

(Aus dem Physiologischen Institut der Universität Concepcion [Chile].)

## Über experimentelle Fixierung von Geschlechtsmerkmalen beim Säugetier.

Von  
Alexander Lipschütz.

Mit 4 Textabbildungen.

(Eingegangen am 28. Juli 1929.)

### I. Einleitung.

Vor Jahren habe ich darauf hingewiesen<sup>1</sup>, daß man in allen Betrachtungen über die Beziehungen von Sexualhormonen und Geschlechtsmerkmalen, die ja vornehmlich auf der Erkenntnis der Folgen von Kastration und Überpflanzung aufgebaut werden, berücksichtigen muß, daß Merkmalsanlagen oder Merkmale, die durch Sexualhormone bereits in der einen oder anderen Richtung beeinflusst oder *fixiert* worden sind, sich anders verhalten müssen als Organe, die einer solchen Beeinflussung noch nicht unterlegen haben. Ich habe auch hervorgehoben, daß das Problem einer derartigen Fixierung von Geschlechtsmerkmalen in der Lehre von der Intersexualität berücksichtigt werden muß<sup>2</sup>.

Die Bedeutung der Fixierung für das Verständnis der erwähnten Erscheinungen ersieht man am besten, wenn man die Kastrationsfolgen vergleichend betrachtet, wie sie sich, *je nach dem Alter des Tieres zur Zeit der Kastration*, in sehr verschiedener Weise einstellen. Ich habe in diesen Zusammenhängen vor allen Dingen das Verhalten der Samenblasen und des Penis mit seinen Hilfsapparaten für das männliche<sup>3, 4</sup> und das Verhalten der Brustwarzen, für das weibliche Geschlecht, beim Meerschweinchen und Kaninchen verfolgt<sup>5</sup>. Der Einfluß des Alters, in dem die Kastration ausgeführt wird, ist durch *J.B. Baker*<sup>6</sup> neulich auch für die Samenblasen des Schweines erwiesen worden.

Ein sehr geeignetes Versuchsobjekt stellt in diesen Zusammenhängen der Penis des Meerschweinchens dar. Man kann sich in Kastrationsversuchen leicht überzeugen, daß das Verhalten des Penis und seiner Hilfsapparate nach der Kastration wesentlich abhängig ist von dem *Zeitpunkt*, zu welchem die Kastration vorgenommen wurde. Besondere Beachtung verdient hier das Verhalten der *Stachelorgane*, die im Blindsack des Penis zu finden sind. Wie ich gezeigt habe<sup>7</sup>, regenerieren sie beim normalen Männchen nach der Stutzung, und man kann dieses

„Regenerationsexperiment“ benutzen, um das Vorhandensein von Hodenhormonen nachzuweisen. Nach der Kastration ist eine Regeneration nicht möglich und es kommt zur Rückbildung des Organs; der Grad der Rückbildung nun und die Geschwindigkeit, mit der sie sich vollzieht, ist verschieden, je nach dem Alter, daß das Tier bei der Kastration erreicht hatte. Beim sehr früh kastrierten Tier kommen die Stachelorgane, wie *Steinach* mich vor 13 Jahren aufmerksam machte (*Lipschütz*<sup>16</sup>) und wie wir später eingehend untersuchten<sup>3</sup>, überhaupt nicht zur Ausbildung oder es sind nur eben sichtbare Stümpfe vorhanden.

Verwickelter liegen die Dinge bezüglich der Schwellkörper des Penis, die beim Meerschweinchen nach der Kastration, wenn sie im Alter von 3–4 Wochen vorgenommen wird, noch weiter wachsen können, wobei jedoch wiederum das Ausmaß der Entwicklung der Schwellkörper um so geringer ist, je früher die Kastration ausgeführt worden ist, wie man sich namentlich überzeugen kann, wenn man die Kastration gleich nach der Geburt vornimmt. Dieses Weiterwachsen eines Geschlechtsmerkmals in Abwesenheit von Sexualhormonen, von denen die Entwicklung des Organs beherrscht wird, habe ich als *latente* Fixierung gedeutet<sup>2</sup>. Dabei muß aber jener Anteil in Abzug gebracht werden, der aus konkordantem Wachstum sich ergibt<sup>2</sup> (vgl. namentlich S. 46; vgl. auch *Pézar*<sup>8</sup>, der von einem isogonischen Wachstum spricht) und sich als ganz unabhängig von statthabenden oder stattgehabten hormonalen Einflüssen von seiten der Geschlechtsdrüsen erweist. Dieses konkordante Wachstum läßt sich am reinsten am Penis des frühkastrierten Kaninchens beobachten\*.

Beim Kaninchen haben wir, im Gegensatz zum Meerschweinchen, auch nach Spätkastration eine fast vollkommene Rückbildung der Schwellkörper feststellen können<sup>3, 4</sup>. Hier ist nach vor der Geschlechtsreife vorgenommener Kastration allein das konkordante Wachstum zu beobachten.

Nicht weniger deutlich als beim männlichen Meerschweinchen lassen sich die Verhältnisse beim weiblichen Tier darstellen, wenn man die Kastrationsfolgen bei jugendlichen und älteren Tieren vergleichend betrachtet. Die Brustwarzen verharren beim spätkastrierten weiblichen Meerschweinchen viele Monate oder dauernd in einem Zustand, der es kaum gestattet, sie von den Brustwarzen eines normalen Tieres außerhalb der Brunst oder der Trächtigkeit zu unterscheiden. Dagegen

\* Bei den Insekten liegen die Verhältnisse anders als beim Säugetier, indem dort nur das vorhanden ist, was wir beim Säugetier als Fixierung durch konkordantes Wachstum aus der Gesamterscheinung herauszuschälen haben. Aber auch bei den Insekten ist das Problem der Fixierung von größter Tragweite, wie *R. Goldschmidt*<sup>9</sup> in seinen für die ganze Lehre von der Intersexualität so bedeutungsvollen Untersuchungen gezeigt hat, deren Ergebnisse *Crew*<sup>10</sup> auch für die Säugetiere auszuwerten versucht hat.

bleiben die Brustwarzen dauernd klein, wenn die Kastration beim jugendlichen Tier ausgeführt wird.

Durch unsere Befunde werden die älteren Beobachtungen von *Marshall*, *Arkell* und *Davenport*<sup>11</sup> am Gehörn der Schafe bestätigt. Die Hörner stellen nach der Kastration ihr Wachstum ein, ohne allerdings eine Rückbildung zu erfahren. Auch sind mir keine Angaben über eine latente Fixierung beim Gehörn bekannt.

Wir haben im Laufe der Jahre mehrmals Gelegenheit gehabt, die Lehre von der Fixierung der Geschlechtsmerkmale durch Sexualhormone auch *experimentell* zu stützen und zwar durch Beobachtungen an den Brustwarzen des *männlichen* Meerschweinchens, bei dem man, wie *Steinach* in seinen klassischen, für die Lehre von der Morphogenese der Geschlechtsmerkmale bei den Säugetieren grundlegenden Versuchen gezeigt hat, eine Entwicklung der Brustwarzen erzielen kann, wie man sie normalerweise nur beim trächtigen oder säugenden Weibchen antrifft.

## II. Beobachtungen.

Auf Grund unserer eigenen Beobachtungen, die sich auf 8 Jahre erstrecken und an mehr als 100 hyperfeminierten Männchen\* ausgeführt wurden, können wir sagen, daß beim *kastrierten* Tier die Umwandlung der Brustwarzen nach Verpflanzung von Eierstock stets in fast gleicher Weise vor sich geht, so wie das *Steinach* vor 17 Jahren beschrieben hat. Nach unseren Beobachtungen ist der Höhepunkt der Entwicklung in der Regel etwa 6 Wochen nach der Verpflanzung, etwa 4 Wochen nach der beginnenden Umwandlung, erreicht. Wir haben nun im Laufe der Jahre unser Augenmerk auf die Frage gerichtet, wie die Brustwarzen sich bei der *Rückbildung* verhalten, die eintritt, wenn der verpflanzte Eierstock zugrunde geht. Wir haben uns dabei immer wieder überzeugen können, daß *der Verlauf der Rückbildung wesentlich abhängig ist von der Zeit, die zwischen der beginnenden Umwandlung und der beginnenden Rückbildung verstrichen ist.*

Setzt die Rückbildung wenige Wochen nach beginnender Umwandlung ein, so kann es zu einem völligen Verschwinden der Erscheinungen kommen, die durch verpflanzten Eierstock bedingt waren<sup>5</sup>. Die Brustwarzen können binnen kurzem wieder den rudimentären Zustand erreichen, wie er das normale und das kastrierte Männchen kennzeichnet. War jedoch die Entwicklung der Brustwarze bis zum Höhepunkt gediehen und war sie viele Monate auf diesem verblieben, so findet nicht mehr eine Rückkehr zum ursprünglichen Zustande statt. Ich habe bereits früher einige bezügliche Beobachtungen an hyperfeminierten

\* Nach Hinzuziehung der Versuchsreihen, die ganz in den Händen meiner selbständig operierenden Mitarbeiter lagen (*H. Kallas* in Concepcion, *W. Krause*, *H. Perli*, *E. Kirnman*, *L. Adamberg* und *W. Üprus* in Dorpat), steigt die Zahl unserer Beobachtungen auf etwa 200 hyperfeminierte Tiere.

Männchen veröffentlicht, bei denen der Eierstock in der Niere 7 Monate lang endokrin wirksam war, um darauf seine Funktion einzustellen. Den Stillstand der endokrinen Funktion wird man bei genügender Erfahrung bald am Verhalten der Brustwarzen feststellen können. Sie verlieren den Turgor, werden dünn, es schwinden die Krusten, die sich auf Brustwarze und Warzenhof gebildet hatten. Bemerkenswert ist aber, daß die Brustwarzen, obwohl sie nach dem Aufhören der endokrinen Tätigkeit des Eierstockes ihren Turgor verlieren und an Dicke abnehmen, noch viele Monate *wie beim spätkastrierten Weibchen* erhalten bleiben.

Im folgenden sei nun über eine Beobachtung berichtet, die diese *experimentelle Fixierung*, das Erhaltenbleiben der Brustwarzen nach dem Zugrundegehen des verpflanzten Organs, in noch ausgesprochenerer Weise zeigt, als ich sie bisher vorführen konnte.

Einem ausgewachsenen Männchen, das bei einem Gewicht von 710 g am 19. II. 1927 kastriert wurde, wurde am 1. März desselben Jahres Eierstock in die Niere verpflanzt. Es handelte sich um einen Versuch, der in anderen Zusammenhängen ausgeführt wurde (Prot. Ch. 34; vgl.<sup>13)</sup>; der Eierstock wurde nach der Entnahme aus der Spenderin 24 Stunden bei 7–11° gehalten. Etwa 2½ Wochen nach der Verpflanzung begann die Umwandlung der Brustwarzen, die bereits am 2. April eine Länge von etwa 5 mm erreichten; Mitte April betrug die Länge der Brustwarzen etwa 8–10 mm. Die Krustenbildung, auf die zuerst mein estnischer Mitarbeiter *W. Krause* aufmerksam gemacht hat, war sehr ausgesprochen. Von Zeit zu Zeit kam es zu Sekretion von Kolostrum. Das ganze Jahr hindurch und ebenso in der ersten Hälfte des Jahres 1928 blieben die Brustwarzen unverändert. Im Herbst 1928 konnte eine Veränderung an den Brustwarzen festgestellt werden. Obwohl sie an Länge kaum eingebüßt hatten, konnten keine Zweifel darüber bestehen, daß die endokrine Beeinflussung durch das Ovarium aufgehört hatte. Die Brustwarzen waren schlaff und dünn. Der Zustand blieb bis zum Tode des Tieres unverändert. Das Tier starb am 21. Mai 1929, nachdem wir es fast 2¼ Jahr beobachtet hatten. Die Länge der Brustwarzen betrug bei der Sektion 8 mm (Abb. 1). In der Niere fanden wir die schon makroskopisch leicht erkennbare Ovarialnarbe. Der makroskopische Befund wurde durch die mikroskopische Untersuchung vollkommen bestätigt. Es lag die typische Ovarialnarbe vor (Abb. 2), aus sehr feinen Bindegewebsfibrillen und wenigen eingestreuten Zellen bestehend.

Der Fall zeigt deutlich, daß ein Geschlechtsmerkmal, das auf experimentellem Wege durch Eierstocksverpflanzung ausgelöst wurde und etwa 1½ Jahre auf dem Höhepunkt der Entwicklung verharrete, noch bestehen bleibt, nachdem der Eierstock bereits zugrunde gegangen

ist. In diesem Falle muß das experimentell erzeugte Geschlechtsmerkmal etwa 9 Monate lang den Eierstock überlebt haben. Wenn auch eine teilweise Rückbildung eintrat, indem die Brustwarzen an Turgor



Abb. 1. Brustwarzen beim männlichen Tier, 27 Monate nach Verpflanzung von Eierstock, 8 Monate nachdem die Warzen dünn und schlaff geworden waren. Etwas verkleinert.

und Dicke einbüßten, so verblieben sie doch bis zu Ende in einem Zustand, der in kaum zu übertreffender Weise den bleibenden Charakter der Fixierung vor Augen führt.

### III. Schlußbetrachtungen.

Die Tatsache, daß eine Fixierung von Geschlechtsmerkmalen durch Sexualhormone zustandekommen kann, wird nach den mitgeteilten Beobachtungen nicht bestritten werden können. Wird auf Grund einer nur teilweise erfolgenden

Rückbildung eines Geschlechtsmerkmals nach Kastration und auf Grund der in der Einleitung erörterten Beobachtungen über den schützenden Einfluß, den das Alter gegen die Rückbildung hat, auf eine Fixierung durch Sexualhormone geschlossen, so kann mit Recht der Einwand gemacht werden, daß die Resistenz des Geschlechtsmerkmals auf irreversiblen konkordanten Wachstumsvorgängen beruhe, die von Sexualhormonen nicht beeinflusst waren. Wie ich immer wieder hervor-  
gehoben habe, ist in der Resistenz des Geschlechtsmerkmals ein solcher

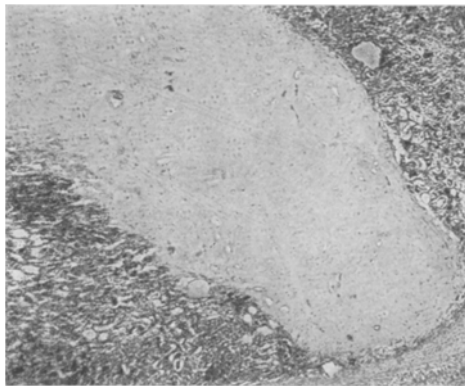


Abb. 2. Ovarialnarbe in der Niere desselben Tieres wie in Abb. 1. — Bonin; Hämatox.-Eos.  $7\mu \times 31$ .

von Sexualhormonen nicht beeinflusster Wachstumsanteil sicherlich vorhanden. Aber auf der anderen Seite zeigt die oben mitgeteilte Beobachtung, daß auch durch Sexualhormone Zustände irreversibel fixiert werden können.

Wie bedeutungsvoll diese Beziehungen sind, läßt sich an einigen Beispielen erläutern, die der Lehre vom experimentellen Hermaphroditismus der Säugetiere entnommen sei, wie sie durch die Untersuchungen von *Steinach* und *Sand* begründet und durch die Arbeiten von mir und meinen Mitarbeitern *Krause*, *Voss* und anderen weiter ausgebaut worden ist.

In seinen bekannten Versuchen mit Eierstocksverpflanzung in den Hoden konnte *Sand*<sup>14</sup> in manchen Fällen feststellen, daß kombinierte Hormonwirkung vorlag, obwohl die später vorgenommene mikroskopische Untersuchung nur eine Eierstocksnarbe oder einen zugrundegehenden Eierstock aufdeckte, während in anderen Fällen weibliche Wirkung trotz guter Erhaltung des in den Hoden verpflanzten Eierstocks ausblieb. *Sand* sprach geradezu von bizarren Befunden, die er damals für unerklärbar halten mußte. Heute sind wir in der Lage, solche Befunde richtig zu deuten. In denjenigen Fällen, wo *Sand* trotz weitgehender Entwicklung des Brustdrüsenapparates nur eine Eierstocksnarbe vorfand, hat zweifellos experimentelle Fixierung an den Brustwarzen vorgelegen. Die Fixierung ist die einzige, aber auch ausreichende Erklärung für diese Erscheinung, die auf den ersten Blick so merkwürdig erscheinen mußte.

Auf ganz andere Art ist das Ausbleiben der weiblichen Wirkung trotz Gegenwart von wohl erhaltenem Eierstock zu erklären. Es handelt sich hier um eine Erscheinung des Antagonismus der Geschlechtsdrüsen (*Steinach*) oder der Konkurrenz der Geschlechtsdrüsen (*Sand*); wir haben die eine wie die andere Möglichkeit seinerzeit bestätigen können. Findet man in Fällen von intratestikulärer Eierstocksüberpflanzung, in denen der Eierstock nicht zur Wirkung gelangt ist, weitgehende follikuläre Entwicklung, die bis zum kritischen endokrinen Punkt gediehen ist, so liegt der *Steinachsche* geschlechtsspezifische Antagonismus vor; trifft man den Eierstock in mangelhafter follikulärer Entwicklung an, so liegt der *Sandsche* Konkurrenzmechanismus vor. Es sei bezüglich dieser Fragen auf die Arbeiten aus unserem Institut verwiesen<sup>15</sup>.

Es ist oben bereits darauf hingewiesen worden, daß der experimentelle Nachweis einer durch Sexualhormone bedingten irreversiblen Fixierung keinesfalls ausschließt, daß in Geschlechtsmerkmalen auch ein Wachstumsanteil vorhanden ist, der nicht hormonbedingt zu sein braucht, ein Anteil, der aus konkordantem Wachstum fließt. Es ist nun von sehr großer Bedeutung, daß an einem Organ, das normalerweise bezüglich Entwicklung und Fixierung weitgehende Abhängigkeit vom Sexualhormon aufweist, sich im Ausnahmefall ein Verhalten aufdecken ließ, das auf weitgehendes Wachstum und Resistenz unabhängig vom Sexualhormon hinweist.

Wie schon erwähnt, ist nach meinen jahrelang fortgesetzten Beobachtungen der Grad der Rückbildung der Stachelorgane im Blindsack des Penis des kastrierten Meerschweinchens und ebenso die Schnelligkeit der Rückbildung vom Alter des Tieres zur Zeit der Kastration abhängig. Es handelt sich hier, zum Teil jedenfalls, um eine hormonbedingte Resistenz oder Fixierung. Die Abhängigkeit der Stachelorgane von den Hodenhormonen kommt auch in der Ausbildung dieser Organe beim maskulierten Weibchen nach Hodenüberpflanzung zum Ausdruck, wie ich<sup>16</sup> vor 13 Jahren im Laboratorium von *Steinach* gefunden habe und wie wenige Jahre darauf von *Moore* und *Romeis* bestätigt worden ist. Vor 6 Jahren habe ich zeigen können, daß eine Klitorishypertrophie mit Stachelorganen, wie sie im Blindsack des Meerschweinchenpenis vorhanden sind, bei sonst normalen weiblichen Tieren als



Abb. 3.



Abb. 4 A.



Abb. 4 B.

Abb. 3. Hypertrophische Schwellkörper der Klitoris mit gut ausgebildeten Stachelorganen beim intersexuellen Weibchen. 2mal vergrößert.

Abb. 4. Stachelorgane im Blindsack des Penis beim erwachsenen Meerschweinchen. 2mal vergrößert. A = normal; B = 6 Monate nach der Kastration. — Die Epidermalzähne des Blindsacks sind nach der Spätkastration geschwunden, die Stachelorgane haben an Länge und Dicke abgenommen.

Mißbildung angetroffen werden kann<sup>17</sup>. Ich habe diese Mißbildung als eine partielle somatische Intersexualität beschrieben und die Frage experimentell untersucht, ob diese intersexuelle Mißbildung hormonal bedingt sein könnte.

In den gegebenen Zusammenhängen ist nun beachtenswert, daß die Stachelorgane bei den intersexuellen Weibchen (Abb. 3 und 4) in manchen Fällen länger und dicker waren als beim spätkastrierten Männchen. Ferner konnte ich zeigen, daß das Stachelorgan beim Weibchen mit intersexueller Mißbildung nach Stutzung sich wiederherstellt, wie beim normalen Männchen. Diese beiden Tatsachen könnten zunächst vermuten lassen, daß hier hormonbedingte Fixierung vorlag. Ich fand jedoch, daß bei diesen Tieren, bei denen außer dem Eierstock keine andere Geschlechtsdrüse zu finden war, die Stachelorgane erhalten blieben, wenn die Eierstöcke entfernt wurden. Es ergab sich ferner, daß eine Regeneration des gestutzten Stachelorgans beim intersexuellen

Weibchen auch nach Entfernung der Eierstöcke möglich ist. In anderen Versuchen haben wir Eierstock von intersexuellen Weibchen in kastrierte Männchen verpflanzt und bei diesen nur weibliche Wirkung (Hyperfeminierung) und keine Beeinflussung der Stachelorgane erzielen können.

Nach alledem müssen wir vermuten, daß die Stachelorgane *beim intersexuellen Weibchen* in ihrer Ausbildung unabhängig sind von Hodenhormonen, es sei denn, daß an irgendeiner anderen Stelle im Körper Hormon gebildet wird, das bezüglich der Ausbildung und Fixierung der Geschlechtsmerkmale in gleicher Weise wirkt, wie Hodenhormon. H. E. Voß hat damals in einigen Fällen die Nebenniere untersucht, die vollkommen normal war. Bemerkenswert ist im Verhalten der Stachelorgane bei diesen intersexuellen Weibchen die Tatsache, daß das Organ in seiner Größe bei ein und demselben Tier schwankt. Wir haben durch direkte Beobachtung und Photographie das Verhalten dieser Organe im Laufe von 2 Jahren eingehend verfolgt. Nicht minder bedeutungsvoll ist die Tatsache, daß sowohl Schwellkörper als Stachelorgane zuweilen nicht symmetrisch ausgebildet sind und daß das Stachelorgan beim intersexuellen Weibchen auf der einen Seite ganz fehlen kann.

Zweifellos sind alle Tatsachen, die sich auf hormonbedingte irreversible Fixierung von Geschlechtsmerkmalen beziehen, von großer Bedeutung für das Verständnis der Erscheinungen der Intersexualität. Erleichtert doch das Vorkommen der Fixierung die Anwendung der Befunde über experimentellen Hermaphroditismus, wie wir sie seit Steinach, Sand, Athias, Moore, Lipschütz u. a. bei den Säugetieren, Pézard, Goodale, Zawadowsky u. a. bei den Vögeln kennen, für die Deutung mannigfaltiger Intersexualitätserscheinungen bei Mensch und Tier, wo die Unstimmigkeit zwischen Geschlechtsdrüse und Geschlechtsmerkmal häufig so auffällig ist.

Von zahlreichen Forschern ist jedoch gegenüber Steinach<sup>18</sup> und mir<sup>1, 2</sup> darauf hingewiesen worden, daß eine Verallgemeinerung der Befunde über experimentellen Hermaphroditismus auf die intersexuellen Mißbildungen nicht möglich ist. Meine eigenen Beobachtungen an den intersexuell mißbildeten weiblichen Meerschweinchen sprechen nicht zugunsten der Verallgemeinerung. Denn es liegt die Tatsache vor, daß dasselbe Geschlechtsmerkmal, das normalerweise in dieser Form nur besteht und nur sich Neubildet, wenn Hodenhormon im Körper kreist, beim intersexuellen weiblichen Meerschweinchen erhalten bleibt und sich *regeneriert*, ohne daß Hoden vorhanden ist und ohne daß der Eierstock männliche Hormone bildet.

#### *Zusammenfassung.*

Es wird die Bedeutung der hormonbedingten Fixierung von Geschlechtsmerkmalen erörtert und es wird gezeigt, daß die Fixierung sich auch *experimentell* erzielen läßt.



Die Hypertrophie der Brustwarzen, wie sie durch Eierstocksverpflanzung beim kastrierten männlichen Meerschweinchen erzielt wird, bleibt — trotz teilweise erfolgreicher Rückbildung — bestehen, nachdem der Eierstock längst zugrunde gegangen ist.

### Schrifttum.

- <sup>1</sup> *Lipschütz, A.*, Arch. Entw.mechan. **44**, 207 (1918). — <sup>2</sup> *Lipschütz, A.*, Die Pubertätsdrüse und ihre Wirkungen. Bern 1919, vgl. insbesondere S. 393. — <sup>3</sup> *v. Bormann, F.*, Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **42**, 240 (1922). — <sup>4</sup> *Lipschütz, A.*, Internal Secretions of the Sex Glands. Cambridge-Baltimore 1924, vgl. S. 20—24. — <sup>5</sup> *Lipschütz, A.* und *Mitarbeiter*, Pflügers Arch. **211**, 279 u. 697 (1926). — <sup>5a</sup> *Lipschütz, A.*, Brit. J. exper. Biol. **4**, 227 (1927), vgl. S. 236. — <sup>6</sup> *Baker, J. R.*, Brit. J. exper. Biol. **5**, 187 (1928). — <sup>7</sup> *Lipschütz, A.*, C. r. Soc. Biol. Paris **90**, 273 (1924) — Pflügers Arch. **207**, 548 (1925). — <sup>8</sup> *Pézar, A.*, Bull. biol. France et Belg. **52**, 1 (1928). — <sup>9</sup> Vgl. namentlich *Goldschmidt, R.*, Erg. Biol. **2**, 554 (1927). — <sup>10</sup> *Crew, F. A. E.*, Quart. Rev. Biol. **1**, 315 (1926); **2**, 49 u. 427 (1927). — vgl. *Lillie, F. R.*, J. of exper. Zool. **23**, 371 (1917); **48**, 175 (1927) — Biol. Bull. **44**, 47 (1923). — <sup>11</sup> *Marshall, F. H. A.*, Physiology of Reproduction. London 1922. — <sup>12</sup> *Steinach, E.*, Pflügers Arch. **144**, 71 (1912). — <sup>13</sup> *Lipschütz, A.*, Pflügers Arch. **220**, 29 (1928). — <sup>14</sup> *Sand, K.*, Arch. de Physiol. et Pathol. Génér. **20**, 472 (1922). — <sup>15</sup> *Lipschütz, A.*, *H. E. Voss* u. a., Pflügers Arch. **207—211** (1925—26); *Lipschütz, A.*, Pflügers Arch. **221**, 439 (1929). — <sup>16</sup> *Lipschütz, A.*, Anz. d. Akad. d. Wiss. (Wien) **1916**, Nr 27 (1916) — Arch. Entw.mechan. **44**, 196 (1918). — <sup>17</sup> *Lipschütz, A.*, C. r. Acad. Sci. Paris **179**, 1625 (1924) — J. of exper. Biol. **4**, 227 (1927). — <sup>18</sup> *Steinach, E.*, Arch. Entw.mechan. **42**, 307 (1916).