daß es sich nur um eine Wirkung im Blute mitgeführter Stoffe (also Hormone), nicht etwa nervöser Reize handeln konnte. Bei den Transplantationen KOZELKAS zeigte sich allerdings, daß eine männliche Sporenanlage sich auf einer Henne ebenfalls entwickelte, daß also vielleicht nur genetisch weibliche Sporen durch Ovarialhormone in der Entwicklung gehemmt werden. Ähnliches soll für den weiblichen Kamm gelten, der auf den Hahn transplantiert, typisch weiblich sich differenzieren soll.

Es sei hier noch erwähnt, daß ZAWADOWSKY wie auch PÉZARD auf Grund ihrer Kastrations- und Transplantationsexperimente gewisse Reizschwellenwerte für die verschiedenen Gewebe aufstellten, deren ansteigende Folge in vergrößerter Form waren: Feder, Sporen, Kamm, Instinkte.

Rückblickend sind als die wichtigsten Ergebnisse der Feminierung und Maskulierung durch Gonadenimplantationen anzusehen:

*Weibliche und männliche Hormone sind spezifisch und nicht antagonistisch. Das für die genetischen Geschlechter gleiche Kastratengefieder, sowie das Hahnengefieder vermag sich unter Einfluß des Ovarhormons weiblich zu differenzieren; der Kastraten- und Hennenkamm vermag sich*

*unter Einfluß des Hodenhormons zum Hahnenkamm, der Kastratenkamm durch die Wirkung des Ovarhormons zum weiblichen Kamm zu entwickeln. Die Sporen werden in ihrer Entwicklung von beiden Hormonarten gehemmt, vom Hodenhormon weniger stark. Im implantierten Ovar vermag sich Hodengewebe, das spezifisches Hodenhormon produziert, zu entwickeln.*

### III. Umwandlung der Gonaden.

Bisher ist in der Hauptsache nur die Umkehr der äußeren Merkmale — Kamm, Sporen, Gefieder — beschrieben worden. Es geht aus dem, was bei der spontanen und experimentellen Umwandlung gesagt wurde, hervor, daß die Ursache dafür in einer Veränderung der Gonadenstruk-

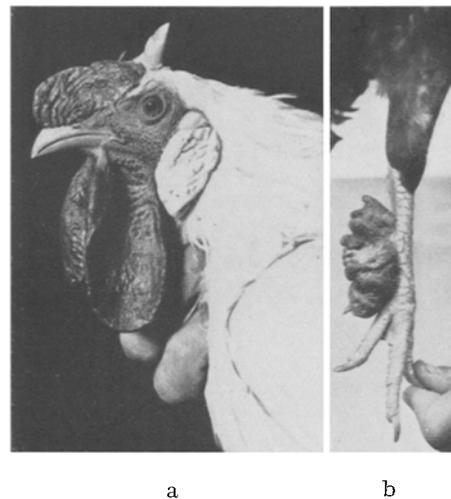


Abb. 4. Vertauschung von Sporen- und Kammanlage.  
a) Sporenanlage auf Kopf,  
b) Kammanlage auf Lauf transplantiert (nach KOZELKA).

tur zu sehen ist. Auf die speziellen Vorgänge bei dieser Gonadenumwandlung muß nun noch ausführlicher eingegangen werden. Voraussetzung dafür ist naturgemäß die Kenntnis der

a) normalen Entwicklung der Keimdrüsen.

Da Hühnerembryonen ein beliebtes und dankbares embryologisches Studienobjekt sind, so sind die Grundtatsachen schon lange bekannt; das Problem der Geschlechtsumkehr hat dann eine neuerliche, spezielle Beschäftigung veranlaßt. Aus der umfangreichen Literatur für die normale Entwicklung seien hier RATHKE (1852), WALDEYER (1870), SWIFT (92), FIRKET (36, 37), BRODE (14), BÉNOIT (6ff.), KUMMERLÖWE (64, 65), ZAWADOWSKY u. ZUBINA (102) angeführt. Übereinstimmend besagen die Ergebnisse aller Autoren folgendes: Die erste Anlage der Go-

naden erfolgt als zylinderförmige Verdickung des Peritonealepithels, rechts und links auf dem Wolfschen Körper, in dieser Anlage befinden

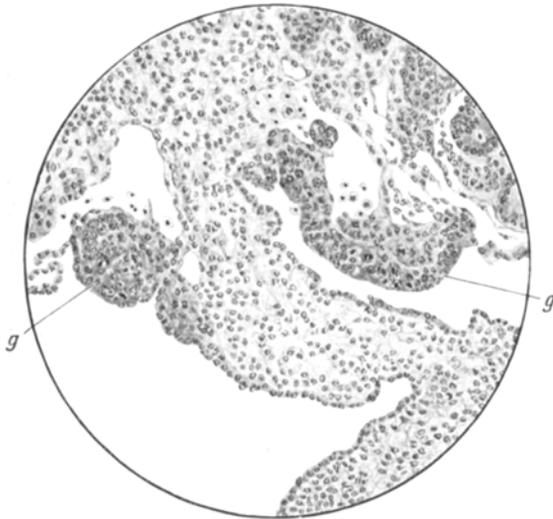


Abb. 5. Schnitt durch die Geschlechtsdrüse (g) eines 4-tägigen Embryos (nach ZAWADOWSKY und ZUBINA).

sich auch die Urgeschlechtszellen, die primordialen Keimzellen (s. Abb. 5). Es erfolgt nun von diesem indifferenten Keimepithel aus eine Sprossung, die zur Bildung der sogenannten Mark- oder Medullarstränge führt (s. Abb. 6). Dieser Vorgang wird auch als erste Proliferation be-



Abb. 6. Geschlechtsdrüsen (t) eines 15-tägigen Hühnerembryos (♂) (nach ZAWADOWSKY und ZUBINA).

zeichnet. Bei dieser ersten Proliferation werden die primordialen Keimzellen mit in die Tiefe geführt, wo sie sich nach Auffassung SWIFTS zu definitiven Keimzellen umbilden, während sie

jedoch nach der Ansicht der Mehrzahl der Autoren hier zugrunde gehen. Für den Hoden gilt nun: Die Medullarstränge bilden sich um zu Samenkanälchen. Beim Beginn dieser Differenzierung sind die ersten Geschlechtsunterschiede also sichtbar. (Die Hohlräume in den Samensträngen bilden sich erst ab der dritten Lebenswoche.) Rechter und linker Hoden besitzen nahezu die gleiche Größe. Nach DOMM u. JUHN (33) hat in früher Jugend der linke Hoden das größere Gewicht, später ist es umgekehrt. Die Samenleiter sind die entwickelten Urnierengänge (Wolfsche Gänge); die Verbindung des Hodengewebes mit den Urnierkanälchen wird zur Rete testis.

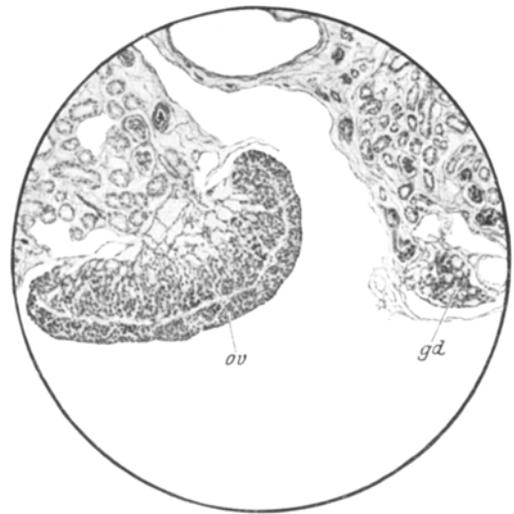


Abb. 7. 15-tägiger Hühnerembryo (♀); ov der linke Eierstock, gd rechte Gonade. In der Rindenschicht des linken Eierstocks ist die sekundäre Proliferation zu sehen (nach ZAWADOWSKY und ZUBINA).

Beim linken Ovar erfolgt nach der ersten Proliferation eine Keimepithelsprossung (siehe Abb. 7), und zwar in der Rinde, dem Cortex, der beim Hoden durch die Differenzierung der Markstränge rudimentär wird. In dieser Wucherung der Rindenzone bilden sich dann die von Follikeln umgebenen Eimutterzellen, während innerhalb der rudimentierenden Markstränge sich das bindegewebige Stroma ovarii entwickelt, in dem dann die sogenannten interstitiellen Zellen, sowie der Rest der Verbindung der Urniere mit den Marksträngen gelegen sind. Für die in die Rinde wandernden Primordialzellen gilt dasselbe wie bei der Hodenentwicklung.

Für die rechte Gonade des ♀ ist charakteristisch, daß die zweite Proliferation fortfällt, daß sie also entwicklungsgeschichtlich nur die Stufe des embryonalen Hodens erreicht (Abb. 7). Nach 95 Stunden Bebrütungsdauer sind schon

Größenunterschiede zwischen rechter und linker Keimdrüsenanlage festzustellen, die ganze Entwicklung zeigt dann weiter, daß nur geringerem Wachstum (FIRKET) und erst spät nach dem Schlupf einem Degenerieren das Rudimentärwerden zuzuschreiben ist. Bei einem weiblichen Kücken, das aus einem Zwillingsei stammte und ein normales männliches Kücken als Zwillingbruder besaß, fand P. HERTWIG (52) rechts und links ziemlich gleichmäßig — das linke etwas schwächer — ausgebildete Ovarien. Nach BRODE besitzt ein beträchtlicher Prozentsatz (39%) der rechten Gonaden Rindengewebe, durch eine zweite Proliferation entstanden, wenn auch meist nur stellenweise, in dem sich Follikel mit Eimutterzellen, entsprechend dem linken Ovar, ausbilden. Hier liegt offenbar die embryologische Ursache, daß nach Ovariectomie sich die rechte Gonade nicht nur zu Hoden, sondern in manchen Fällen zum Ovotestis oder gar Ovar entwickeln kann.

Dieser hier nur kurz skizzierte Entwicklungsweg der Keimdrüsen führt uns nun zum Verständnis der

#### b) spontanen Gonadenumwandlung.

Einmal ist die Erklärung dafür gewonnen, daß es nur bei genetischen Hennen zur Differenzierung von Keimdrüsenelementen des entgegengesetzten Geschlechtes kommt, und nicht umgekehrt. Nur eine Keimepithelsprossung, die erste Proliferation ist das Kennzeichen der genetischen Hähne (XX), die Elemente, aus denen sich die Eizellen bzw. Eifollikel differenzieren, die Rindenstränge fehlen ihnen.

Bei der Betrachtung der Gonadenumwandlung (Autoren wie bei I) bei genetischen Hennen (XY) muß zunächst wieder eine Trennung von rechts und links erfolgen. Für die rechte Gonade ist die Lage folgende: sie ist auf dem Stadium des embryonalen Hodens stehen geblieben; fällt das die Entwicklung hemmende Moment fort, augenscheinlich vom Ovar produzierte Stoffe, so differenzieren sich die Medullarstränge weiter in Samenkanälchen. Besaß die rechte Gonade ganz oder teilweise Rindenelemente, so entwickeln sich diese weiter in der weiblichen Richtung, zu weiblichen Keimzellen mit den dazugehörigen Follikeln, wobei anscheinend, je nach Menge des vorhandenen, differenzierten und Hormone produzierenden Rindengewebes die Medullarstränge ganz oder teilweise in ihrer Entwicklung gehemmt werden. Es kommt also nach Fortfall der hemmenden Ovarhormone je nach Zustand der rechten Gonade zur Bildung von Hoden oder Ovotestis (Zwitterdrüsen) oder

Ovar. Abb. 8 zeigt einen Ovotestis, der sich aus der rechten Gonade nach Ovariectomie differenzierte. Möglicherweise spielt aber nicht nur diese durch BRODE nachgewiesene Anwesenheit von Rindensubstanz bei der Weiterentwicklung der rechten Gonade eine Rolle, sondern auch der Zeitpunkt des Fortfalls der hemmenden Hormonwirkung [BONNIER (10), s. auch unten].

Für die Fälle, wo sich im linken Ovar Hodengewebe bildete, entstehen nach den Untersuchungen FELL'S (34), die das reiche Material CREW'S histologisch auswertete, die Hodenelemente, nicht nur aus Resten der ersten Pro-

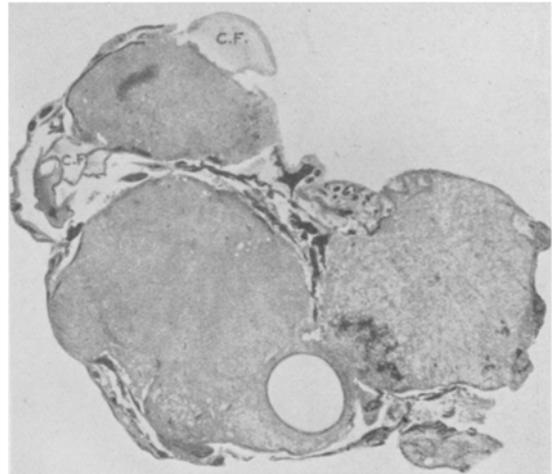


Abb. 8. Schnitt durch eine rechte Gonade, die sich nach vollständiger Entfernung des Ovars zu einem Ovotestis (rechts Hoden, links Ovar) entwickelte (nach GREENWOOD).

liferation, sondern durch erneute Sprossung des Peritonealepithels.

Das gleiche wie für die spontane wäre für

#### c) die experimentelle Gonadenumwandlung

zu sagen (Autoren siehe II). Nach unvollkommener Kastration regeneriert beim Hahn immer nur Hodengewebe. Dabei ist zu erwähnen, daß nach POSTL (86) eine Bildung von Hodengewebe auch nach vollständiger Kastration durch Wucherung vom Epithel des Bauchfells, das die Hoden überzog, erfolgen kann. Für die Entwicklung der rechten Gonade nach Ovariectomie gilt dasselbe, was bei der spontanen Umwandlung, bei der das Ovar durch Geschwülste zerstört wurde oder degenerierte, gesagt ist. Daß in Ovarimplantaten sich Hodengewebe (zum Teil mit Spermatogenesestadien) entwickeln kann, wurde von vielen Autoren gezeigt. CARIDROIT (18) konnte nachweisen, daß diese Entwicklung nicht von den Marksträngen, sondern

von dem Peritonealepithel aus ihren Ursprung nehmen, also analog den Befunden FELLs.

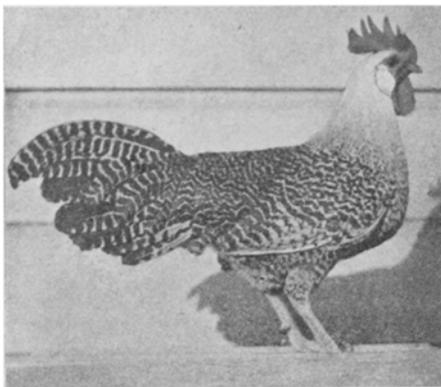
Was nun

d) die mutmaßliche Produktionsstätte der Hormone

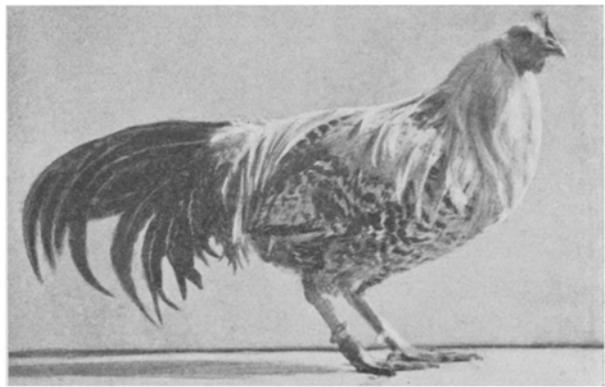
anlangt, so ist die schon lange währende wissenschaftliche Diskussion noch nicht zu einem Abschluß gelangt. BORING u. MORGAN (II) nahmen zunächst an, daß die im Ovar besonders reichlich vorhandenen sogenannten „Luteinzellen“ das die Hennenfedrigkeit bewirkende Hormon produzieren, da er diese „Luteinzellen“ auch bei den Hähnen, die — genetisch bedingt — Hennenfedern tragen (siehe unten) fand. Besonders PEASE (81) und NONIDEX (77;

ben. GREENWOOD (43), WILLIER (94), WILLIER u. YUH (95) wiederholten die Versuche an 7 bzw. 9 Tage alten Embryonen und fanden keinerlei Beeinflussung des ursprünglichen Geschlechtes durch die in die Allantois eingepflanzten Keimdrüsenstückchen. WILLIER und YUH fanden allerdings bei den mit Transplantaten versehenen Tieren (gleichgültig ob Keimdrüsen oder andere Organe implantiert waren) eine erhöhte Abweichung von der Norm, Abweichungen, die hauptsächlich die Geschlechtsausführgänge betrafen, doch ist nach Ansicht der Autoren als Ursache dafür der Eingriff selbst anzusehen.

Der folgenden Aufführung der unser Wissen über die Geschlechtsumkehr beim Haushuhn



a



b

Abb. 9. a) normaler, hennenfederiger Campiner-Hahn; b) Campiner-Hahn nach Kastration (nach MORGAN).

78) konnten die Irrigkeit dieser Annahme nachweisen und zeigen, daß die Luteinzellen fettig degenerierende Zellen der Markstränge darstellen und auch in normalen Hoden vorkommen. Ob die Produktion der Hormone durch die Zellen, die zwischen den Samenkanälchen und den Follikeln gelagert sind, die sogenannten interstitiellen Zellen erfolgt, läßt sich heute, obwohl zahlreiche Arbeiten von BORING u. MORGAN, STIEVE (91), NONIDEX, FELL u. BENOIT darüber vorliegen, noch nicht entscheiden. Der Versuch,

e) eine experimentelle Umstimmung der embryonalen Gonadenentwicklung zu erzielen, wurde erstmalig von MINOURA (71) an etwa zweiwöchigen Embryonen vorgenommen. Er glaubte, durch Implantation von Keimdrüsen, die dem Geschlecht des Empfängers entgegengesetzt waren, eine Intersexualität des Empfängers erhalten zu ha-

ergänzenden und einschränkenden Besonderheiten soll noch einmal das bisher besprochene Tatsachenmaterial in kurzer Zusammenfassung vorangestellt werden:

Die Hahn und Henne unterscheidenden Merkmale — Kamm, Sporen, Gefieder — können sich spontan umkehren oder experimentell umgekehrt werden. Der Umwandlung liegt eine Veränderung der Keimdrüsen zugrunde. Es kann sich jedoch nur Ovargewebe und die rechte Gonade zu Hodengewebe umbilden, nicht Hoden in Ovar.

Der Kamm erreicht bei Anwesenheit von Ovar weibliche, bei Anwesenheit von Hoden, ob nun gleichzeitig Ovargewebe vorhanden ist oder nicht, männliche Größe. Die Sporen, von Hoden und Ovar quantitativ verschieden gehemmt, sind im gonadenlosen Zustand am größten (abgesehen von genetischen Bedingungen). Das Gefieder ist bei Anwesenheit von Ovar weiblich. Für die Ausbildung der Merkmale ist wahrscheinlich auch die Quantität des hormonproduzierenden Gewebes von Bedeutung. Aus der Spezifität der

Hormonwirkung ergeben sich die mannigfaltigsten, spontan aufgetretenen oder experimentell erzeugten Umwandlungstypen.

Einen Sonderfall zu obigen Festlegungen stellen

#### 1. die hennenfedrigen Hähne

dar. Es gibt Rassen, bei denen die Hähne das gleiche Gefieder wie die Hennen tragen (z. B. Sebright-Bantams, Campines). Diese Hennenfedrigkeit vererbt sich nach MORGAN (72, 75), PUNNET u. BAILEY (87) dominant, und zwar ist der Hennenfedrigkeitsfaktor nach JULL und QUINN (55) noch mit Modifikationsfaktoren verbunden. Die von MORGAN (72 ff.) zuerst vorgenommene Kastration solcher hennenfedrigen Hähne ruft Hahnengefieder neben den Kapaunencharakteren hervor (Abb. 9). Die genetische Bedingtheit der Hennenfedrigkeit ließ nun MORGAN annehmen, daß die Hoden der hennenfedrigen Rassen ein spezifisches Hormon produzierten, im Gegensatz zu den Hähnen anderer Rassen. Abgesehen von der „Luteinzellenhypothese“ (deren Widerlegung siehe oben) widerlegten GREENWOOD (45) und ROXAS (88) die Ansicht von dieser Hormonspezifität. Diese Autoren — ROXAS bei Sebright-Bantam, GREENWOOD bei Campines — transplantierten in kastrierte, also hahnenfedrige Hähne Leghorn-Hoden, worauf das Hennengefieder wieder erschien. Umgekehrt rief die Verpflanzung von Sebright-Hoden in Leghorn-Kapaune keine Änderung des Hahnengefieders hervor. PÉZARD, SAND u. CARIDROIT konnten noch zeigen, daß der Sebright-Hoden für Kamm und Gefieder verschiedene Schwellwerte besitzt. Es ist die Anwesenheit von Hoden für die genetisch bedingte Hennenfedrigkeit bei Hähnen notwendig, die Rassenzugehörigkeit des Hodens ist dabei gleichgültig.

Einen weiteren Beweis dafür (neben weiteren Belegen für die obigen Vorstellungen über die Geschlechtsumkehr) konnte DANFORTH (26 ff.) mit seinen

#### 2. Hauttransplantationen

erbringen. DANFORTH vertauschte Eintagskücken verschiedener Rasse und verschiedenen Geschlechts Hautstücke. Es zeigte sich dann, daß die genetischen Merkmale, wie geschlechtsgebunden vererbte Zeichnung usw., entsprechend denen des Spenders ausgebildet wurden, während die Struktur, die Federform, also gleichgültig ob von männlichen oder weiblichen Spendern, von den Hormonen des Empfängers bestimmt wurde (Abb. 10); in dem Transplantat von einer

Campinerhenne auf Leghornhahn blieb auch die Federform, da genetisch bedingt, weiblich. Ob die hier, wie auch bei anderen Transplantationen auftretenden „Ausnahmefedern“ eine besondere umständliche Deutung, wie von DANFORTH gefordert, nötig machen, sei in Frage gestellt; da DANFORTH meist mit Kreuzungstieren und in dem hier aufgeführten Falle mit heterozygoten Campinern arbeitete, sind diese Ausnahmefedern wohl als „Fehlfedern“, wie sie nach HERTWIG u. RITTERSHAUS (53) meist bei Heterozygoten auftreten, anzusehen.

Bei der von MASUI (69) vorgenommenen Vertauschung von Hautstücken an Eintagskücken



Abb. 10. Huhn (Bantam X Rhode-Island) mit Transplantat von Hahn (Plymouth-Rock X Rhode-Island). Das Transplantat zeigt die sich dominant, geschlechtsgebunden vererbende Sperberung vom Spender, die Federform ist weiblich, wie die der Empfängerfedern (nach DANFORTH).

verschiedenen Geschlechts zeigte sich ein Absterben der Transplanten im Alter von 60 bis 70 Tagen, während bei den Kontrollen — Austausch von ♂ auf ♂, von ♀ auf ♀ — dieses Absterben ausblieb. Es würden also die Hautzellen nur auf die ihnen eigenen Hormone reagieren, ganz offensichtlich im Gegensatz zu den Befunden der umfangreicheren Versuche DANFORTH'S.

3. Zu den ergänzenden Besonderheiten gehört noch der erst seit kurzem genau analysierte

#### Einfluß der Schilddrüse auf die Federausbildung.

Die erstmalig von TORREY u. HORNING (93) vorgenommene Verfütterung von Schilddrüsen-substanz an Hühner wurde dann von einer Reihe von Forschern wiederholt und mannigfaltig abgeändert. Die Experimentatoren, die am umfangreichsten auf diesem Gebiet gearbeitet

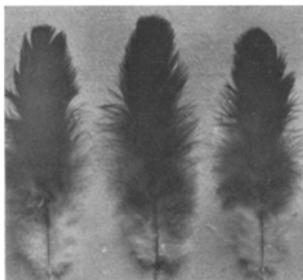
haben, sind B. u. M. ZAWADOWSKY (97, 98) und KRÍZENECKÝ (60, 61). Die Mehrzahl der Forscher sieht in den erzielten Veränderungen eine Verweiblichung der Feder, was die Form sowohl, wie die Pigmentierung anlangt (s. Abb. 11).



a



b



c

Abb. 11. Einfluß der Schilddrüsenverfütterung auf die Federform-Schwanzbehangfedern, a) eines Hahnes, b) einer Henne, c) eines hyperthyreoidisierten Hahnes (nach KRÍZENECKÝ und NEVALONNYJ)

B. u. M. ZAWADOWSKY glauben, nur von einer Störung der Federstruktur sprechen zu dürfen. Den zahlreichen Versuchen, die durch Verfütterung bzw. Injektion einen Zustand, der einer

Überfunktion der Schilddrüse gleichkommt, erhielten, stehen nur wenige gegenüber, die eine Unterfunktion, bzw. Ausfall der Funktion der Schilddrüse (= Thyreoidea) erreichten. Als erste entfernten CREW u. HUXLEY (25) hennen-



Abb. 12. Schilddrüsenloser Hahn mit spitzen und sehr schmalen Federn in allen Körperregionen (nach SCHWARZ).

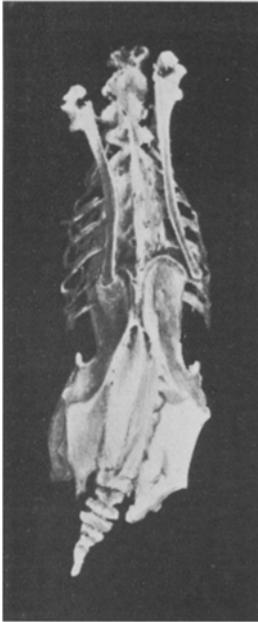
fedrigen Campinerhähnen die Schilddrüse: diese wurden hahnenfedrig. GREENWOOD u. BLYTH (46) erhielten nach Thyreoidektomie bei Brown-Leghorn eine Ausfransung der Federn, sowie einen Abbau des schwarzen Pigmentes, aus dem sie eine Vermännlichung der Feder schließen, nach den Ergebnissen der Schilddrüsenverfütterung kein zulässiger Schluß. SCHWARZ (89) erhielt nach vollständiger Schilddrüsenentfernung bei Plymouth-Rock-ähnlichen Kreuzungstieren eine Veränderung der Federform und keine Pigmentbeeinflussung, und zwar zeigte die schilddrüsenlose Henne Federn von intermediärem Typus, während der schilddrüsenlose Hahn eine Zuspitzung und Verschmälerung sämtlicher Federn über den Hahnencharakter hinaus aufwies (s. Abb. 12). CREW u. GREENWOOD nehmen an, daß nur die Schilddrüse allein die Federcharaktere bedingt, wobei die Höhe der Thyreoideafunktion von der stimulierenden Wirkung der Keimdrüsen (für Ovar größer als für Hoden) abhängig ist. SCHWARZ ist der Ansicht, daß Schilddrüse und Keimdrüsen gleichsinnig, aber verschieden stark und in der Wirkung sich addierend, die Breite und Abrundung der Federn beeinflussen. Die Diskussion über die Schilddrüsenwirkung beim Haushuhn ist jedoch noch

nicht abgeschlossen. *Es hat aber ohne Zweifel die Schilddrüse auf die Feder eine Wirkung, die der des Ovars entspricht, nämlich, die Breite und Rundung der Federn hervorzurufen.*

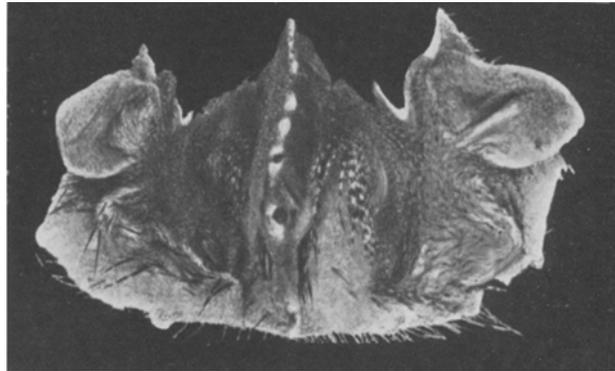
Ein sehr umstrittenes Thema ist

4. der Gynandromorphismus oder das Halbseitenzwittertum, für das beim Haushuhn erst ein Fall bekannt ist, für andere Vogelarten sich jedoch mehrere Literaturangaben befinden. Wie für das gesamte Referat, soll auch hier nur das vom Haushuhn Bekannte

besaßen. Das Verhalten von Kehllappen und Sporen würde den Ergebnissen der Transplantationsversuche KOZELKAS entsprechen. Was die Gynandromorphen bei anderen Vogelarten anlangt, so sei hier nur erwähnt, daß es noch ungeklärt ist, wie es trotz der Anwesenheit von Ovar und der Fähigkeit der männlichen Federn, unter dem Einfluß des Ovarhormons weiblichen Charakter anzunehmen, zur räumlichen Trennung von männlichen und weiblichen Federn auf demselben Tiere kommen kann. Auch die männlichen Nackenfedern des von MACKLIN beschriebenen Zwitter hätten unter Ovarhormoneinfluß unserem Wissen nach weiblich differenziert sein müssen. Die „experimentellen Gynandromorphen“ PÉZARDS (82 ff.) sind keine Gynandromorphen; in Unkenntnis der genetischen Voraussetzungen deutete er die Ergebnisse seiner Rupfungen an Poularden vor Eintritt der ersten Mauser als Zwittertum.



a



b

Abb. 13. Skelet (a) und Kopfhaut (b) des von Macklin beschriebenen Gynandromorphen (rechts männlich, links weiblich).

besprochen werden. MACKLIN (68) beschreibt einen einwandfreien Halbseitenzwitter, von dem ihm jedoch nur Kopf, Skelet und Gonaden zur Verfügung standen (Abb. 13). Das Tier sollte nach Angabe des Züchters männliche Nackenfedern, männliche und weibliche Schwanzfedern, im übrigen ein weibliches Gefieder besessen, soll sowohl getreten, wie Eier gelegt haben. Rechts befand sich ein normaler Hoden, links ein funktionsfähiger Ovar, in dem sich  $\pm$  abnormer Hoden nachweisen ließ. Kamm und rechter Kehllappen waren typisch männlich, der linke Kehllappen weiblich. Rechts trug das Tier einen kleinen Sporn, links nicht. Sämtliche Knochen der rechten Körperhälfte waren größer als die der linken. Das Tier war also ohne Zweifel ein Halbseitenzwitter, dessen rechte Körperzellen wahrscheinlich sämtlich die XX-Konstitution

Zum Schluß sei noch kurz auf die Versuche eingegangen, die aufgeführten, teilweise sich widersprechenden Tatsachen den allgemeinen Vorstellungen über die Geschlechtsbestimmung einzuordnen. Es muß dabei auseinander gehalten werden.

1. die Frage nach dem, was die Entwicklung der Gonaden bedingt;
2. die Frage nach der Natur des Zusammenwirkens der genetischen Konstitution der Körpermerkmale und der von den Gonaden produzierten Hormone.

Zu 1: Hier hat bis jetzt allein Goldschmidts Theorie der Geschlechtsbestimmung befriedigende Erklärungen liefern können. Die Kenntnis der Grundzüge dieser Theorie vorausgesetzt, ergibt sich für uns folgendes:

Es entscheidet die Geschlechtschromosomen-

konstitution darüber, ob sich die Medulla- oder Rindenelemente entwickeln, d. h. eine männliche oder weibliche Gonade zur Entwicklung kommt, also der XX- oder XY-Mechanismus. In der Goldschmidtschen Terminologie: die  $\frac{F}{M}$ -Proportion, d. h. die Quantität und Reaktionsgeschwindigkeit der männlichen (M) und weiblichen (F) Determinationsstoffe. Daß möglicherweise vor der Festlegung der Gonadenentwicklung die Anlage schon eine Schichtung (DOMM, LILLIE (67) erfährt, daß von Determinationsstoffen zweiter Ordnung gesprochen werden kann, daß es strittig ist, ob die Determination von den Urgeschlechtszellen aus erfolgt, sei nur erwähnt, um einen Hinweis auf die ausführliche Diskussion dieser Fragen durch GOLDSCHMIDT

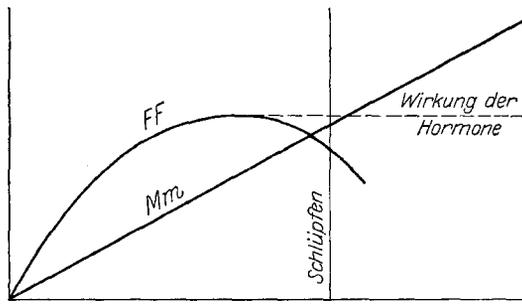


Abb. 14. Kurvenschema zum Verständnis der Beziehungen zwischen genetischer Konstitution und Hormonenwirkung bei Vögeln (nach GOLDSCHMIDT).

(40) zu geben. Beim ♀ müßte es nun einen Moment geben, an dem die Kurve der schnelleren Reaktion die der langsamen schneidet, den sogenannten „Drehpunkt“, nach der darauf folgenden Überlagerung müßte das Tier intersexuell werden, da ja die rechte Gonade männliche und das Ovar männliche und weibliche Keimdrüsenelemente enthält (siehe Schema Abb. 14). Das wird verhindert durch das Einsetzen der hemmenden Hormonproduktion des Ovars. Bei Fortfall dieser Hemmung durch pathologische Zerstörung oder experimentelle Entfernung des Ovars kommt es zu einer Überlagerung der F-Kurve durch die M-Kurve und damit zu einer Entwicklung von Hoden (ob wirklich nur aus der Medulla- oder vielleicht auch aus Rindenelementen, ist noch nicht entschieden). BONNIER (siehe oben) legt diesen Schnittpunkt auf den dritten Tag nach Schlupf auf Grund seiner Frühkastrationen, bei denen er je nach Alter Ovar und Ovotestis erhielt. Dieser gesetzmäßigen Festlegung des Drehpunktes widersprechen zunächst Fälle frühzeitiger Ovariectomie, von FINLAY ausgeführt und von GREENWOOD (44) histologisch ausgewertet:

es entwickelte sich rechts bei ♀ 66, im Alter von 2 Tagen, vollständig ovariectomiert, eine hodenähnliche Gonade, bei ♀ 26, im Alter von 7 Tagen vollständig ovariectomiert, ein Ovotestis. In den Experimenten DOMMS entwickelte sich in zwei Fällen rechts ein Ovar (bei Hennen, die im Alter von 92 und 147 Tagen operiert waren, einmal ein Ovotestis bei einer am 92. Lebenstag kastrierten Henne. Wo sich Ovar entwickelt hatte, war links kein Gonadenrest mehr vorhanden, im Ovotestisfall befand sich auch links ein Ovotestis. Unter der Voraussetzung, daß Goldschmidts Arbeitshypothese zu Recht besteht, müßte also auch bei Hühnern der Drehpunkt rassenmäßig und individuell zeitlich verschieden sein. Es müßte also möglich sein, rein genetisch bedingte, d. h. zygotische Intersexualität zu erzielen, wofür auch das stammäßig gehäufte Auftreten von spontaner Geschlechtsumkehr spricht [BORING u. PEARL (12)]. Doch bedarf von allen Problemen der Geschlechtsumkehr gerade das der Determination der Gonadenentwicklung im Sinne der Goldschmidtschen Theorie der Physiologie der Geschlechtsbestimmung dringend der überprüfenden Weiterbearbeitung.

Zu 2: Wie bei den Wirbeltieren überhaupt, so auch bei den Hühnern, ist nach Entwicklung der Gonaden bis zum hormonproduzierenden Stadium für die Ausbildung der übrigen Geschlechtsmerkmale nicht die Geschlechtschromosomenkonstitution der Körperzellen, sondern nur noch das produzierte spezifische Hormon entscheidend. Daß dabei unterschiedlichste Reaktionsweisen bestehen, oder besser gesagt, die verschiedenen Organe verschieden reagieren, führte ZAWADOWSKY (100ff.) zur Aufstellung einer Klassifikation von Charakteren. CREW dagegen leugnet eine spezifische Wirkung der Hormone, sondern läßt die Quantität der Hormone für die Differenzierung der Charaktere von entscheidendem Einfluß sein und läßt neuerdings (25) den Gonaden sogar nur eine quantitativ verschiedene, stimulierende Wirkung auf die von der Thyreoidea regulierte Stoffwechselrate zukommen, was allen experimentellen Tatsachen der Keimdrüsenverpflanzung widerspricht. ZAWADOWSKY kommt zur Unterscheidung von eusexuellen, pseudosexuellen und somosexuellen Charakteren, wobei nur die eusexuellen von der Entwicklung der Geschlechtsdrüse abhängig, die pseudosexuellen davon unabhängig sein sollen, während die somosexuellen nur durch den Geschlechtschromosomenmechanismus bedingt sind.

Ein Nachweis von Charakteren, die nicht

hormonal beeinflusst sind, ist ja bei den Wirbeltieren so gut wie nicht möglich, wie auch ZAWADOWSKY sagt. So läßt sich für die Körpergröße nicht nachweisen, ob die Determination nicht doch durch spezifische Hormone im frühen Embryonalstadium erfolgt. GOLDSCHMIDT läßt diese ganze Unterteilung der Charaktere fallen und spricht nur von alternativer Reaktionsnorm der Gewebe bei den Organen, die sich männlich bei Hodenhormonwirkung, weiblich bei Ovarhormonwirkung, artspezifisch bei Fehlen jeglicher Gonadenhormone differenzieren. Diese Erfassung der Charaktere, die bisher als sekundäre Geschlechtscharaktere bezeichnet wurden, müßte allerdings bei Bestätigung noch strittiger Fragen, insbesondere der Transplantationsergebnisse KOZELKAS, dahingehend erweitert werden: es gibt 1. Charaktere, die in alle drei, männliche, weibliche und artspezifische, oder bei Mitwirkung oder Fortfallen anderer Hormone (*Thyreoidea*) in noch mehr Zustände übergeführt werden können (z. B. Gefieder); 2. solche, denen nur die Alternative zwischen genetischem Geschlecht und Artcharakter zukommt (z. B. Sporen).

#### Literatur.

1. AKKERINGA, L. J. S.: Die Chromosomen bei einigen Hühnerrassen. *Z. mikrosk.-anat. Forschg* **8**, 325 (1927).
2. APPEL, F. W.: Testis grafts in ovariectomized fowls. *J. of exper. Zool.* **53**, 77 (1929).
3. BÉNOIT, J.: Transformation expérimentale du sexe par ovariectomie précoce chez la poule domestique. *C. r. Acad. Sci. Paris* **177**, 1074 (1923).
4. BÉNOIT, J.: Sur la structure histologique d'une organe de nature testiculaire développée spontanément chez une Poule ovariectomisée. *C. r. Acad. Sci. Paris* **177**, 1243 (1923).
5. BÉNOIT, J.: Etats sexuels différents successifs obtenus expérimentalement chez une même poule. *C. r. Soc. Biol. Paris* **94**, 1380 (1926).
6. BÉNOIT, J.: Sur le rôle des cellules interstitielles des glandes sexuelle chez les gallinacés. Conditionnement du plumage femelle et de l'oviducte chez la poule domestique. *Bull. Assoc. Anat.* **3**, 38 (1928).
7. BÉNOIT, J.: Structure, origine et fonction des cellules interstitielles du testicule chez le coq domestique. *Arch. Anat. microsc.* **25**, 173 (1929).
8. BERNER, O.: Masculinisation d'une poule chez laquelle fut trouvée une tumeur de l'ovaire. *Archives de Biol.* **35**, 295 (1926).
9. BERNER, O.: Masculinisation durch Ovarialgeschwülste. *Verh. d. I. internat. Kongr. f. Sexualforschg* **2**, 56 (1928).
10. BONNIER, C.: Sexuality in relation to age in the fowl. *Ark. Zool. (schwed.)* **19**, 5 (1927).
11. BORING, A. M., u. T. H. MORGAN: Lutear cells and henfeathering. *J. gen. Physiol.* **1**, 127 (1918).
12. BORING, A. M., u. R. PEARL: Sex studies XI Hermaphrodite birds. *J. of exper. Zool.* **25**, 1 (1918).
13. BRANDT, A.: Anatomisches und allgemeines über die sogenannte Hahnenfedrigkeit und über anderweitige Geschlechtsanomalien bei Vögeln. *Z. Zool.* **48**, 101 (1889).
14. BRODE, M. D.: The significance of the asymmetry of the ovaries of the fowl. *J. Morph. a. Physiol.* **46**, 1 (1928).
15. BUSQUET, H.: La masculinisation des Chapons par le sérum de Taureau considérée au point de vue de la loi des seuils différentiels et de la loi du „Tout ou rien“. *Cr. r. Soc. Biol. Paris* **92**, 1855 (1928).
16. CARIDROIT, F.: Evolution histologique des transplants testiculaires chez le coq domestique. *C. r. Soc. Biol. Paris* **92**, 493 (1925).
17. CARIDROIT, F.: Greffe autoplastique de crétillon sur un coq domestique adulte. *C. r. Soc. Biol. Paris* **92**, 565 (1925).
18. CARIDROIT, F.: Etude histophysologique de la transplantation testiculaire et ovarienne chez les gallinacés. *Bull. biol. France et Belg. fasc. II v.* **60**, 135 (1926).
19. CARIDROIT, F.: Le testicule peut-il féminiser le plumage d'une poule ordinaire ovariectomisée. *C. r. Soc. Biol. Paris* **99**, 1632 (1928).
20. CARIDROIT, F.: L'intersexualité expérimentale chez les gallinacés. Ses rapports avec la théorie chromosomique du sexe. *Archives d'anat. microsc.* **25**, 294 (1929).
21. CARIDROIT, F., u. A. PÉZARD: Poussée testiculaire autonome à l'intérieur des greffons ovariens autoplastiques chez la poule domestique. *C. r. Acad. Sci. Paris* **180**, 2067 (1925).
22. COLE, L. J.: The lay of the „rooster“. *J. Hered.* **18**, 97 (1927).
23. CREW, F. A. E.: Complete sex transformation in the domestic fowl. *J. Hered.* **14**, 361 (1923).
24. CREW, F. A. E.: Studies in intersexuality II. Sex reversal in the fowl. *Proc. roy. Soc. Lond. B* **95**, 256 (1923).
25. CREW, F. A. E., u. J. S. HUXLEY: Die Wirkungen der Schilddrüsenektomie am hennengefederten Hahn. *Arch. Geflügelkde* **1**, 234 (1927).
26. DANFORTH, C. H.: Cause of Hen-feathering in campine and bantam males. *Proc. soc. exper. Biol. a. Med.* **26**, 86 (1928).
27. DANFORTH, C. H.: Genetic and metabolic sex-differences. *J. Hered.* **20**, 319 (1929).
28. DANFORTH, C. H.: The nature of racial and sexual dimorphism in the plumage of campines and leghorns. *Biol. generalis Wien* **6**, 99 (1930).
29. DOMM, L. V.: Sex reversal following ovariectomy in the fowl. *Proc. Soc. exper. Biol. a. Med.* **22**, 1 (1924).
30. DOMM, L. V.: New experiments on ovariectomy and the problem of sex inversion in the fowl. *J. of exper. Zool.* **48**, 31 (1927).
31. DOMM, L. V.: The effects of bilateral ovariectomy in the brown Leghorn fowl. *Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole* **56**, 459 (1929).
32. DOMM, L. V.: Spermatogenesis following early ovariectomy in the brown leghorn fowl. *Arch. Entw.mechan.* **119**, 171 (1929).
33. DOMM, L. V., u. M. JUHN: Compensatory hypertrophy of the testis in brown leghorns. *Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole* **52**, 458 (1927).
34. FELL, H.: Histological studies on the gonads of the fowl. I. The histological basis of sex reversal. *Brit. J. exper. Biol.* **1**, 97 (1923).

35. FINLAY, G. F.: Studies on sex differentiation in fowls. *Brit. J. exper. Biol.* **2**, 439 (1925).
36. FIRKET, J.: Recherches sur l'organogénèse des glandes sexuelles chez les oiseaux I. *Archives de Biol.* **29**, 201 (1914).
37. FIRKET, J.: Recherches sur l'organogénèse des glandes sexuelles chez les oiseaux II. *Archives de Biol.* **30**, 393 (1920).
38. GATENBY, BRONTE and BRAMBELL: Notes of the genitalia of a crowing hen. *J. Genet.* **14**, 175 (1924).
39. GOLDSCHMIDT, R.: Die zygotischen sexuellen Zwischenstufen und die Theorie der Geschlechtsbestimmung. *Erg. Biol.* **2**, 554 (1927).
40. GOLDSCHMIDT, R.: Die sexuellen Zwischenstufen. 277. Berlin: Julius Springer 1931.
41. GOODALE, H. D.: Castration in relation to the secondary sexual character in brown Leghorn. *Amer. Naturalist* **47**, 159 (1913).
42. GOODALE, H. D.: Feminized male birds. *Genetics* **3**, 276 (1918).
43. GREENWOOD, A. W.: Gonad grafts in embryonic chicks and their relation to sexual differentiation. *Brit. J. exper. Biol.* **2**, 165 (1925).
44. GREENWOOD, A. W.: Gonad grafts in the fowl. *Brit. J. exper. Biol.* **2**, 469 (1925).
45. GREENWOOD, A. W.: Studies on the relation of gonadic structure to plumage characterisation in the domestic fowl IV. Gonad cross transplantation in Leghorn and Campine. *Proc. roy. Soc. Lond. B* **103**, 73 (1928).
46. GREENWOOD, A. W., u. J. S. S. BLYTH: An experimental analysis of the plumage of the Brown-Leghorn fowl. *Proc. soc. Edinburgh* **49**, 313 (1929).
47. GREENWOOD, A. W., u. J. S. S. BLYTH: The results of testicular transplantation in brown-leghorn hens. *Proc. roy. Soc. Lond.* **106**, 189 (1930).
48. GREENWOOD, A. W., u. F. A. E. CREW: Studies on the relation of gonadic structure to plumage characterisation in the domestic fowl. I. Henny feathering in an ovariectomised hen with active testis grafts. *Proc. roy. Soc. Lond.* **99**, 232 (1926).
49. GREENWOOD, A. W., u. F. A. E. CREW: Studies on the relation of gonadic structure to plumage characterisation in the domestic fowl II. The developmental capon and poularde. *Proc. roy. Soc. Lond.* **101**, 450 (1927).
50. HANCE, R. T.: Sex and the chromosomes in the domestic fowl (*Gallus domesticus*). *Journ. of morph.* **43**, 119 (1926).
51. HARTMANN, C. G., and W. F. HAMILTON: A case of true hermaphroditism in the fowl with remarks upon secondary sex characters. *J. of exper. Zool.* **36**, 185 (1922).
52. HERTWIG, P.: Atypische Entwicklung des rechten Eierstocks bei einem Haushuhn-Zwillingskücken. *Z. Anat.* **92**, 740 (1930).
53. HERTWIG, P., u. T. RITTERSHAUS: Über Fehlfedern bei gesperberten Hühnern. *Arch. f. Geflügelkunde* **3**, 65 (1929).
54. JUHN, M., u. R. G. GUSTAVSON: The production of female genital subsidiary characters and plumage sex characters by injection of human placental hormone in fowls. *J. of exper. Zool.* **56**, 31 (1930).
55. JULL, A. M., u. J. P. QUINN: The production of hen-feathered Brown-Leghorns by breeding. *J. Hered.* **21**, 177 (1930).
56. KOPÉČ, ST., u. A. W. GREENWOOD: The effect of yolk injections on the plumage of an ovariectomised Brown-Leghorn hen. *Arch. Entw.-mechan.* **121**, 96 (1930).
57. KOSSWIG, C.: Syn-, pro- und metagame Geschlechtsbestimmung im Tierreich. *Züchter* **3**, 28 (1931).
58. KOZELKA, A. W.: Integumental grafting in the domestic fowl. Transplants of combs, spurs and feathers in the study of sex dimorphism. *J. Hered.* **20**, 3 (1929).
59. KRALLINGER, H. F.: Die Chromosomen der Haustiere. *Züchtungskde* **2**, 455 (1927).
60. KRÍŽENECKÝ, J.: Über den Einfluß der Schilddrüse und der Thymus auf die Entwicklung des Gefieders bei den Hühnerkücken. *Arch. Entw.-mechan.* **107**, 583 (1926).
61. KRÍŽENECKÝ, J., u. M. NEVALONNYJ: Weitere Versuche über den Einfluß der Schilddrüse und der Thymus auf die Entwicklung des Gefieders bei den Hühnerkücken. *Arch. Entw.-mechan.* **112**, 594 (1927).
62. KRÍŽENECKÝ, J., J. PODHRADSKÝ u. M. NEVALONNYJ: The influence of the mammalian ovary hormone on the sexual character of the feathers in poultry. Tschechisch mit engl. Zusammenfassung. Sonderdruck von *Zakönitosti zivota* (The laws of life) 1930.
63. KUHN, O.: Untersuchungen über die Geschlechtsumkehr beim Haushuhn. *Züchtungskde* **2**, 568 (1927).
64. KUMMERLÖWE, H.: Vergleichende Untersuchungen über das Gonadensystem weiblicher Vögel. I. *Z. mikrosk.-anat. Forschg* **21**, 1 (1930).
65. KUMMERLÖWE, H.: Vergleichende Untersuchungen über das Gonadensystem weiblicher Vögel II. *Z. mikrosk.-anat. Forschg* **22**, 259 (1930).
66. LILLIE, F. R.: The present status of the problem of sex inversion in the hen. *J. of exper. Zool.* **48**, 175 (1927).
67. LILLIE, F. R.: Embryonic segregation and its role in the life history. *Arch. Entw.-mechan.* **118**, 499 (1929).
68. MACKLIN, M. T.: A description of material from a gynandromorph fowl. *J. of exper. Zool.* **38**, 355 (1923).
69. MASUI, KIYOSHI: Ein Beitrag zur Kenntnis der Geschlechtsdifferenzierung bei Hühnern. Versuche mit Hauttransplantation. *Arch. Entw.-mechan.* **121**, 87 (1930).
70. MERCIER, L., u. R. POISSON: Observation rétrospectives sur le déterminisme des caractères sexuelles secondaires chez les Gallinacés. *C. r. Soc. Biol. Paris* **95**, 8 (1926).
71. MINOURA, T.: A study of testis and ovary grafts on the hen's egg and their effects on the embryo. *J. of exper. Zool.* **33**, 1 (1921).
72. MORGAN, T. H.: The genetic and the operative evidence relating to secondary sexual characters. *Carn. Inst. Publ. Washington* **285** (1919).
73. MORGAN, T. H.: The endocrine secretion of hen-feathered fowls. *Endocrinology* **4**, 381 (1920).
74. MORGAN, T. H.: The effects of castration of hen-feathered Campines. *Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole* **39**, 231 (1920).
75. MORGAN, T. H.: The genetic factor for hen-feathering in the Sebright-Bantam. *Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole* **39**, 257 (1920).

76. MURISIER, P.: Note sur la masculinisation des femelles de gallinacés. Rev. Suisse Zool. **30** (1923).

77. NONIDEZ, J. F.: Studies on the gonad of the fowl III. The origin of the so called luteal cells in the testis of hen-feathered cocks. J. of Anat. **31**, 109 (1922).

78. NONIDEZ, J. F.: Studies on the gonad of the fowl IV. The intertubular tissues of the testis in normal and hen-feathered cocks. J. of Anat. **34**, 359 (1924).

79. PARKES, A. S., u. R. BRAMBELL: The anomalous appearance of male sexual characters in female fowl. J. Genet. **17**, 69 (1926).

80. PEARL, R., u. M. R. CURTIS: A case of incomplete hermaphroditism. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **17**, 271 (1909).

81. PEASE, M. S.: Note on Prof. T. H. MORGAN'S theory of hen-feathering in cocks. Proc. Cambridge philos. Soc. **21**, 1 (1922).

82. PÉZARD, A.: Le conditionnement physiologique des caractères sexuels secondaires chez les oiseaux. Bull. Sci. France et Belg. **52**, 1 (1918).

83. PÉZARD, A.: Remarques concernant l'endocrinologie sexuelle et la loi dite du „tout ou rien“. C. r. Soc. Biol. Paris **97**, 442 (1927).

84. PÉZARD, A.: Les hormones sexuelles et l'hérédité mendélienne chez les gallinacés. Z. Abstammungslehre **46**, Suppl. I, 283 (1927).

84a. PÉZARD, A., u. F. CARIDROIT: Analyse de quelques déviations sexuelles secondaires chez les Gallinacés. C. r. Soc. Biol. Paris **94**, 741 (1926).

85. PÉZARD, A., K. SAND u. F. CARIDROIT: Les hormones sexuelles et le gynandromorphisme chez les gallinacés. Etude de biologie expérimentale. Archives de Biol. **36**, 541 (1926).

86. POSTL, E.: Ursache und Folgen der mangelhaften Kastration der Hähne. Wien. tierärztl. Mschr. **17**, 253 (1930).

87. PUNNET, R. C., u. P. G. BAILEY: Genetic studies on poultry 3. Hen-feathered cocks. J. Genet. **11**, 37 (1921).

88. ROXAS, H. A.: Gonad cross-transplantation in Sebright and Leghorn fowls. Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **23**, 789 (1926).

89. SCHWARZ, E.: Pigmentierung, Form und Wachstum der Federn des Haushuhns in Abhängigkeit von der Thyreoidaeafunktion. Arch. Entw.mechan. **123**, 1 (1930).

90. SHATTOCK, G., u. C. G. SELIGMANN: An example of true hermaphroditism in the domestic fowl with remarks on the phenomenon of allepterotism. Trans. path. Soc. Lond. **57**, 69 (1906).

91. STIEVE, H.: Entwicklung, Bau und Bedeutung der Keimdrüsenzweischzellen. Erg. Anat. **23**, 1 (1921).

92. SWIFT, C. H.: Origin and early history of the primordial germ cells in the chick. Amer. J. Anat. **15**, 483 (1914).

93. TORREY, H. B., u. B. HORNING: Hen-feathering induced in the male fowl by feeding thyroid. Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **19**, 275 (1922).

94. WILLIER, B. H.: The specificity of sex, of organisation and of differentiation of embryonic chick gonads as shown by grafting experiments. J. of exper. Zool. **46**, 409 (1927).

95. WILLIER, B. H., u. E. C. YUH: The problem of sex differentiation in the chick embryo with reference to the effects of gonad and non gonad grafts. J. of exper. Zool. **52**, 65 (1928).

96. ZAWADOWSKY, B.: Hormones and plumage in birds. Abstracts and Communication to the XIII. International Physiological Congress held at Boston. Amer. J. Physiol. **90** (1929).

97. ZAWADOWSKY, B. M.: Eine neue Gruppe der morphogenetischen Funktionen der Schilddrüse. Arch. Entw.mechan. **107**, 329 (1926).

98. ZAWADOWSKY, B. M., u. M. ROCHLIN: Zur Frage nach dem Einfluß der Hyperthyreoidisierung auf die Färbung und Geschlechtsstruktur des Hühnergefieders. Arch. Entw.mechan. **113**, 323 (1928).

99. ZAWADOWSKY, M. M.: Das Geschlecht und die Entwicklung der Geschlechtsmerkmale. Moskau: Staatsverlag 1922.

100. ZAWADOWSKY, M. M.: Analyse der Erscheinungen von Hermaphroditismus. Arch. Entw. mechan. **108**, 531 (1926).

101. ZAWADOWSKY, M. M.: Die Äquipotentialität der Gewebe des Männchen und Weibchen bei Vögeln und Säugetieren. Endocrinologie **5**, 363 (1929).

102. ZAWADOWSKY, M. M., u. E. ZUBINA: Hahnenfedrige Fasanenweibchen im Lichte der Embryogenese der Geschlechtsdrüsen. Arch. Entw. mechan. **115**, 52 (1929).

### Programm der Tagung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft vom Sonntag, dem 13., bis Donnerstag, dem 17. September 1931, in München<sup>1</sup>.

#### Tagesordnung.

Sonntag, den 13. September:

Ab 20<sup>30</sup> Uhr zwanglose Begrüßung in den Räumen des Preysing-Palais.

Montag, den 14. September:

Vorm. 9—13 Uhr: Eröffnung der Tagung und 1. Sitzung.

Referat: Prof. Dr. PAULA HERTWIG-Berlin: Die künstliche Erzeugung von Mutationen und ihre theoretischen und praktischen Auswirkungen.

<sup>1</sup> Die Sitzungen finden im großen Hörsaal des Anatomischen Instituts der Universität statt (Pettenkoferstraße 11, Nähe Sendlingertorplatz).

Vorträge: 1. Dr. EMMY STEIN-Berlin: Zur Entstehung und Vererbung der durch Bestrahlung erzeugten Phytocarcinome. — 2. Prof. Dr. JOLLOS-Berlin: Weitere Untersuchungen über die experimentelle Auslösung erblicher Veränderungen bei *Drosophila*. — 3. Prof. Dr. G. HERTWIG-Rostock: Doppelwertige Chromosome und ihre Bedeutung für die Artbildung. — 4. Dr. KOSWIG-Münster: Genotypische und phänotypische Geschlechtsbestimmung bei Zahnkarpfen und ihren Bastarden.

Nachm. 14—17 Uhr: 2. Sitzung.

Vorträge: 1. Prof. Dr. L. PLATE-Jena: Genetik und Abstammungslehre. — 2. Dr. C. STERN-Berlin: Ein Beweis der MORGAN'Schen Theorie