© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia[1].

Von
F. Baltzer.
(Aus der Zoologischen Station zu Neapel und dem Zoologischen Institut zu Würzburg.)

Mit 9 Figuren im Text.

Inhalt.

	Seite
Einleitung	1
I. Über die normale Entwicklung von Weibchen und Männchen	2
A. Entwicklung des Weibchens	3
B. Entwicklung des Männchens	5
II. Parasitische Beziehungen zwischen der männlichen Larve und dem ausgewachsenen Weibchen. (Versuche mit Vitalfärbung)	7
III. Die Versuche über Geschlechtsbestimmung	10
A. Versuche zur Erzeugung von Männchen (Serie A.)	11
B. Versuche zur Erzeugung von Weibchen (Serie B.)	12
IV. Versuche zur Erzeugung von Zwittern (Serie C.)	15
V. Die Organisation der Zwitter	17
VI. Tatsachen zum Beweise der Homologie von Oesophagus beim Weibchen und Samenschlauch beim Männchen	25
VII. Theoretische Deutung der Resultate	28
A. Die Geschlechtsbestimmung. Allgemeines	28
B. Spezielle Analyse der Wirkung des Parasitismus	33
C. Über den epigenetischen Charakter der Geschlechtsbestimmung bei *Bonellia*	34
D. Über die Bestimmung der sekundären Geschlechtsmerkmale	36
E. Biologische Bedeutung des besonderen Modus der Geschlechtsbestimmung für die Vermehrungsmöglichkeit der *Bonellia*	38
F. Bedeutung der Resultate für die Morphologie und die Phylogenie des Geschlechtsdimorphismus	40
VIII. Zusammenfassung	43

Einleitung.

Die Gattung *Bonellia* bietet für verschiedene Fragen der Geschlechtsbestimmung aus mehreren Gründen ein besonderes Interesse. Ein außer-

[1] Eine weitere Darstellung mit zahlreichen Belegen durch Abbildungen wird in der binnen Jahresfrist abgeschlossenen Monographie der Echiuriden der »Fauna und Flora des Golfes von Neapel« erscheinen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ordentlich starker Dimorphismus beider Geschlechter macht das Tier geeignet zu Studien über die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere. Manche Organe sind bei ♂ und ♀ verschieden entwickelt. Eine Reihe von Charakteren sind im ♀ ausgebildet, fehlen aber dem ♂. Anderseits bildet auch das ♂ specifische Organe aus. Es ist die Frage, in welchem Maß eine Abhängigkeit all dieser Merkmale, die zusammen den Dimorphismus zwischen beiden Geschlechtern ausmachen, und die man alle als sekundäre Geschlechtscharaktere bezeichnen kann, vom Geschlecht selbst besteht.

Bekanntlich bleibt das ♂ ein kleines Nematoden-ähnliches Würmchen von einigen Millimeter Länge, welches sein Leben im Uterus erwachsener, großer Weibchen verbringt. Dabei finden sich in jedem Uterus durchschnittlich mehrere bis zahlreiche Männchen. So war zu vermuten, daß das Zahlenverhältnis der Individuen beider Geschlechter vom gewöhnlichen abweiche. Es mußten beträchtlich mehr ♂♂ als ♀♀ vorhanden sein. Diese Vermutung wurde weiter durch die Erfahrung bestätigt, daß der Prozentsatz der sich entwickelnden Weibchen zu verschiedenen Malen, als ich Eimaterial zur Zucht von Embryonen verwendete, sehr verschieden ausfiel.

Anderseits ist *Bonellia* deshalb für Versuche über Geschlechtsbestimmung besonders günstig, weil ♀ und ♂ schon nach wenigen Tagen der Entwicklung sich verschieden differenzieren. Der Beobachter hat hier nicht lange darauf zu warten, bis er erfährt, welchen Geschlechtes seine Versuchstiere sind. Dieser Vorzug, schnell die Resultate der Experimente zu erhalten, wird allerdings stark beeinträchtigt durch die Spärlichkeit, mit der die Tiere, auch bei der günstigeren Species *Bonellia viridis*, Nachkommen liefern. Die Zahl der Eier bei jeder Ablage ist wohl recht groß, aber die Eiablagen sind selten.

Den eigentlichen Ausgangspunkt für die Untersuchung bildete die Frage, in welcher Weise die am Rüssel alter ♀♀ sich entwickelnden männlichen Larmen von ihrer Unterlage, dem Rüssel abhängig sind. Die dabei gemachten Beobachtungen deuteten auf einen Einfluß der parasitischen Lebensweise der männlichen Larve auf die Bestimmung des Geschlechts hin.

I. Über die normale Entwicklung von Weibchen und Männchen.

Die Experimente wurden alle an *Bonellia viridis* angestellt.

Bevor ich auf sie eingehe, sei die normale Entwicklung der Larve zu Männchen oder Weibchen bei dieser Species geschildert. Wir gehen dabei aus von der geschlechtlich noch nicht nachweisbar differenzierten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Larve. Die vor diesem Stadium liegende Entwicklung interessiert uns hier nicht.

Das indifferente Ausgangsstadium ist die aus den Eihüllen ausschwärmende Larve von der Gestalt eines länglichen Fäßchens, mit zwei Wimperkränzen, zwei Pigmentflecken (»Augen«) und grünem Pigment, wie sie Spengel (1879)[1] beschrieben hat. Für die genauere Kenntnis dieser Larve sei auf seine und weiter auf meine vorläufige Mitteilung (1912) verwiesen.

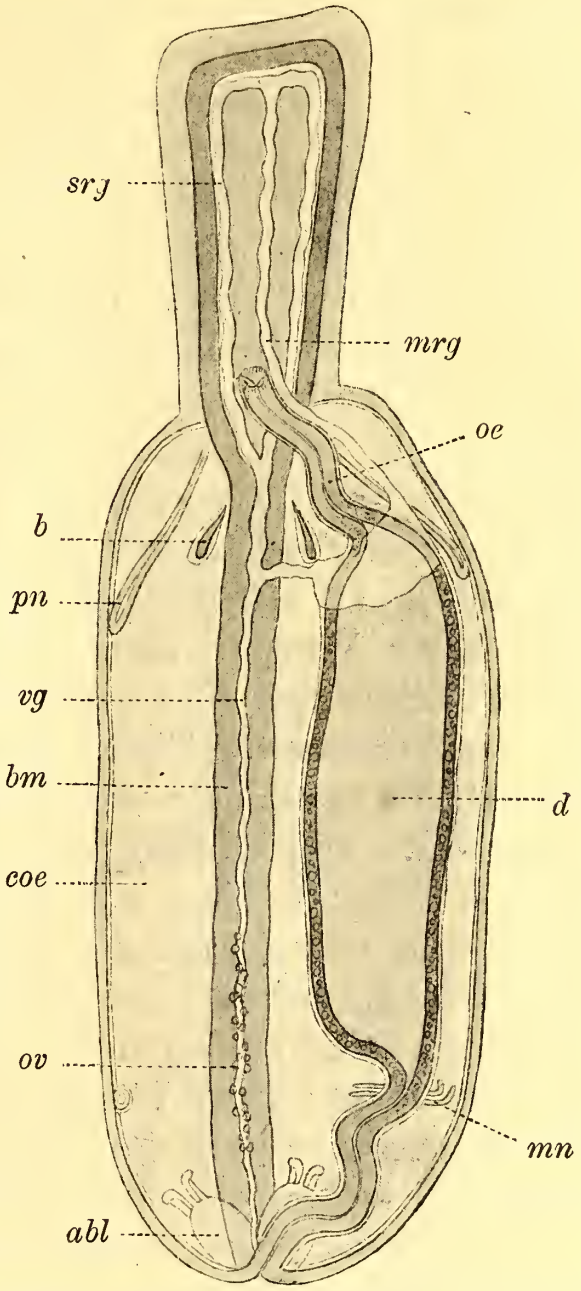

Fig. 1. Junges aus dem Ei gezüchtetes Weibchen, kurz nach der Metamorphose (etwas schematisiert). Vergr. ca. 70/1. *abl* = Analblasen, *b* = Borsten, *bm* = Bauchmark, *coe* = Coelom, *d* = Mitteldarm, *mn* = Metanephridien, *mrg* = mittleres Rüsselgefäß, *oe* = Oesophagus, *ov* = Ovar, *pn* = Protonephridien, *srg* = seitliches Rüsselgefäß, *vg* = ventrales Blutgefäß.
Nach dem lebenden und dem konservierten Objekt kombiniert.

A. Entwicklung des Weibchens.

Man vergleiche für die folgenden Angaben Textfig. 1, die etwas schematisiert die Organisation eines eben differenzierten weiblichen Tieres darstellt. Es sind alle hier erwähnten Organe eingezeichnet, auch wenn sie zeitlich nacheinander auftreten.

Die Wimperkränze der indifferenten Larve werden, wenn die Differenzierung zum ♀ beginnt, rückgebildet; der vor dem vorderen Wimperkranz liegende Teil des Körpers verlängert sich und liefert den Rüssel. Der hinter diesem Kranz liegende Teil des Körpers bläht sich stark auf: es bildet sich ein geräumiges Cölom (*coe*) aus, in dem durch charakteristische Kontraktion des Hautmuskelschlauches der Inhalt, Flüssigkeit mit zahlreichen Körperchen, hin- und hergetrieben wird. Der Darm (*d*) war in der indifferenten Larve lediglich ein Zellkomplex ohne Öffnung nach außen. Er enthält in seinen Lumen das fettartige Dottermaterial in Form

[1] Mitt. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mehrerer großer Tropfen. Jetzt entsteht vorn auf der Bauchseite eine mediane Ectodermeinstülpung. Sie liegt im Bereich des früheren, vorderen Wimperkranzes, dessen Lage man auch jetzt noch, obgleich die Wimpern verschwunden sind, feststellen kann, da seine Zellen pigmentlos sind und einen hellen Reifen in der grün pigmentierten, übrigen Körperfläche bilden. Das Lumen dieser säckchenförmigen Einstülpung, des Oesophagus (*oes*), tritt im weiteren Verlauf der Entwicklung mit dem Lumen des Mitteldarms in Verbindung. In ähnlicher Weise bilden sich der Enddarm und der After; letzterer liegt am Hinterende, im Centrum der durch den hintern Wimperkranz abgegrenzten Kalotte. In seiner nächsten Umgebung entwickeln sich zwei blasenförmige in das Coelom ragende und mit ihm durch je einen großen Trichter in Verbindung stehende Gebilde: die Analblasen (*abl.*). Sie münden in die Afteröffnung. — Das Nervensystem erfährt während dieser Vorgänge auch seinerseits eine weitere Differenzierung. Es entwickelt sich ein typisches Bauchmark (*bm*), aus zwei parallelen, breiten Strängen gebildet. Dieselben weichen am Vorderende, hinter dem Munde auseinander und bilden die beiden Bogen der Schlundkommissur. Diese umfaßt nicht nur den Oesophagus, sondern verläuft in weiter Schlinge dem Rand des ganzen Rüssels entlang. Der Schlundring wird also um so größer, je weiter der Rüssel auswächst. — Hinter der Kommissur liegen endlich noch die beiden für die Echiuriden charakteristischen Borsten (*b*). Das Ovar (*ov*) findet sich in diesem Stadium in der hinteren Körperhälfte als eine Reihe unbedeutender Zellhäufchen an dem längs dem Bauchmark verlaufenden, ventralen Blutgefäß (*vg*). Der sogenannte Uterus ist noch nicht entwickelt.

Als vorübergehende Gebilde müssen noch erwähnt werden: 1. die Protonephridien (*pn*): kleine blindgeschlossene Säckchen, welche nahe dem vorderen Wimperkranz oder dem ihm entsprechenden pigmentlosen Reifen nach außen münden. Nebenbei sei bemerkt, daß sich an diesen Protonephridien Solenocyten nachweisen ließen. 2. Die Metanephridien (*mn*), zwei kleine, nach dem Cölom hin mit einer Öffnung versehene, flimmernde Schläuche. Sie liegen im hintern Teil des Körpers, jedoch vor dem hintern Wimperkranz.

Nach der Folge ihres Auftretens geordnet ergibt sich für diese verschiedenen Bildungen folgende Reihe:

1. Rückbildung der Wimperkränze. 2. Beginn der Einstülpung des Oesophagus, Ausbildung der Protonephridien. 3. Anlage der Borsten, des Afters, etwas später der Analblasen, ferner: Anlage der Metanephridien, Vergrößerung des Cöloms. Differenzierung des Bauchmarks.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Anlage des Ovars. — Naturgemäß sind diese Perioden, die im ganzen nur über wenige Tage reichen, nicht streng voneinander zu trennen. Sie seien hier nur aus Zweckmäßigkeitsgründen wegen späterer Erörterungen angeführt.

B. Entwicklung des Männchens.

Man vergleiche Textfig. 2. Von der geschilderten Entwicklung des Weibchens weicht diejenige des Männchens in hohem Maße ab. Wir wählen zur Beschreibung den normalen Fall: die Entwicklung zum ♂ setzt ein, wenn sich die indifferente schwärmende Larve am Rüssel eines alten ♀ angesetzt hat. Innerhalb eines Tages bilden sich die larvalen Wimperkränze und die Pigmentflecke (Augen) zurück. Während es nun beim Weibchen zu einer Verlängerung des Vorderendes kommt, setzt hier eine Verkürzung ein. Gleichzeitig verliert das Vorderende sein grünes Pigment; desgleichen die Bauchfläche, soweit sie der Unterlage, dem Rüssel des alten ♀ aufliegt. Wahrscheinlich wird das Pigment in das Innere des Larvenkörpers resorbiert, ebenso das Pigment der Augen. Dagegen bleibt es, wenigstens noch in dieser Entwicklungsperiode, an der Dorsalseite erhalten. Ein Oesophagus und ein After werden nicht gebildet. Der Mitteldarm (*d*) bleibt während der ganzen Lebensdauer ein nach außen geschlossener, in seinem Innern jene oben erwähnten Fettropfen enthaltender Sack. Wohl aber bildet sich am Vorderende der Larve eine ectodermale Einstülpung aus, ein Säckchen, welches

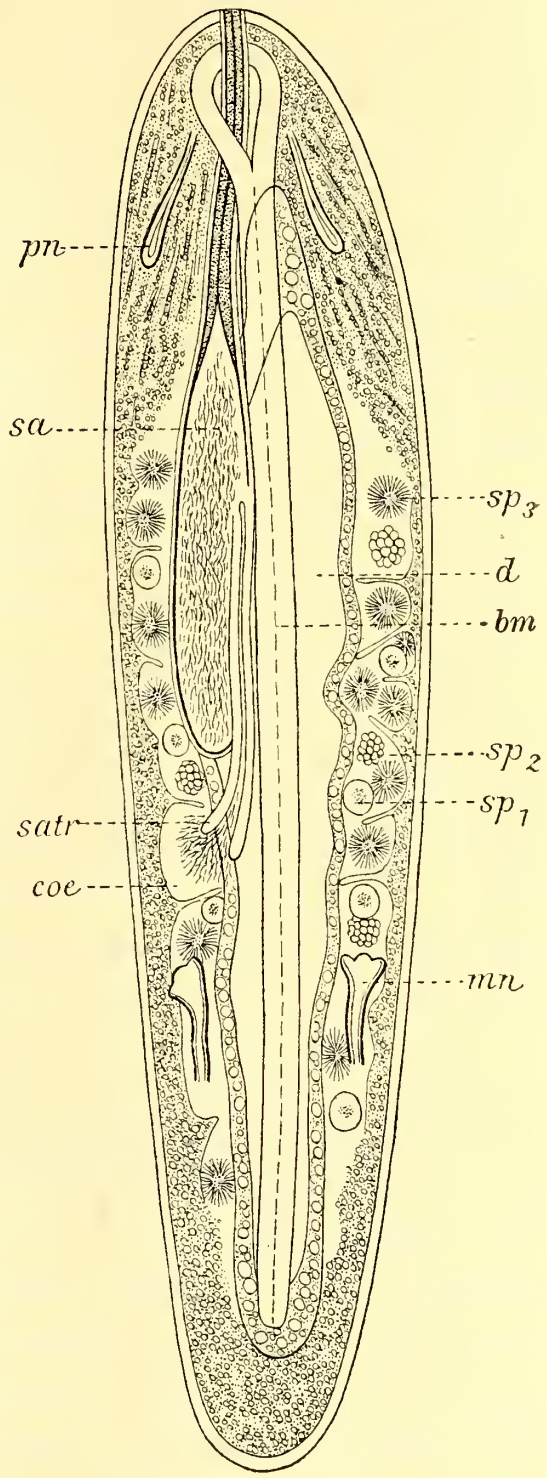

Fig. 2. Männchen, aus dem Ei gezüchtet, nach Metamorphose, geschlechtsreif (etwas schematisiert). Vergr. ca. 80/1.

bm = Bauchmark, *coe* = Coelom, *d* = Darm, *mn* = Metanephridien, *pn* = Protonephridien, *sa* = Samenschlauch, *satr* = Trichter des Samenschlauchs, sp_1-sp_3 = Stadien der Spermatogenese. Nach dem lebenden Objekt gezeichnet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in seiner Ausbildung, sowie nach seiner Lage — es tritt durch den Schlundring — dem Oesophagus des Weibchens homolog sein muß. Es ist die Anlage des Samenschlauches (*sa*), eines nur dem ♂ eigentümlichen und besonders charakteristischen Organs. Man kann auch nachweisen, daß die Stelle, von der aus die Einstülpung erfolgt, der Stelle des vorderen Wimperkranzes entspricht, wo beim ♀ der Oesophagus gebildet wird. Nur infolge der Verkürzung des ganzen Vorderendes, sowie gewisser Verschiebungen auf der Bauchseite liegt die Einstülpungsstelle des Samenschlauches beim erwachsenen ♂ am Vorderende und nicht, wie die Bildungsstätte des Oesophagus, auf der Bauchseite des Tieres. An der sackförmigen Anlage des Samenschlauches entsteht seitlich ein großer Trichter (*satr*); er ist, im Gegensatz zu dem ectodermalen Sack, rein mesodermaler Herkunft. Damit erreicht der Samenschlauch seinen typischen Bau, wie er von mir (1912)[1] geschildert worden ist. Gleichzeitig bilden sich auch die Protonephridien (*pn*) und etwas später die Metanephridien (*mn*) aus.

Bis zu diesem Stadium geht die Entwicklung während der Periode des Festsitzens der Larve vor sich. Das Tier wird nun wieder frei, kriecht an dem Rüssel, an dem es festsaß, hin und in den Pharynx der alten *Bonellia* hinein. Während dieser Zeit vergrößert sich der Samenschlauch, ohne sich aber in seinen Bau noch abzuändern. Er füllt sich vermittelst des Trichters mit Spermien. Die Spermatogenese (sp_1—sp_3) hat schon kurz nach dem Anheften der Larve an den Rüssel eingesetzt. Es lösen sich in den Flanken des Tieres Zellgruppen von der Wandung des Cöloms (*coe*) los. Sie flottieren frei in der übrigens nur unbedeutenden Leibeshöhle; aus ihnen gehen die Spermatocyten hervor, diese liefern die Spermien. Die einzelnen Elemente bleiben miteinander in Verbindung: den ursprünglichen Zellgruppen entsprechen in der Folge umfangreiche Spermienbündel (sp_3), die im Cölom hin- und hergeschoben werden. Besonders hervorheben möchte ich, daß in den beiden Geschlechtern die Spermatogonien oder die Oogonien an verschiedenen sich nicht entsprechenden Stellen der Cölomwandung gebildet werden: die Eier immer nur am hintern Teil des ventralen Blutgefäßes, die Spermien aber an den Flanken der Cölomwandung.

Von den übrigen Organen des Männchens ist für die hier zu behandelnden Fragen nicht viel zu sagen. Das Bauchmark (*bm*) erreicht nicht die für das ♀ beschriebene Ausbildung. Ein Schlundring ist vorhanden. Er bleibt aber eng, entsprechend den geringen Dimensionen der vorderen

[1] Baltzer, F., Über die Entwicklungsgeschichte von *Bonellia*, in: Verh. D. Z. Ges. 22. Vers. 1912.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Körperpartie des ♂. Die für das ♀ typischen Borsten hinter dem Schlundring werden vom Männchen niemals angelegt; ebensowenig die beim ♀ hochentwickelten Analblasen. Die Protonephridien (*pn*) haben ähnliche Ausbildung wie beim Weibchen. Die Metanephridien (*mn*) desgleichen; während sie jedoch beim Weibchen nach kurzem Bestehen wieder verkümmern, erhalten sich wenigstens die Metanephridien beim Männchen dauernd. Dies hängt wohl damit zusammen, daß Analblasen, welche die exkretorische Funktion übernehmen könnten, beim Männchen nicht entwickelt werden. Es sei auch beim Männchen, wie beim Weibchen, der zeitliche Verlauf der Entwicklung kurz dargelegt.

1. Tag (nach dem Festsetzen am Rüssel eines alten Weibchens). Die Wimperkränze gehen verloren, teilweise auch das Pigment.

2. Tag. Völliger Verlust des Pigments auf der Bauchseite und dem Vorderende. Während der ersten 2 Tage Verkürzung des Vorderendes.

3. Tag. In einzelnen Fällen kann schon die Anlage des Samenschlauches festgestellt werden.

4. oder 5. Tag. Die Larve löst sich wieder ab. Am Samenschlauch bildet sich der Trichter aus.

Ungefähr am 3. Tag werden die Protonephridien und etwas später die Metanephridien sichtbar. Am 2. oder 3. Tag beginnt auch die Spermatogenese.

Auch hier ist zu betonen, daß diese Entwicklungszeiten nicht genau abgegrenzt werden können.

II. Über parasitische Beziehungen zwischen der männlichen Larve und dem ausgewachsenen Weibchen. (Versuche mit Vitalfärbung.)

Vor allem ist hervorzuheben, daß eine Entwicklung zum Männchen fast ausnahmslos nur dann eintritt, wenn die indifferente Larve Gelegenheit hat, sich am Rüssel eines alten Weibchens festzusetzen. Untersuchung von Schnitten, ferner auch das lebende Objekt zeigen, daß keine Verbindung der Larve mit der Unterlage durch besondere Organe besteht. Die Epidermis sowohl der Larve, wie auch der Stelle des Rüssels, wo die Larve sitzt, bleibt intakt. Jedoch ist es trotzdem denkbar, daß es zwischen den eng aneinander liegenden Epithelien zu einem Übergang gelöster Stoffe kommt, der seiner Natur nach, wenn es sich um farblose gelöste Substanzen handelt, allerdings der mikroskopischen Beobachtung nicht zugänglich wäre. Ja, die Versuche über Geschlechtsbestimmung, denen vorliegende Arbeit gewidmet ist, machen eine solche Substanzaufnahme höchst wahrscheinlich. Daß nun wirklich irgendwelche Sub-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stanzen des Rüssels von der Larve aufgenommen werden, suchte ich durch Experimente mit Vitalfärbungen nachzuweisen. Das Resultat dieser Versuche sei hier summarisch angeführt: es wurden größere Rüsselstücke auf etwa 12 Stunden in eine intensiv blaue Lösung von Methylenblau in Seewasser gelegt. Die Stücke nehmen während dieser Zeit reichliche Mengen von Methylenblau in die Epidermis auf; in ihrer Lebensfähigkeit werden sie nicht beeinträchtigt. Sie bleiben, wenn es sich um gesunde, frisch abgeschnittene Stücke handelt, wochenlang am Leben. Aus dem Methylenblau wurden sie für $^1/_2$—$^1/_4$ Tag in circulierendes Seewasser gebracht. Wie die mikroskopische Kontrolle zeigte, ist dann außen an der Oberfläche des Rüssels kein Farbstoff mehr zu finden. Er steckt nur in den Zellen der Epidermis selbst oder der unter ihr liegenden Gewebe, und zwar — dies sei betont — ist er nicht im Zellsaft gelöst, sondern in größeren oder kleineren Kugeln in der sonst farblosen Zelle zu finden. Nach dem Wässern wurden die Rüsselstücke in eine Schale übertragen und indifferente Larven beigegeben. Eine Anzahl setzte an, die einen schon am gleichen, andre erst am folgenden Tag. In den nächsten Tagen wurden sowohl die festsitzenden als auch die in der Schale noch frei schwärmenden Larven untersucht.

Die festsitzenden Individuen enthielten Methylenblau als zahlreiche feine Tröpfchen in der Epidermis, als größere Tropfen oder Granula zuweilen auch in den Protonephridien. Auch das grüne Pigment hatte einen Stich ins Blaugrüne bekommen. Die Aufnahme des Farbstoffes in die Larvenepidermis und die Umfärbung des grünen Pigments erstreckt sich jedoch nur auf die Bauchfläche, mit der das Tier am Rüssel festsitzt. Die Zellen der Rückenfläche enthalten kein Methylenblau. Nach dem Fortschreiten der Entwicklung (Rückbildung der Wimperkränze und der Augen, Verkürzung des Vorderendes) läßt sich bestimmen, daß die dermaßen gefärbten Larven $^1/_2$—2 Tage festgesessen haben. Je länger die Larven sitzen, desto reicher wird die Blaufärbung. Sie geht auf die Zellen im Cölom über: die Larven sehen dann auch im Innern ziemlich blau aus. Ähnliche Versuche wurden mit gleichem, positivem Erfolg mit Bismarckbraun durchgeführt.

Es ist wohl zu vermuten, daß wir in diesen Farbstoffversuchen ein Indizium dafür haben, daß von der Larve nicht nur der Farbstoff, sondern überhaupt Stoffe aus dem Rüssel bezogen werden. Immerhin lassen sich mehrere Einwände geltend machen. Einerseits könnte das Experiment selbst anders gedeutet werden, anderseits muß diskutiert werden, mit welchem Recht man aus der Farbstoffaufnahme auf Substanzaufnahme überhaupt schließen kann.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Man könnte den Einwand erheben, daß die Aufnahme des Farbstoffs nicht direkt aus der Rüsselunterlage geschah, sondern, daß der Rüssel Methylenblau an das Wasser abgegeben hatte, aus dem es die Larven aufgenommen haben. Dagegen spricht schon die Tatsache, daß gerade die Dorsalseite der Larven nicht gefärbt ist, obschon sie von dem Wasser umspült wird, während die dem Wasser weniger zugängliche, weil der Rüsselunterlage angeschmiegte Bauchseite, Methylenblau enthält. Außerdem wird der Einwand dadurch widerlegt, daß die freigebliebenen Larven im gleichen Wasser ungefärbt bleiben. — Ferner ist der Einwand möglich, daß der Rüssel eine feine Schleimschicht absondert, die das Methylenblau aufnimmt und an die Larven abgibt. Eine solche Schleimschicht konnte ich, obgleich ich viel Mühe darauf verwandt habe, niemals feststellen.

Danach kann man wohl sagen, daß es sich um eine direkte Aufnahme des Farbstoffs aus dem Rüsselepithel durch das Larvenepithel handelt. Die Frage ist nun weiter, in welchem Grad dadurch eine Aufnahme von Substanz durch das Larvenepithel überhaupt bewiesen ist.

Einerseits wäre es möglich, daß die Affinität der Zellen des Larvenepithels für das Methylenblau größer ist, als diejenige des Rüsselepithels. In diesem Fall würde den Zellen des Rüssels nur das Methylenblau, nicht aber andre Stoffe entzogen. Wohl zweifellos muß jedoch die Affinität der Rüsselzellen für Methylenblau als größer angenommen werden, was sich schon daraus ergibt, daß die Färbung des Larvenepithels relativ stets viel geringer ist als die Färbung des Rüsselepithels. Der Verlust an Methylenblau, den das Rüsselepithel durch die Larve erleidet, kann mikroskopisch nicht einmal nachgewiesen werden. Schließlich wäre eine letzte Auffassung die, daß der Rüssel immerhin ganz geringe Farbstoffquantitäten an das Wasser abgibt, und daß ein Übergang des Farbstoffs deshalb denkbar wäre, weil die Wasserschicht zwischen Larve und Rüsselunterlage außerordentlich dünn ist. Aber auch hier würden dann, wenn man mitberücksichtigt, daß der Farbstoff nicht im Zellsaft gelöst erscheint, sondern in Tropfen- oder Kugelform in den Zellen auftritt, höchstwahrscheinlich auch andre Substanzen als nur der Farbstoff in die Larve übertreten.

Wenn wir aus den gegebenen Erörterungen vorsichtig ein Ergebnis ziehen wollen, so können wir sagen: mit Sicherheit zeigen die Versuche mit Vitalfarbstoffen, daß der Übertritt von Substanzen aus dem Rüssel in die festsitzende Larve möglich ist. Daß er wirklich stattfindet, ist jedoch durch die Färbungen nur, wenn auch in recht hohem Grade, wahr-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

scheinlich gemacht. Es werden sich für diese Ansicht aus den Versuchen über Geschlechtsbestimmung selbst weitere Argumente ergeben.

Danach handelt es sich, wenn wir uns an diese Anschauung halten — und dies wird in den folgenden Kapiteln geschehen — bei den männlichen Larven während des Festsitzens um eine Art Parasitismus. Allerdings nicht in dem Sinn, daß die Larve Nahrungsstoffe aus der Unterlage bezieht; die Larve besitzt in den obengenannten Öltropfen selbst Nährmaterial, mit dem sie sogar monatelang, wie die Versuche zeigen, lebensfähig bleibt, auch wenn sie keinen Parasitismus ausüben kann. Vielmehr wird es sich um Stoffe handeln, welche gerade mit der Geschlechtsbestimmung in Beziehung stehen. Es wird davon in späteren Kapiteln die Rede sein.

III. Die Versuche über die Bestimmung des Geschlechts.

Bevor ich die Versuche über die Geschlechtsbestimmung beschreibe (die vollständigen Angaben werden in der Monographie Platz finden), dürfte es zweckmäßig sein, die Resultate in einigen kurzen Sätzen zu charakterisieren, da es sich dabei um vom Gewöhnlichen stark abweichende Verhältnisse handelt.

1. Das wesentliche geschlechtsbestimmende Moment liegt in dem eben geschilderten, in der Folge als parasitisch bezeichneten Festsitzen der indifferenten Larven. Die aus den Eiern hervorgehenden Embryonen sind alle zur Entwicklung in Männchen bestimmt. Eine Tendenz zu weiblicher Entwicklung wird wohl vorhanden sein, tritt aber gegenüber der männlichen Tendenz zurück.

2. Die Entwicklung zum Männchen ist aber mit geringen Ausnahmen nur dann möglich, wenn der indifferenten Larve die Möglichkeit gegeben wird, sich an den Rüssel eines alten Weibchens festzusetzen und eine Periode parasitischer Entwicklung durchzumachen. Trifft diese Bedingung zu, so werden alle Larven zu Männchen (Versuchsserie A). Fehlt sie, so wird vorerst die Weiterentwicklung sistiert: die Larven bleiben auf dem indifferenten Stadium stehen. Allmählich bilden sich dann mit sehr wenigen Ausnahmen die stehengebliebenen, indifferenten Larven zu Weibchen aus (Versuchsserie B). Man muß also annehmen, daß in dieser Periode die Tendenz zu weiblicher Entwicklung zunimmt.

3. Leitet man endlich die Entwicklung der Larven zu Männchen ein, indem man sie an alten Weibchen sich festsetzen läßt, unterbricht jedoch diese parasitische Entwicklung, so entstehen Zwitter, die in ihrem Habitus bald mehr weibliche, bald mehr männliche Aus-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bildung zeigen, ungefähr je nach der Dauer der parasitischen Periode (Versuchsserie C).

A. Versuche zur Erzeugung von Männchen (Serie A).

Von einem Eimaterial, das am 5. VII. 1913 gefunden wurde und von einem einzigen ♀ stammte, wurden Portionen von je 100 Eiern isoliert. Zwei dieser Portionen wurden derart weitergezüchtet, daß den indifferenten Larven täglich mehrere alte Bonellien in die Zuchtschale beigegeben wurden. Nach und nach setzten sich fast alle Larven an. Es zeigte sich dabei, daß sie recht launisch sind. Niemals wählen alle das gleiche alte Weibchen, ein Umstand, der die Kultivierung sehr erschwert.

Ich beschreibe den Versuch etwas eingehender. Aus den 100 Eiern schlüpften 88 Larven aus. Der Rest der Eier war entweder nicht befruchtet oder lieferte mißbildete, indifferente Larven.

Zum Versuch wurden 87 Larven verwendet. Es setzten an:

an einigen Rüsselstücken am	9. VII.	15	Larven
an zwei weitern Weibchen am	10. VII.	36	»
an zwei weitern Weibchen am	10. VII.	2	»
an ein weiteres Weibchen am	11. VII.	9	»
an zwei weitere Weibchen am	12. u. 13. VII.	4	»
an ein weiteres Weibchen am	14. VII.	4	»
	total	70	Larven

Während des Versuches gingen 14 Larven verloren. Von ihnen ist also unbekannt, ob sie Männchen oder Weibchen geliefert hätten. Drei Larven wollten sich nicht ansetzen. Sie wurden noch lange Zeit beobachtet, entwickelten sich aber nicht weiter, sondern blieben indifferent. Es ist somit zu betonen, daß keine einzige der Larven ein Weibchen geliefert hat, was um so mehr ins Gewicht fällt, als in andern Kulturen schon am 11. VII. Weibchen auftraten. Man kann nun die Rechnung zugunsten der ♂♂ oder der ♀♀ führen. Rechnen wir zugunsten des Prozentsatzes an ♂♂ die verlorenen Larven ab, so sind von 73 Larven 70 Männchen geworden. Die übrigen 3 blieben indifferent. Da man wohl annehmen kann, daß auch sie sich noch angesetzt und zu Männchen entwickelt hätten, wenn man ihnen ein passendes Wirtstier gegeben hätte, so wären in diesem Versuch alle vorhandenen Larven, 100%, zu Männchen geworden. Führen wir aber die Rechnung zu ungunsten des Prozentsatzes an ♂♂ d. h. buchen wir die 14 verlorenen Larven samt und sonders als ♀♀ — was sicherlich nicht zutreffen kann — so kommen immer noch auf 84 Larven 70 Männchen = 83%.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ein ganz analoges Resultat gab die Parallelzucht vom gleichen Eimaterial. Auch hier traten keine Weibchen auf. Der Prozentsatz an Männchen ist auch hier bei günstiger Rechnung 100%, bei ungünstiger immer noch 85%.

In gleichem Sinne sprechen weiter die Resultate von Versuchen mit einem andern früheren Eimaterial von einer andern Mutter, die zwar nicht im Hinblick auf die hier erörterte Frage angestellt waren, sich aber noch dafür verwenden lassen. Sie sind uns deshalb von Wert, weil sie zeigen, daß die geschilderten Resultate nicht etwa nur für das eine Eimaterial, sondern für *Bonellia viridis* überhaupt Geltung haben. Das Ergebnis ist also:

Die Larven von *Bonellia viridis* entwickeln sich alle zu Männchen, wenn ihnen genügend Gelegenheit zu der für die Männchen notwendigen parasitischen Entwicklung gegeben wird.

Daß die einmal angesetzten Larven nachträglich wieder abfallen, hinterdrein also zu ♀♀ werden, ist so gut wie ausgeschlossen. Sie haften schon nach dem ersten Tag so fest, daß sie nur mit Hilfe starker, andauernder Strömungen einer besonders kräftigen Pipette abgerissen werden können. Die Zahl der angesetzten Männchen wurde übrigens immer erst am folgenden Tag kontrolliert. Dabei wurden einerseits die festgesetzten Larven nachgezählt, was allerdings bei der Beweglichkeit des Rüssels und der Kleinheit der Larven oft recht schwierig ist. Diese Zahl wurde durch die Zählung der im Verlauf des Versuchs künstlich abgelösten Individuen kontrolliert. Anderseits wurden die freivorgefundenen Tiere gezählt und dadurch die Zahl der verlorenen bestimmt.

B. Versuche zur Erzeugung von Weibchen.

Während bei den eben geschilderten Versuchen zur Erzeugung möglichst vieler Männchen das Prinzip war, möglichst reichliche Gelegenheit zu parasitischer Entwicklung zu geben, so wurde nun hier den Larven diese Gelegenheit entzogen, d. h. sie wurden einfach in Glasschalen aufgezüchtet und keine alten Weibchen dazu gesetzt. Die Sterblichkeit ist nicht sehr groß. Am besten halten sich die Larven, wie ein Parallelversuch ergab, wenn ihnen ein Grund feinen Schlammes zur Verfügung steht. Ich beschreibe den besten Versuch ohne, und denjenigen mit Schlammgrund. Es handelt sich auch hier um das Eimaterial vom 5. VII.

1. Versuch ohne Schlammboden. Ausgangsmaterial waren 100 Larven. Es wurden gefunden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

am	11. VII.	1	♀
	12. VII.	3	♀
	14. VII.	1	♀
	18. VII.	4	♀
	22. VII.	7	♀
	25. VII.	16	♀
	28. VII.	18	♀
	31. VII.	17	♀
	3. VIII.	10	♀
	6. VIII.	1	♀
	10. VIII.	5	Zwitter (⚥)
	15.—18. VIII.	2	Zwitter (⚥)
		6	♂♂
		2	indifferente Larven
		2	tote und zersetzte Larven
		total 95	Individuen.

Dabei sei noch besonders betont, daß auch die später gefundenen ♀♀ alle noch ganz frühe weibliche Stadien sind, die den indifferenten Zustand eben erst aufgegeben haben. Daraus geht die verschieden lange Dauer der indifferenten Periode deutlich hervor. (Vgl. auch das S. 10 sub 2 gesagte.)

Es gingen also während der Versuchszeit von etwa $1^1/_2$ Monaten nur 5 Individuen unkontrolliert zugrunde. Lassen wir dieselben so wie die zwei obengenannten toten und die beiden indifferent gebliebenen Tiere für die Berechnung außer Betracht, so ergeben sich:

78 ♀♀ = 85,7 %
6 ♂♂ = 6,6%
7 ⚥ ⚥ = 7,7%

Im gleichen Sinne sprechen die Resultate von Parallelversuchen, ebenfalls Kulturen ohne Schlammboden. Nur die Sterblichkeit war größer. Im nämlichen Sinne sprechen auch frühere Versuche mit dem Eimaterial eines andern Tieres.

2. Versuch mit Schlammboden. Es genügt hier die summarische Angabe des Resultats: von 98 Larven gingen nur 4 verloren, 91 entwickelten sich zu Weibchen, 2 zu Männchen, 1 blieb indifferent. Der Prozentsatz an ♀♀ erreicht hier, wenn man die verlorenen und die indifferente Larve abrechnet, 98%, derjenige an ♂♂ dagegen beträgt nur 2%.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß aus den Larven ganz vorwiegend oder beinahe ausschließlich Weibchen hervorgehen, wenn man den Larven die Möglichkeit parasitischer Lebensweise entzieht, welche normalerweise zur Entwicklung von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Männchen führt. Doch sei hervorgehoben, daß fast immer einige wenige Männchen auftreten, im Gegensatz zu dem Resultat der Männchenkulturen, wo überhaupt keine Weibchen beobachtet wurden.

Von den in der Tabelle aufgeführten Zwittern wird später die Rede sein. Hier sei nur bemerkt, daß es sich nicht nur um Mischung der sekundären Geschlechtsmerkmale handelt, sondern daß wenigstens manche der Tiere als proterandrische Hermaphroditen zu betrachten sind.

Die Versuche geben uns noch weitere wertvolle Aufschlüsse, wenn wir die Entwicklungszeiten der Weibchen betrachten und diese Weibchen selbst einer genauen Prüfung unterwerfen. Es zeigt sich, daß auch die Mehrzahl der Weibchen darin noch eine Tendenz zu männlicher Entwicklung besitzen, daß sie in der ersten Phase ihrer Entwicklung Spermien bilden.

Man kann in diesem Falle die Spermatogonien-, Spermatocyten- oder Spermienbündel im Cölom flottierend, zu gleicher Zeit aber auch schon die Anlage des Ovars am ventralen Blutgefäß nachweisen. In einigen Fällen konnte ich auch beobachten, daß die männlichen Geschlechtszellen wie bei typischen Männchen aus der Cölomwandung in den Flanken des Tieres hervorgehen. Dabei besitzen in allen Kulturen, auch den hier nicht, oder nur summarisch erwähnten, die zuerst sich entwickelnden Weibchen meist keine Spermien, während die später sich entwickelnden fast alle Spermatozoenbündel enthalten. Ich gebe für die oben besprochene Kultur ohne Schlammboden die genauen Zahlen.

	total	♀♀ ohne Spermien	♀♀ mit Spermien
11.—14. VII.	5	5	—
18. VII.	4	2	2
22. VII.	7	1	6
25. VII.	16	4	12
28. VII.	18	1	17
31. VII.	17	2	15
3. VIII.	10	2	8
6. VIII.	1	—	1
		total 17	61

Die Tabelle enthält nur Angaben über die typischen oder fast typischen Weibchen, die bis zum 6. VIII. auftraten. Daß auch die Zwitter männliche Entwicklungstendenz besessen haben, ist klar; sie zeigen eine fast immer reichliche Spermatogenese. Man kann die spermienerzeugenden ♀♀ als proterandrische Hermaphroditen bezeichnen. Es ist kein Zweifel, daß sie später, wie die ♀♀, welche niemals Spermien produzierten, Eier liefern werden. Ich habe ihre Zucht etwa 2 Monate fortgesetzt. Die Spermienbündel sind dann längst degeneriert und das

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ovar ist typisch wie bei gewöhnlichen ♀♀ gleichen Alters ausgebildet. Reife Eier aber sind noch nicht vorhanden.

In andern Parallelversuchen ist das Resultat dadurch etwas verschleiert, daß die ganz spät auftretenden Weibchen keine Spermien mehr im Cölom enthalten. Doch rührt dies wohl lediglich daher, daß es sich um Kümmerformen handelt. Es fehlen öfter auch bei den spätesten Männchen oder bei Zwittern die Spermien.

Wir können also sagen: Mit Ausnahme der ganz zuerst, nach kurzer Indifferenzzeit entstehenden zeigen alle Weibchen eine deutliche Tendenz zu männlicher Entwicklung darin, daß sie vorübergehend Spermien produzieren.

Die männliche Tendenz zeigt sich aber auch noch in andern Charakteren, welche wir als geringen Einschlag von Hermaphroditismus bezeichnen können. Ich werde darauf im nächsten Abschnitt bei der besonderen Besprechung der Zwitter kurz zurückkommen.

IV. Versuche zur Erzeugung von Zwittern (Versuchsserie C).

Wir haben schon bei Besprechung der Weibchenkulturen erwähnt, daß neben Weibchen und Männchen auch Individuen entstehen können, die sowohl männliche wie weibliche Charaktere ausbilden. Dabei handelt es sich, wie wir im folgenden Kapitel noch genauer sehen werden, vorwiegend um Entstehung eines Mosaiks von sekundären Merkmalen beider Geschlechter. Es kommt aber in gewissen Fällen auch zur Ausbildung von beiderlei Geschlechtsorganen, wenn auch nicht zur Produktion von beiderlei reifen Geschlechtszellen. Dies ist schon deshalb nicht zu erwarten, weil auch in der normalen Entwicklung bei typisch weiblichen Tieren in den uns interessierenden Stadien das Ovar noch völlig unentwickelt ist. Eier werden auch im gewöhnlichen Fall erst bei schätzungsweise jährigen Tieren entwickelt. Doch geht, was man an Zwittern mit beiderlei Geschlechtsorganen bei diesen Versuchen erhält, über das, was schon bei der Versuchsserie B erwähnt wurde, nicht hinaus: Proterandrisch-hermaphrodit sind manche Tiere von typisch weiblichem Habitus und auch solche mit ganz geringem gynandromorphem Einschlag. Sie besitzen Spermienbündel im Cölom und außerdem eine normale Ovarialanlage mit weiblichen Urgeschlechtszellen. Ist aber der männliche Einschlag stärker, so sind nur mehr selten weibliche Urgeschlechtszellen zu finden. Das Tier ist trotz starker Mischung von männlichen und weiblichen sekundären Charakterne im Geschlecht fast, oder ganz männlich, ist also ein männlicher Gynandromorph.

Diese Gynandromorphen lassen sich nun in weiterem Umfange aus

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Larven erhalten, denen man Gelegenheit zu parasitischer Lebensweise, gibt, deren Parasitismus man jedoch vorzeitig unterbricht: Die am Rüssel festsitzenden Larven werden durch Strömungen mit einer kräftigen Pipette abgeschleudert. Sie nehmen dabei nicht Schaden und lassen sich in einem Glasgefäß weiter züchten. Man kombiniert also Lebensbedingungen, welche, wie wir sahen, zur Entwicklung von Männchen führen, mit Bedingungen zur Bildung von Weibchen, und das Resultat sind Organismen mit Charakteren beider Geschlechter. Dabei fällt die Mischung sehr verschieden aus, bald überwiegen die weiblichen, bald die männlichen Merkmale, vorausgesetzt, daß der Parasitismus nicht überhaupt schon zu lange gedauert hat. Erinnern wir uns, daß die Dauer des parasitischen Lebens 4—5 Tage beträgt. Zwitter erhalten wir nur, wenn der Parasitismus unter 2 Tagen blieb. Sie entstehen, wenn man die Larven $^1/_2$, 1, höchstens $1^1/_2$ Tage sitzen läßt. Ich gebe für einen Versuch die genaueren Angaben, wiederum aus jenem Eimaterial vom 5. VII.

Dauer des Festsitzens	total	Es entwickeln sich zu:			indifferent bleiben	verloren
		♀♀	⚥⚥	♂♂		
$^1/_2$ Tag	26	5	8	5	—	7
1 »	12	4	7	2	—	—
2 Tage	35	—	—	35	—	—
3 »	13	—	—	13	—	—

Hierbei sind als Weibchen nur diejenigen Individuen gerechnet, welche in allen Organen typisch weiblich entwickelt waren. Es kommen aber nicht selten Tiere vor, bei denen alle Organe, den Oesophagus ausgenommen, rein weiblich entwickelt sind: so die Borsten, die Analblasen, der Enddarm. Nur der Oesophagus ist in diesen Fällen in seiner Ausbildung zurückgeblieben.

Rechnet man solche Fälle als ♀♀, so würden statt total 9 Individuen deren 15 als weiblich zu betrachten sein.

Aus der Tabelle geht hervor, daß eine Umstimmung der Organisation nicht mehr möglich ist, wenn die Larven 2 Tage oder länger parasitiert haben. Es ist in diesem Falle die Entwicklung zum Männchen festgelegt.

Außerdem hat sich gezeigt, was die Tabelle nicht wiedergibt, daß die Kombination männlicher und weiblicher Charaktere verschieden ist. Bei dieser Mischung spielt jedenfalls der Umstand eine Rolle, wie lange die Larve festsaß. Ganz normale Weibchen entwickeln sich nur, wenn die Larven höchstens einen halben Tag parasitieren[1]. Streng ist die Ab-

[1] Wir sehen zwar auch in der Reihe 2 der Tabelle typische Weibchen auftreten. Doch sind diese höchst warscheinlich auf Larven zu beziehen, die sich nicht sofort, sondern erst im Laufe des Tages an den Rüssel angesetzt haben, also in Wirklichkeit nicht einen ganzen, sondern nur einen Bruchteil des Tages festsaßen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hängigkeit der Mischung von der Dauer des Parasitismus nicht. Wir sehen ja in $^1/_2$-Tag-Kulturen (Tabelle, 1. Reihe) auch reine Männchen und unter den Zwittern solche mit stark männlichem Einschlag auftreten.

Aus diesen Versuchen geht, wenn wir sie mit den gewöhnlichen Glaskulturen vergleichen, noch eine weitere Tatsache hervor. Wir haben gesehen, daß in den Glaskulturen erst spät zahlreiche Weibchen auftreten, weil die meisten Larven vorher ein langes indifferentes Stadium durchmachen. Anders die Zwitterkulturen. Die ersten dieser Larven ließ ich am 8. VII. ansetzen, die letzten am 12. VII. Diese letzten Larven wurden am 14. VII. abgenommen. Larven, welche länger als 2 Tage saßen, fallen hier außer Betracht. Alle die Larven mit kurzer $^1/_2$—2tägiger parasitischer Periode entwickeln sich sofort weiter, und zwar auch die, welche zu Weibchen oder zu vorwiegend weiblichen Zwittern werden. Sie haben — vom schwärmenden Stadium an gerechnet — in etwa 10 Tagen die Metamorphose beendet oder sich wenigstens so weit entwickelt, daß die Entwicklung des Geschlechts außer Frage steht. Besonders sei dies betont für die 9 Larven (Tabelle, p. 16), welche reine Weibchen lieferten, alle bis zum 22. VII. Zu einem Stillstand der Entwicklung ist es hier nicht gekommen. Dagegen halte man die Erfahrungen der Versuchsreihe B: hier setzt die Entwicklung zum Weibchen meistens erst später ein. Bei den Glaskulturen sind bis zum 22. VII. erst $^1/_5$ aller, während des ganzen Versuches gebildeten weiblichen Tiere aufgetreten, wenn in der Serie C schon alle Weibchen entwickelt sind[1].

Daraus läßt sich der Schluß ziehen: es muß, auch wenn es nicht zur Bildung von Männchen kommt, durch den kurzen Parasitismus ein Anstoß zur Weiterentwicklung gegeben werden. Mit andern Worten: Die Wirkung des »Parasitismus« ist von zweierlei Art: er ist einerseits die Ursache zur Weiterentwicklung überhaupt, gleichgültig ob Männchen oder Weibchen entstehen. Anderseits bestimmt er, aber nur bei längerer Dauer, wie sie normalerweise immer zutreffen wird, die Entwicklung zum Männchen.

V. Die Organisation der Zwitter.

Im folgenden sind die verschiedenen Grade der Zwittrigkeit, welche vom rein weiblichen Typus zum rein männlichen führen, kurz be-

[1] Es sei bemerkt, daß sich mit Leichtigkeit am äußern Habitus (aufgeblähtes Cölom) erkennen läßt, wann die Entwicklung zum ♀ begonnen hat.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schrieben[1]. Es handelt sich dabei um das Verhalten einerseits der Geschlechtsorgane selbst, anderseits um das Mosaik der sekundären Geschlechtscharaktere. Im ganzen habe ich über 60 zwitterige Tiere aus den verschiedenen Kulturen näher untersucht.

Das Verhalten der Geschlechtsorgane.

Diese Frage läßt sich im Anschluß an das weiter oben (p. 15) Gesagte, kurz erledigen. Hermaphrodit, und zwar proterandrisch-hermaphrodit sind alle diejenigen Weibchen, welche in ihrem Cölom Spermienbündel enthalten. Es ist, wie oben schon erwähnt, kein Zweifel, daß sich diese Tiere später zu typischen, eierproduzierenden Weibchen entwickeln. Die Zwitter mit mehr männlichem Einschlag besitzen keine Ovaranlage. Sie sind im Geschlecht rein männlich, sind also als männliche Gynandromorphe zu bezeichnen.

Die Vermischung der sekundären Geschlechtscharaktere (Gynandromorphismus).

Die Untersuchung dieser Erscheinungen hat sich höchst interessant und lohnend erwiesen, und zwar deshalb, weil bei *Bonellia*, infolge des starken Geschlechtsdimorphismus zahlreiche Organisationscharaktere zu sekundären Geschlechtsmerkmalen geworden sind. Nur die Protonephridien sind bei beiden Geschlechtern fast identisch. Einen geringen Unterschied zeigen die Metanephridien, sie sind beim ♂ höher differenziert, einen nur quantitativen das Cölom. Sehr verschieden aber sind, wie man der am Eingang dieser Arbeit gegebenen Beschreibung entnehmen möge, die Ausbildung des Vorderendes, sowie der Pigmentierung. Endlich besitzt das Weibchen mehrere Organe, die dem Männchen überhaupt fehlen: Augen, Borsten, Analblasen, Oesophagus und After. Andererseits bildet das Männchen ein specifisches Organ aus: den Samenschlauch mit Trichter. Ich stelle die Differenzen zwischen den beiden Geschlechtern, der Übersicht wegen in nachstehender Tabelle (S. 19) zusammen.

1. Zwitter mit stark weiblichem Einschlag.

Die dem Weibchen am nächsten kommenden Zwitter zeigen Abänderungen in der Ausbildung des Oesophagus: er bleibt entweder kümmerlich oder er wird überhaupt nicht mehr ausgebildet. Wir finden

[1] Die Größe der in den Textfiguren abgebildeten Zwitter ist sehr verschieden, auch bei ungefähr gleich alten Stadien. Dies hat seinen Grund in der verschieden langen Dauer der Indifferenzzeit, während der die Tiere an Größe bedeutend abnehmen, entsprechend der Aufzehrung des Nährmaterials im Darm. Es sind demgemäß auch die Vergrößerungen der Figuren sehr verschieden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Organ	Weibchen	Männchen
Pigment	allseitig reich pigmentiert	in jüngeren Stadien die Bauchfläche, in späteren die ganze Körperfläche fast pigmentlos
Augen	vorhanden	fehlen
Vorderende	zu einem in den betreffenden Stadien löffelförmigen Rüssel ausgebildet mit starker grüner Pigmentierung	stark verkürzt, pigmentlos
Borsten	paarig, groß	fehlen
Bauchmark	wohl ausgebildet; mit weiter, der Größe des Rüssels entsprechender Schlundkommissur. Mit deutlichen Seitennerven	in jüngeren Stadien ähnlich wie beim ♀. Im erwachsenen ♂ rückgebildet, ebenso die Seitennerven. Mit engem Schlundring
Darm	mit Oesophagus und After	ohne Oesophagus und After
Analblasen	paarig, zu beiden Seiten des Afters	fehlen
Cölom	sehr geräumig	eng
Blutgefäßsystem	wohl entwickelt	fehlt
Protonephridien	in beiden Geschlechtern gleich	
Metanephridien	enge flimmernde, bald wieder verkümmernde Röhrchen	größer als beim ♀, mit großen Trichtern, dauernd vorhanden
Samenschlauch	fehlt	typisch männliches Organ, an Stelle des Oesophagus

zahlreiche Varianten. Sie werden in Kapitel VI noch besonders besprochen, während hier nur die allgemeinen Verhältnisse Platz finden mögen. In Fig. 3 ist ein derartiges Individuum abgebildet. Typisch weiblich sind: Rüssel mit Schlundring (bei Dehnung beinahe so lang wie der Körper des Tieres), ferner Borsten (*b*), Bauchmark (*bm*), Cölom, Enddarm, After und Analblasen (*abl*). Auch das Ovar (*ov*) ist typisch ausgebildet. Gleichzeitig sind jedoch im Cölom Spermienbündel (*sp*) vorhanden. Wir müssen also dem weiter oben Gesagten entsprechend, das Tier als proterandrisch-hermaphrodit bezeichnen.

An der Stelle aber (*oe*), wo normalerweise der Mund in den Oesophagus führt, befindet sich nur eine kleine Vertiefung. Das Vorderende des Mitteldarms endet blind. Es ist durch einen Schlauch (*schl*) mit der Mundgegend verbunden. Diese Bildung, die ich kurz als »Schlauch« bezeichnen will, verdient besonderes Interesse. Sie ist, wie in mehreren Fällen an konserviertem Material nachgewiesen werden konnte, hohl und enthält in ihrem unteren Ende hier und da Blutkörperchen. Man wird

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dadurch dazu gedrängt, den Schlauch als Blutgefäß zu betrachten, wofür schon der Habitus spricht, und zwar als dasjenige Gefäß, welches, wie hier, auch bei normalen Weibchen dieses Stadiums vom vorderen Ende des Mitteldarms dorsal am Oesophagus nach dem Rüssel hin verläuft und ihn als mittleres Gefäß (*mrg* in Fig. 1) durchzieht. Diese Deutung wird nun noch ganz besonders durch Fig. 7 (p. 26) gestützt, wo er (*schl*) in direkter Verbindung mit dem ventralen Blutgefäß (*vg*) steht. Den Übergang in das Rüsselgefäß, der in der Figur schematisch eingezeichnet ist, konnte ich allerdings bisher nicht einwandfrei feststellen; aber auch die hier angeführten Gründe dürften genügen, die Gefäßnatur des Schlauches außer Zweifel zu stellen.

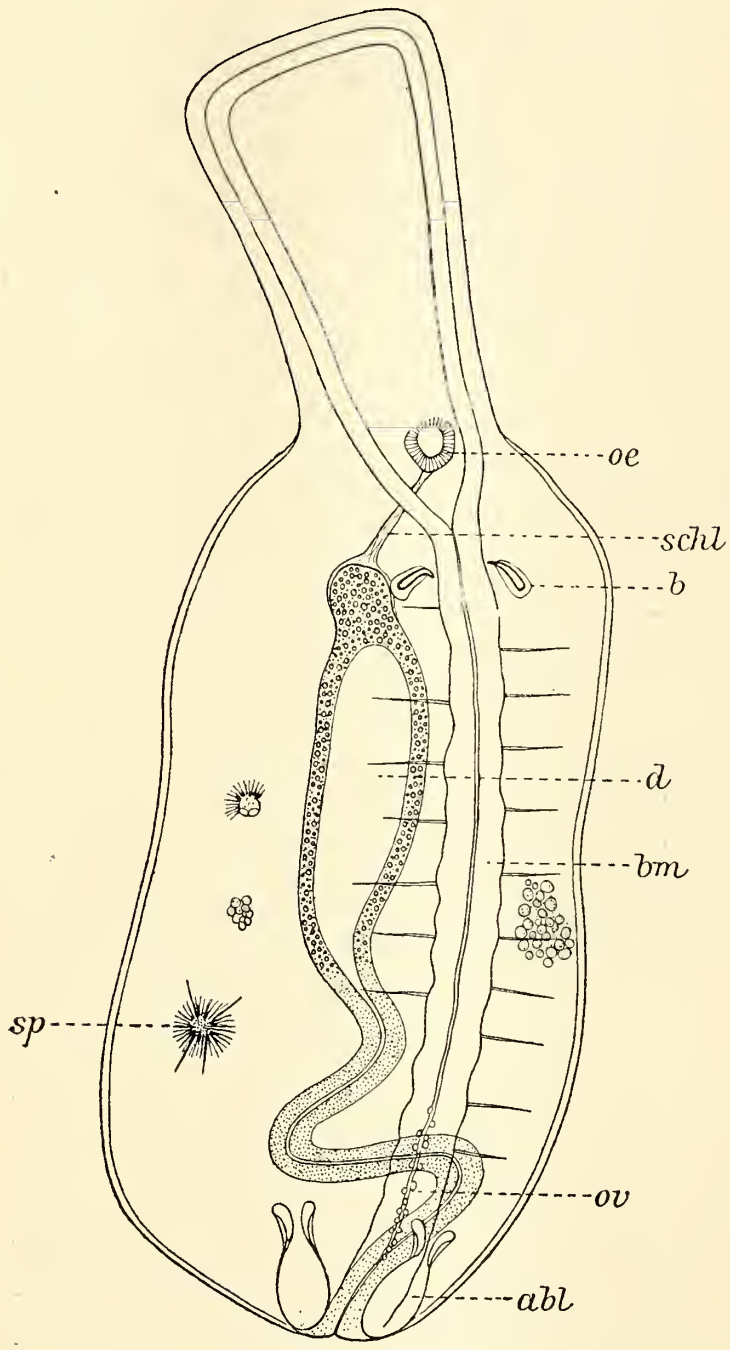

Fig. 3. Zwitter mit stark weiblichem Einschlag. Die Larve wurde nach ca. eintägigem Festsitzen vom Rüssel der alten Bonellia entfernt und hatte sich während weiterer zehn Tage freien Lebens zu dem gezeichneten Stadium mit beinahe rein weiblichen Charakteren entwickelt.
Vergr. ca. 70/1.
***abl* — Analblasen, *b* = Borsten, *bm* = Bauchmark, *d* = Mitteldarm, *oe* = Oesophagus, *ov* = Ovar, *schl* = „Schlauch", *sp* = Spermienbündel.**

Anderseits können wir bei andern gynandromorphen Individuen, wo ein Oesophagus als Blindsack angelegt, dabei aber zu kurz geblieben ist, um mit dem Mitteldarm in Verbindung zu treten, eine innige Beziehung zwischen dieser Gefäßanlage und dem Oesophagus feststellen. Das Mesoderm des Gefäßes geht in den mesodermalen Überzug des Oesophagealsackes über.

Man kann das wohl nur so deuten, daß der Oesophagus, eine ecto-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dermale Bildung, in dem mesodermalen »Schlauch« steckt und in ihm herunterwächst, bis er auf den Mitteldarm stößt. Die theoretisch wertvolle Konsequenz eines solchen Verhaltens wäre die, daß damit die Entstehung des Blutgefäßsystems als Schizocoel gezeigt wäre. Ich will auf diese morphologisch interessante Frage, die in der Monographie wird erörtert werden, hier nicht weiter eingehen. Es lassen sich zugunsten des Gesagten noch eine Reihe andrer Beobachtungen von Lacaze-Duthiers, Spengel[1] und auch von mir über den Bau und die Entstehung der Blutgefäße bei *Bonellia* und *Echiurus* anführen.

Ich habe schon oben gesagt, daß die Ausbildung des Oesophagus bei Zwittern, wie sie Fig. 3 und 7 darstellen, sehr variiert. Gleiches läßt sich für den Rüssel sagen. In vielen Fällen bleibt er kurz, aber immerhin noch typisch stark pigmentiert. Oft dagegen zeigt er direkt männlichen Einschlag: an seiner Stelle ist das Vorderende wie beim Männchen unpigmentiert und verkürzt. In den übrigen Organen kann aber auch dann der weibliche Typus wie in den abgebildeten Tieren ausgeprägt sein.

Es ist überhaupt — dies gilt für alle Zwitter — unmöglich, ein Schema aufzustellen. Der männliche oder weibliche Einschlag erstreckt sich niemals auf alle Organe gleichmäßig (vergl. auch S. 37). Infolgedessen sind die Zwitter höchst variabel. Die hier beschriebenen stellen nur eine geringe Auswahl der beobachteten Fälle dar.

2. Zwitter mit gleichmäßigerer Mischung männlicher und weiblicher Charaktere.

Die nächste Stufe von mehr männlichem Einschlag betrifft den Oesophagus. Dafür gibt Fig. 4 ein Beispiel. Typisch weiblich sind die Borsten (*b*), das Bauchmark (*bm*), der Enddarm und After (*a*). Die Analblasen fehlen. Der Schlundring ist ziemlich weit, aber immerhin enger als bei Weibchen mit ähnlicher Ausbildung des Darmes, des Bauchmarks und der Borsten. Es hängt dies mit der stark männlichen Ausbildung des Vorderendes zusammen. Dasselbe ist nicht zu einem Rüssel ausgebildet, sondern ziemlich stark verkürzt. Ein Oesophagus wurde nicht entwickelt. Dagegen finden wir am Vorderende des Darms (*d*) den schon in Fig. 3 erwähnten mesodermalen Schlauch (*schl*), der dort, was hier nicht klar zu sehen ist, das Vorderende des Mitteldarms mit der Mundgegend verband. An Stelle eines Oesophagus mündet nahe dem Vorderende der Larve ein Samenschlauch (*sa*) von schlechter Ausbildung. Er hat nur einen rudimentären Samensack ausgebildet. Nach der Untersuchung

[1] Lacaze-Duthiers, H. 1858. Recherches sur la Bonellie. Ann. Sciences naturelles, Zoologie. T. X.

Sprengel, J. 1879. l. c.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des lebenden Objekts schien auch ein Trichter vorhanden zu sein. Er konnte jedoch am konservierten Präparat nicht nachgewiesen werden. In andern ähnlichen Fällen ist er zweifellos vorhanden. Spermienbündel (*sp*) sind in großer Zahl im Cölom zu finden.

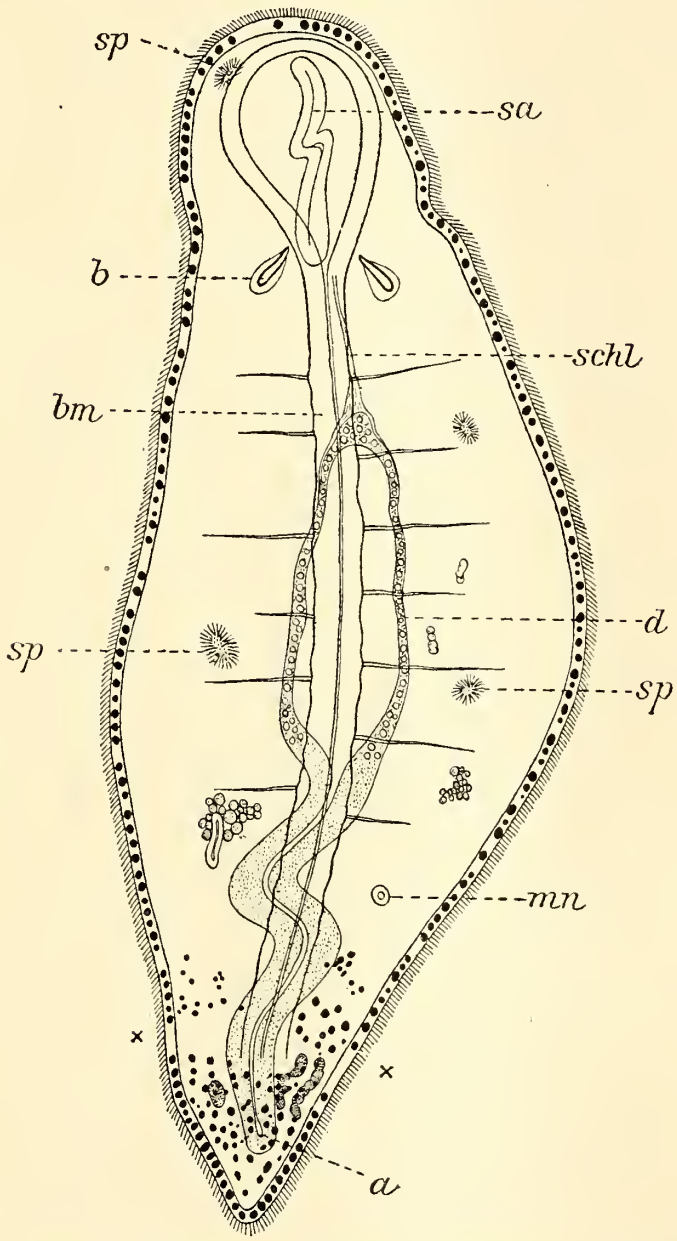

Fig. 4. Zwitter mittleren Grades. Zucht, Vergrößerung und Figurenbezeichnung wie bei Fig. 3.
Außerdem: *sa* = Samenschlauch, *mn* = Metanephridien, *a* = After, x — x bezeichnet die ursprüngliche Stelle des hinteren Wimperkranzes.

Zusammengefaßt lautet das Urteil über dieses Individuum: es ist in der Mehrzahl der Organe typisch weiblich, männlich aber darin, daß es einen Samenschlauch entwickelt hat und dafür des Oesophagus entbehrt.

Allen solchen Individuen gemeinsam war die Ausbildung eines atypischen Samenschlauches, oder, was uns besonders wichtig sein wird, eines Mitteldings zwischen Samenschlauch und Oesophagus. Ich werde auf diese für die Homologie zwischen Oesophagus und Samenschlauch bedeutsamen Bildungen später (Kap. VI) eingehen. Hier sei nur darauf hingewiesen, daß es sich um Anlagen handelt, die einerseits einen Sack gleich einem unentwickelten Oesophagus eines Weibchens aufweisen, dem aber in manchen Fällen auch ein Trichter angehängt ist, wie er den Samenschlauch des Männchens charakterisiert.

3. Vorwiegend männliche Zwitter.

Die nächste Stufe der Zwittrigkeit ist in Fig. 5 abgebildet. (Dargestellt ist nur das Vorderende des Tieres.) Auch hier sind noch weibliche Charaktere vorhanden: das Cölom ist geräumig; sehr gut ausgebildet sind die paarigen Borsten (*b*). Ob Analblasen noch ausgebildet sind,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wurde nicht untersucht. Ein Oesophagus, ebenso eiu After fehlt. Typisch männlich ist der gut entwickelte Samenschlauch (*sa*) mit Trichter (*satr*). Er enthält Spermien.

Ähnliche Varianten fanden sich ziemlich zahlreich, darunter auch solche, wo Analblasen und gleichzeitig ein zwar kleiner, aber typisch gebauter Samenschlauch ausgebildet waren. Manchmal fehlen in solchen Fällen die Borsten.

Wir kommen damit zu den fast völlig männlichen Zwittern, welche einen typischen Samenschlauch besitzen, denen auch Analblasen, Oesophagus, Enddarm und After fehlen. Weiblicher Charakter zeigt sich nur noch in Borsten, Cölom und Bauchmark: eine Borste befindet sich oft nur auf einer Seite; das Cölom ist ziemlich geräumig, wenn auch nicht so groß wie bei typischen Weibchen. Das Bauchmark ist reicher differenziert als beim Männchen und sendet Seitennerven aus.

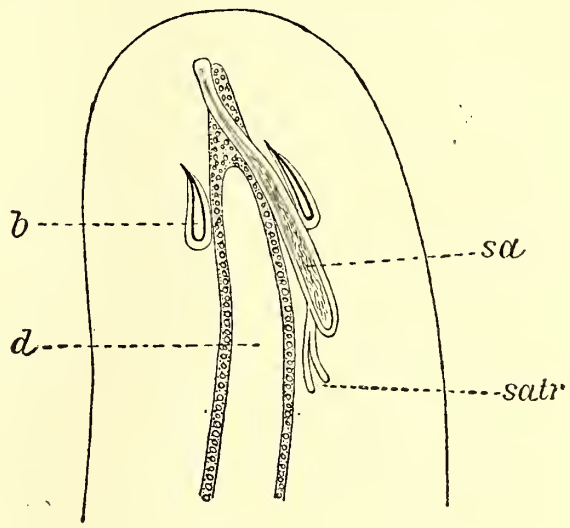

Fig. 5. Zwitter mit stark männlichem Einschlag. Zucht wie bei Fig. 3. Zeichnung des Tieres zwölf Tage nach dem Festsitzen. Vergr. ca. 70/1. *b* = Borsten, *d* = Darm, *sa* = Samenschlauch, *satr* = Trichter des Samenschlauchs.

Endlich schließen rein männlich gebaute Hermaphroditen die Reihe, die sich nur noch in der Pigmentierung von den parasitisch entwickelten pigmentlosen Männchen unterscheiden: sie bleiben auf der Dorsalseite und an den Flanken reichlich grün pigmentiert.

Kurz sei erwähnt, in welcher Beziehung diese verschiedenen hermaphroditischen Formen zur Dauer der den Individuen gewährten, parasitischen Lebensweise stehen. Ich habe schon weiter oben bemerkt, daß diese Beziehung nur ungenau verfolgt werden konnte, weil die Zeitdifferenzen zu gering sind und weil niemals ganz sicher festgestellt wurde, ob die Larven so lange festsaßen, als ihnen Gelegenheit dazu gegeben wurde, d. h. ob sie sich sofort festsetzten. Endlich auch, weil die Umwandlungen, welche das Festsitzen nach sich zieht, verschieden rasch einzutreten scheinen.

Der Typus von Fig. 3 kommt nur bei Larven vor, die höchstens einen halben Tag festgesessen haben. Wenn er sich, wie es gerade für Fig. 3 gilt, in Kulturen findet, wo die Larven einen ganzen Tag parasitisch leben konnten, so läßt sich nachweisen, daß dann auch Larven abgenommen wurden, welche nicht einen ganzen, sondern nur den Bruchteil eines Tages

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

festgesessen hatten. Es läßt sich dies weiter aus der Beobachtung schließen, daß in diesem Falle auch noch Larven mit einem oder beiden noch funktionsfähigen Wimperkränzen abgenommen wurden. Die Typen von Fig. 4 und 5 kommen in allen Kulturen vor, auch wenn die Larven nur einen halben Tag lang parasitieren konnten. Dies zeigt, was weiter unten (Kap. VII) noch erörtert werden wird, daß das Verhältnis zwischen der männlichen und der weiblichen Tendenz variabel sein muß, so daß ein schwacher Anstoß in männlicher Richtung Zwitter von verschieden stark männlichem Einschlag liefert. Der Anstoß, der bei einem schon stark männlich disponierten Tier genügt, um ein reines Männchen hervorzubringen, reicht bei einem andern nur für einen Hermaphroditismus mittleren Grades aus.

Es ist im Anschluß an die Besprechung der durch die besonderen Kulturbedingungen mit gewisser Regelmäßigkeit hervorgerufenen Zwitter nun noch auf die Zwitter zurückzukommen, die auch in den normalen Glaskulturen aufgetreten sind. In geringem Maß zwittrig sind eine größere Anzahl der spät auftretenden Weibchen; sie gleichen dem Typus der Fig. 3. Männlichen Einschlag besitzen sie nur darin, daß der Oesophagus mehr oder weniger rudimentär blieb und der Mitteldarm nur durch jenen Mesoderm«schlauch« mit der Mundgegend in Verbindung steht. Ob der Oesophagus nachträglich doch noch zu voller Ausbildung gelangt, blieb unentschieden.

Stärkeren Hermaphroditismus zeigt nur eine geringe Zahl von Larven; alle treten erst in der letzten Zeit der Kultivierung auf. Sie entsprechen ungefähr den in Fig. 4 und 5 abgebildeten Typen. Ich gehe nur auf einige der auf p. 13 u. 14 erwähnten Zwitter ein: Drei dieser Tiere waren weiblich durch den Besitz von Borsten, aber männlich durch den Besitz eines Samenschlauches. Analblasen fehlten. Ein Tier besaß eine Anlage eines Samenschlauches; es fehlten ihm die Borsten, wohl aber waren Enddarm und After vorhanden. Ein Tier besaß Analblasen, die Anlage eines Oesophagus, Enddarm, After, aber nur einerseits eine Borste und ein männliches unpigmentiertes verkürztes Vorderende. Ein Tier war fast ganz männlich.

Das Resultat ist somit: auch in den gewöhnlichen Glaskulturen kommen neben einer Anzahl von Weibchen mit schwachem männlichen Einschlag die charakteristischen Zwitter vor. Damit ist wohl das beste Argument für die Ansicht geliefert, daß alle Larven, auch diejenigen, die zu Weibchen werden, ursprünglich männliche Tendenz besessen haben, welche gegenüber der weiblichen Tendenz im Laufe des lang dauernden, indifferenten Stadiums in verschiedenem Maß zurücktritt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

VI. Tatsachen zum Beweise der Homologie von Oesophagus beim Weibchen und Samenschlauch beim Männchen.

Ich habe im ersten Kapitel (p. 6) dieser Arbeit angegeben, daß man auf Grund des morphologischen Vergleichs den Samenschlauch homolog dem Oesophagus setzen muß. Beide Organe entstehen an entsprechenden Stellen des Vorderendes, beide in identischer Weise als Säckchen. Beide sind ectodermaler Herkunft und von Mesoderm überzogen. Doch ist hervorzuheben, daß sich die Homologie nur auf den Sack des Samenschlauches, nicht aber auf dessen Trichter bezieht. Auch das ergibt sich aus der Entwicklung: der Trichter wird nur vom Mesoderm geliefert. Diese ganze Auffassung wird durch das genaue Studium der Zwitter aufs schlagendste bestätigt. Schon die Tatsache, daß niemals zugleich ein Oesophagus und ein Samenschlauch ausgebildet wird, daß vielmehr die beiden Gebilde sich ausschließen, spricht in hohem Maße für ihre Homologie. Noch beweisender aber, besonders dafür, daß nur der Sack des Samenschlauches dem Oesophagus homolog ist, sind diejenigen Fälle, wo ein Säckchen in der Art eines Oesophagus gebildet wird, an dessen Seite sich aus dem Mesoderm ein Trichter entwickelt. Ja, es läßt sich eine Reihe von Übergangsformen zusammenstellen, beginnend mit einem typischen Oesophagus, dem jedoch ein rudimentärer Trichter anhängt, und schließend mit einem atypischen Samenschlauch mit Trichter. Der erste Fall ist in Fig. 6 (nach dem lebenden Objekt) abgebildet. Die Figur stellt das Vorderende eines Weibchens dar, mit noch ziemlich kurzem Rüssel, an

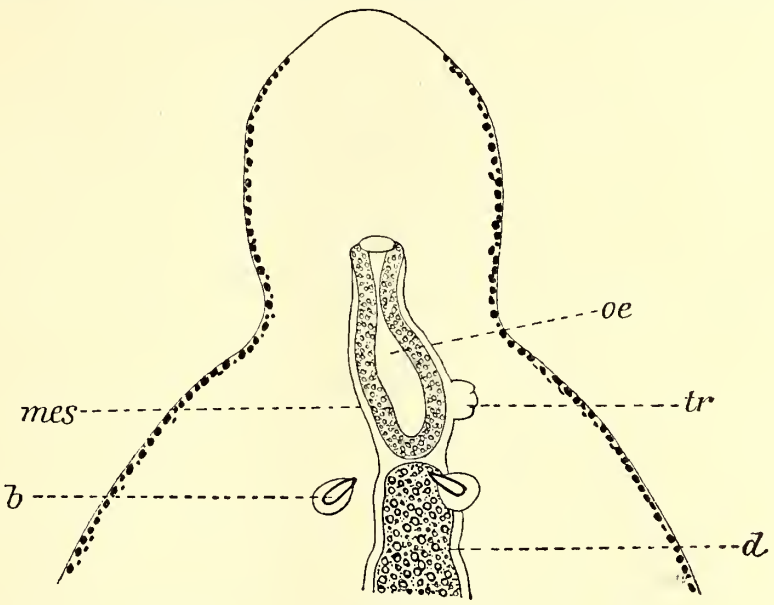

Fig. 6. Überwiegend weiblicher Zwitter, Männlicher Einschlag — von Pigmentierung abgesehen — nur in der Anlage eines (Samenschlauch-) Trichters (*tr*) am Oesophagus (*oe*). Zeichnung nach dem lebenden Objekt. Vergr. ca. 1/150.

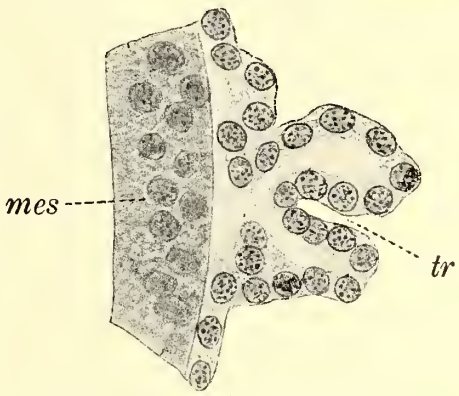

Fig. 6a. Die Anlage des Trichters von Fig. 6. Stärker vergrößert (1/1200) nach dem konserviertem (Zucker), gefärbten (Parakarium) Totalpräparat.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dessen Wurzel der Oesophagus (*oe*) beginnt, ein gut ausgebildetes Säckchen, welches schon bis zum Vorderende des Mitteldarms (*d*) vorgedrungen ist und mit demselben in der gleichen Mesodermhülle (*mes*) steckt. An der Seite dieses Säckchens sitzt in der Form einer Knospe die erste Anlage eines Trichters (*tr*). Sie ist in Fig. 6a in stärkerer Vergrößerung nach dem konservierten Objekt gezeichnet. Wie die Abbildung klar erkennen läßt, ist am Aufbau der Knospe nur das Mesoderm beteiligt. Wir finden an ihr eine Einstülpung (*tr*), was wir wohl als ersten Schritt zur Einsenkung des Trichters betrachten müssen. Nach alledem ist die Deutung der Knospe als Trichteranlage wohl einwandfrei, um so mehr, als ich noch mehrere ähnliche Fälle beobachten konnte, stets mit typischer Mesodermknospe. Diese kann demnach wohl nicht als zufällige Bildung betrachtet werden.

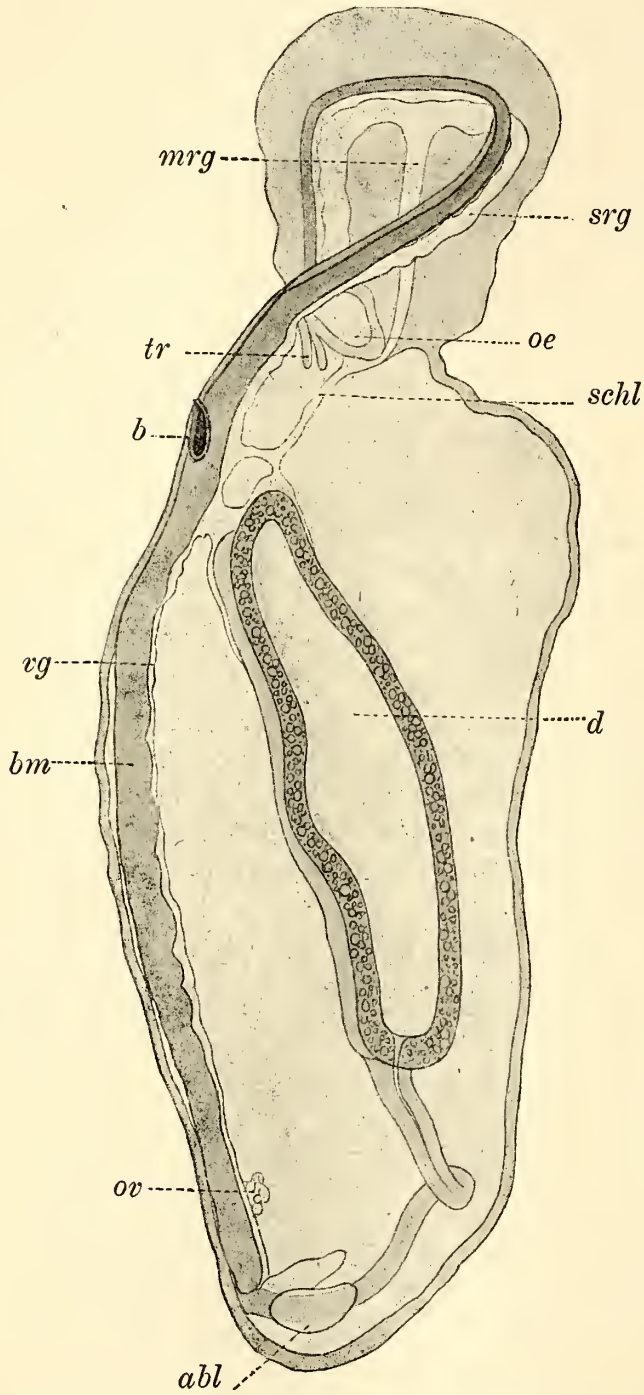

Fig. 7. Überwiegend weiblicher Zwitter aus einer Kultur der Serie B. Männlicher Einschlag zeigt sich nur darin, daß am Oesophagus eim Samenschlauchtrichter entwickelt ist. Vergr. 1/145.
abl = Analblasen, *b* = Borsten, *bm* = Bauchmark, *d* = Mitteldarm, *mrg* = mittleres Rüsselgefäß, *oe* = Oesophagus, *ov* = Ovar, *schl* = „Schlauch", *srg* = seitl. Rüsselgefäß, *tr* = (Samenschlauch-) Trichter.
Zeichnung nach dem konservierten Totalpräparat. Der Rüssel ist in seiner Wurzel verdreht und von der Fläche gesehen.

Die nächste Stufe der Trichterausbildung zeigen uns Fig. 7 und 7a. Fig. 7 gibt uns eine Seitenansicht des ganzen Tieres. Es ist das weiter oben (p. 20) schon wegen des Blutgefäßsystems besprochene, fast typisch ausgebildete Weibchen. Uns interessiert hier der Oesophagus (*oe*). Wir finden ihn als kleines Säckchen und ihm anliegend einen gut gebauten Trichter (*tr*). Dieser (in Fig. 7a im einzelnen dargestellt) ist wiederum eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

rein mesodermale Bildung. Sein Lumen steht mit dem Lumen des Oesophagus noch nicht in Zusammenhang. Es gibt von derartigen Kombinationen eines Oesophagus und einer Trichteranlage noch eine Reihe von Varianten, auf deren Abbildung ich hier verzichten kann.

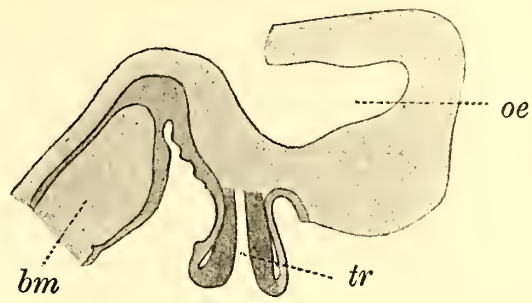

Fig. 7a. Oesophagus und Trichter der Fig. 7 bei stärkerer Vergrößerung (540/1), nach Schnitten.

Die nächste Stufe sind Tiere mit Samenschläuchen, jedoch solchen atypischer Art. Der Samensack ist klein geblieben und hat noch den Bau eines dickwandigen Oesophagus. Ihm hängt ein wimpernder Trichter an. Als ein Beispiel für zahlreiche diene Fig. 8 (nach dem lebenden Objekt gezeichnet).

An den Schluß endlich sind die Tiere mit völlig normalem Samenschlauch zu stellen, welcher jedoch wenigstens teilweise noch in der Mesodermhülle steckt, die gleichzeitig auch den Mitteldarm überzieht. Es ist das die Folge davon, daß der Samenschlauch nicht, wie es wohl bei typischen Männchen stattfindet, von Anfang an unabhängig vom Darm angelegt wurde, sondern daß seine Anlage wie diejenige des Oesophagus begann und dementsprechend vom Mesoderm, das auch den Darm überzieht, eingehüllt ist. Übrigens möchte ich erwähnen, daß ich diese Fälle bisher nur am lebenden Objekt untersucht, am konservierten Material aber noch nicht nachgeprüft habe. Sie seien deshalb, wenn ich auch auf die Untersuchung Sorgfalt genug verwendete, noch nicht als ganz feststehend betrachtet. In Fig. 9 ist ein solcher Fall reproduziert. Am oberen Ende des Mitteldarms (*d*) reicht das Mesoderm (*mes*) um den Samenschlauch (*sa*) herum.

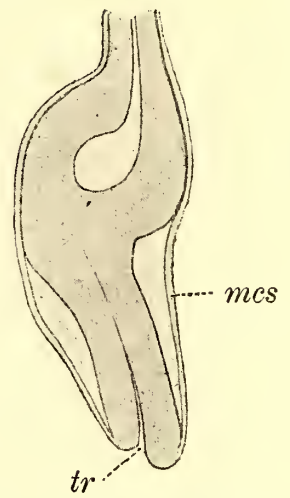

Fig. 8. Samenschlauch eines Zwitters mit stark männlichem Einschlag. Oesophagus (mit nach oben mündenden Lumen) dickwandig. Eine Kommunikation zwischen Oesophagus und Trichter war noch nicht nachweisbar. *ms* = Mesoderm. Zeichnung nach dem lebenden Objekt.

Fassen wir zusammen: es lassen sich bei den Zwittern Formen finden, welche einen fast lückenlosen Übergang von der Bildung des typischen Oesophagus in diejenige des typischen Samenschlauchs bilden und somit den Beweis für die Identität der beiden Bildungen erbringen.

Ich will nicht unterlassen, zu berichten, daß sich bei den Zwittern hier und da teilweise doppelte Samenschläuche finden. Es ist die Frage, ob solche Beobachtungen nicht gegen die genannte Homologie von Oeso-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

phagus und Samenschlauch sprechen, indem man annehmen könnte, daß doch zwei verschiedene Anlagen, eine für den Oesophagus und eine für den Samenschlauch existieren und nur für gewöhnlich die Ausbildung der einen Anlage zugunsten der andern unterbleibt. Demgegenüber ist darauf hinzuweisen, daß auch im Falle der Doppelbildung bisher ohne Ausnahme nur eine Mündung und ein Ausführungsgang vorhanden ist. Dies aber ist, da sowohl Oesophagus wie auch Samenschlauch durch Einstülpung entstehen, das Wesentliche. Es müßten, wenn zwei Anlagen vorhanden wären, wenn infolgedessen zwei Säcke eingestülpt würden, auch zwei Ausführungsöffnungen nachweisbar sein. Dies trifft niemals zu und es sind aus diesem Grunde die Doppelbildungen nicht gegen die Homologie der beiden Organe verwertbar.

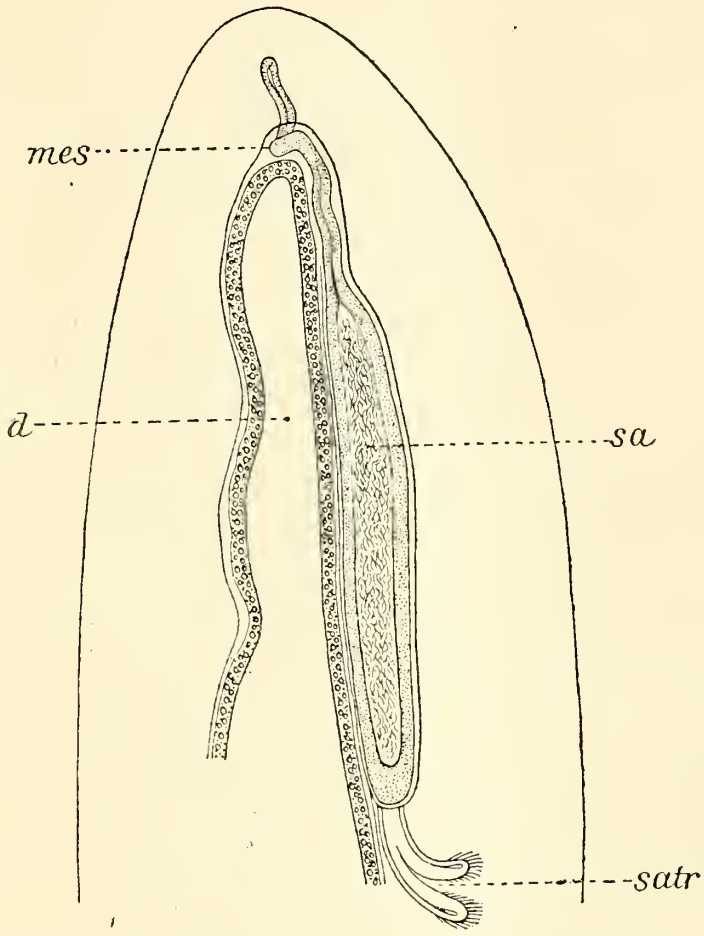

Fig. 9. Vorderende eines fast rein männlichen Zwitters. Zucht wie bei Fig. 3. Zeichnung des Tieres 16 Tage nach Festsitzen. Vergr. 1/1200.
d = Darm, *mes* = Mesodermalüberzug des Darmes und Samenschlauchs (= *sa*), *satr* = Samenschlauchtrichter.

VII. Theoretische Deutung der Resultate[1].

A. Die Geschlechtsbestimmung. Allgemeines.

Wenn wir uns eine Vorstellung machen wollen, über die Art und Weise, wie bei *Bonellia* das Geschlecht bestimmt wird, müssen wir von folgenden, in den bisherigen Kapiteln beschriebenen Tatsachen ausgehen.

1. Ist reichlich Gelegenheit zu Parasitismus vorhanden, so werden alle Larven zu Männchen[2].

---

[1] Auf die einschlägige Literatur ist in den nachfolgenden Erörterungen nicht näher eingegangen.

[2] Ich gehe dabei von der Erfahrung aus, daß in den betreffenden Versuchen niemals Weibchen aufgetreten sind und lasse den Umstand, daß eine Anzahl Larven verloren

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

2. Fehlt diese Gelegenheit, so werden fast alle Larven zu Weibchen. Doch entstehen neben der großen Zahl weiblicher Tiere fast immer auch ganz wenige Männchen. Die meisten der Weibchen bilden sich erst aus, nachdem die Larven ein länger dauerndes, indifferentes Stadium durchgemacht haben, während dessen die Entwicklung annähernd still steht.

3. Auch die Weibchen, die in den Kulturen ohne Parasitismus auftreten, zeigen vielfach einen männlichen Einschlag, sei es, daß sie Spermien produzieren, sei es, daß sie außerdem noch in geringem Grade gynandromorph sind. Und zwar wird dieser männliche Einschlag um so stärker, je länger das indifferente Larvenstadium dauert. Dauert es sehr lang, so können vereinzelt stark gynandromorphe Individuen auftreten.

4. Die Männchen in diesen Kulturen entwickeln sich außerordentlich langsam, sie brauchen mehrere Wochen, im Gegensatz zu den durch Parasitismus zu männlicher Entwicklung veranlaßten Larven, die nach wenigen Tagen geschlechtsreif sind.

5. Larven, welche durch Gelegenheit zum Parasitismus zu männlicher Entwicklung angeregt worden sind, können durch Unterbrechung dieser parasitischen Lebensweise zur Entwicklung in weiblicher Richtung umgestimmt werden. Es entstehen auf diese Weise Zwitter, die männliche und weibliche Charaktere in verschiedenem Grade gemischt besitzen.

6. Larven, die durch ganz vorübergehenden Parasitismus zur Entwicklung angeregt wurden, werden zu typischen Weibchen, und zwar tritt in diesem Falle nicht der für die meisten Weibchen typische Entwicklungsstillstand ein.

Aus den Tatsachen von Punkt 1—3 und 5 ist als Grundlage für jede Erklärung zu schließen, daß jede Larve imstande ist, ein Männchen oder ein Weibchen zu liefern. Wir haben hier keine Vorbestimmung des Geschlechts im gewöhnlichen Sinne, derart, daß der geschlechtliche Charakter schon im befruchteten Ei fixiert ist und während der Entwicklung nicht mehr abgeändert werden kann. Vielmehr tritt eine solche Abänderung in vielen Fällen ein. Aus den Resultaten von Punkt 1, 2 und 5 geht weiter hervor, daß bei der Bestimmung des Geschlechts die Möglichkeit parasitischer Lebensweise die entscheidende Rolle spielt. Die Entwicklung zum Männchen kann — mit bestimmten Ausnahmen, vgl. Punkt 2 und 4 — nur dann durchgeführt werden, wenn die Larve parasitisch am Rüssel eines alten *Bonellia*weibchens leben kann. Fehlt die Gelegenheit zum Parasitismus, so bleibt die Larve vorerst auf dem indifferenten Sta-

gingen, und sehr wenige indifferent blieben, außer acht. Die Überlegungen würden jedoch nicht geändert, wenn auch nicht alle, sondern nur fast alle Larven zu Männchen würden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dium stehen und entwickelt sich später in den meisten Fällen zu einem Weibchen.

Es lassen sich folgende Möglichkeiten über die bei *Bonellia* das Geschlecht bestimmende Faktoren aufstellen.

a) Die indifferenten Larven sind auch geschlechtlich indifferent. Sie entwickeln männliche und weibliche Tendenz erst infolge parasitischer oder nichtparasitischer Lebensweise.

b) Die indifferenten Larven sind alle männlich vorbestimmt. Die Tendenz zu weiblicher Entwicklung ist überhaupt noch nicht vorhanden. Wirklich zu Männchen aber können die Larven nur werden, wenn die Bedingung parasitischer Lebensweise erfüllt ist. Fehlt sie, so tritt während der lange dauernden, indifferenten Larvenperiode eine weibliche Tendenz auf und die Larven bilden sich zu Weibchen aus.

c) Die indifferenten Larven besitzen schon beide Geschlechtstendenzen, aber in verschiedener Stärke. Die männliche Tendenz überwiegt. Auch hier ist jedoch die weitere Entwicklung zum Männchen von dem äußeren Faktor, der Möglichkeit parasitischer Lebensweise abhängig. Ist diese Möglichkeit nicht gegeben, so verschiebt sich während der nun folgenden indifferenten Larvenperiode das Stärkeverhältnis der beiden Tendenzen zugunsten der weiblichen Richtung und es entstehen vorwiegend Weibchen, zuweilen aber mit männlichem Einschlag.

Die unter a gemachte Annahme — indifferente Larven geschlechtlich noch nicht bestimmt — können wir mit wenigen Worten abfertigen: die ganze Geschlechtsbestimmung hinge in diesem Falle nur an dem äußeren Faktor des Parasitismus, und dementsprechend müßten bei Versuchen ohne Parasitismus nur reine Weibchen, bei denjenigen mit Parasitismus aber nur reine Männchen auftreten. Dies entspricht den Tatsachen nicht: es treten auch ohne Parasitismus Männchen in geringer Zahl auf (Punkt 2 und 4), und auch die Weibchen zeigen zuweilen einen männlichen Einschlag. Es müssen also zum mindesten auch unabhängig von der Möglichkeit des Parasitierens im Verlauf der Stillstandsperiode in jeder Larve männliche und weibliche Tendenzen entwickelt werden. Damit aber nähert sich diese Erklärung bereits den beiden andern und der Unterschied bestünde nur noch darin, daß hier diese Geschlechtstendenzen erst in der indifferenten Larve gebildet werden, im andern Falle nur die männliche oder beide schon vorhanden sind. Daß nun wirklich wenigstens die männliche Entwicklungstendenz in der indifferenten Larve schon vorhanden sein muß, zeigt die Tatsache, daß alle Larven mehr oder weniger in der Entwicklung vorerst stehen bleiben, wenn die Möglichkeit zu parasitischer Lebensweise fehlt. Man muß fragen: warum bleibt die Larve so lange auf dem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

indifferenten Stadium stehen, bevor die Entwicklung zum Weibchen einsetzt, ja warum gehen öfter nicht unerhebliche Mengen solcher Larven auf dem indifferenten Stadium als Kümmerformen zugrunde, nachdem sie ihre Reservestoffe aufgezehrt haben? Und außerdem zeigt sich hier und da, und zwar um so öfter, je älter die Larven werden, ein Einschlag ins Männliche, sei es durch Produktion von Spermatozoen oder — besonders häufig — durch Verlust des Pigments am Vorderende und an der Bauchseite. Hier wäre vielleicht auch anzuführen, daß fast alle Larven während der Stillstandsperiode ihre Lebensweise in männlicher Richtung ändern: sie schwärmen nicht mehr, sondern sie setzen sich an die Glaswände fest. Und warum endlich zeigen gerade die Weibchen, bei denen die weibliche Tendenz erst spät zur Weiterentwicklung geführt hat, männlichen Einschlag? All das weist darauf hin, daß die Larve schon im indifferenten Stadium männliche Tendenz besitzt und nicht als geschlechtslos angesehen werden darf. Damit kommen wir zu den beiden Erklärungsweisen b und c. Diese beiden Annahmen haben gemeinsam, daß schon die indifferente Larve männliche Tendenz zeigt. Sie unterscheiden sich nur darin, daß im einen Falle die Larve nur männliche, im andern aber männliche und weibliche Tendenz, diese aber in geringerem Grade, besitzt. Wir können beide Annahmen gemeinsam besprechen.

Die Deutung der indifferenten Stillstandsperiode ist jetzt klar: die Larve bleibt deshalb auf dem indifferenten Stadium stehen, weil sie nur oder überwiegend männliche Tendenz hat, welche aber, um wirklich zu männlicher Entwicklung zu führen, der parasitischen Lebensweise bedarf. Es ist auch einleuchtend, daß, wenn diese Möglichkeit gegeben ist, alle Larven zu Männchen werden müssen — wenigstens, wenn sie früh genug gegeben ist, so daß nicht schon die weibliche Tendenz zur stärkeren Geltung kommt.

Fehlt aber diese Möglichkeit, so nimmt die Entwicklung einen andern Verlauf. Die männliche Entwicklungstendenz verschwindet keineswegs, vielmehr bleibt sie bestehen und kommt auch in höherem oder geringem Maß, wie oben erwähnt, in Umbildungen der indifferenten Larven zur Geltung: sie führt in zahlreichen Fällen nur zu einem schwachen Anlauf männlicher Entwicklung. Es sind dies die Fälle von indifferenten Larven mit Spermatozoen oder Pigmentverlust. Sie kann aber in seltenen Fällen zur Entwicklung eines typischen oder wenigstens eines gynandromorphen Männchens führen (Punkt 3 und 4).

Auch durch eine andre Beobachtung bestätigt sich diese Annahme, daß die indifferenten Larven die männliche Entwicklungstendenz behalten oder wenigstens behalten können, ja in gewissem Maß auch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

steigern. Gynandromorphe lassen sich durch vorübergehenden Parasitismus nur aus Larven erzielen, die noch keine lange Indifferenzzeit hinter sich haben. Läßt man Individuen, welche schon 2—3 Wochen auf dem indifferenten Stadium stehen geblieben sind, für $^1/_2$—1 Tag an einem Rüssel parasitieren, so entwickeln sie sich mit Ausnahme ganz weniger sehr stark männlicher Gynandromorphe (ähnlich den p. 23 beschriebenen) zu reinen Männchen. Dagegen sei an den auf p. 16 beschriebenen Versuch mit jungen indifferenten Larven erinnert, wo von 38 Larven nur 7 zu Männchen wurden. Dies zeigt also, daß die männliche Tendenz während der Indifferenzzeit verstärkt werden kann oder zum wenigsten nicht verschwindet. So wäre der Anlauf zu männlicher Entwicklung, der während der Stillstandsperiode einsetzt, zu verstehen. Ferner — auch dies erscheint nun begreiflich — wird ein Weibchen, welches sich im Anfang dieser Periode entwickelt, keine männlichen Charaktere von der indifferenten Larve übernehmen, d. h. es wird rein weiblich sein. Weibchen aber, die sich zu Ende dieser Differenzzeit entwickeln, werden von der eben nicht mehr völlig indifferenten, sondern männlichen Einschlag besitzenden Larve ein geringeres oder größeres Maß männlicher Charaktere übernehmen und Weibchen mit männlichem Einschlag oder Gynandromorphe liefern[1].

Wie verhält sich nun während dieser Periode die weibliche Entwicklungstendenz? Es gibt keine sicheren Argumente, welche entscheiden könnten, ob eine weibliche Tendenz vom Anfang der Larvenentwicklung an da ist und allmählich bei Fehlen des Parasitismus das Übergewicht erlangt, oder ob sie sich überhaupt erst während und nach der indifferenten Periode entwickelt. Es bleibt daher Geschmacksache, welcher dieser beiden Möglichkeiten man den Vorzug gibt. Wenn ich vorziehe, anzunehmen, daß beide Geschlechtstendenzen in der indifferenten Larve enthalten sind, so hat das seinen Grund überwiegend darin, das mir dies mit den üblichen Vorstellungen der Geschlechtsbestimmung in besserer Übereinstimmung zu stehen scheint. Es sind ja die von uns gemachten Ausnahmen nicht eigentlich Erklärungen — dafür müßten wir vor allem die Wirkung des Parasitismus genauer kennen — sondern es sind Umschreibungen des Komplexes der mannigfaltigen in vorliegender Arbeit beschriebenen Tatsachen unter zusammenfassenden Gesichtspunkten.

---

[1] Leider habe ich dem inneren Bau der indifferenten Larven in späteren Stadien der Indifferenzzeit nur geringe Aufmerksamkeit geschenkt. Die Untersuchung der lebenden Tiere wird durch den Reichtum an Pigment sehr erschwert. Es ließen sich bei genauerem Studium wohl noch mehr Beobachtungen zugunsten der vertretenen Ansicht sammeln.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

B. Spezielle Analyse der Wirkung des Parasitismus.

Ich habe schon im Anschluß an die Experimente (vgl. p. 17) zu zeigen versucht, auf Grund allerdings eines nicht gerade großen Materials, daß es sich bei der Wirkung des Parasitismus um eine doppelte Erscheinung handelt: einerseits, um einen Anstoß zur Weiterentwicklung überhaupt, gleichgültig ob Weibchen oder Männchen entstehen, anderseits um eine specifische Bestimmung der Entwicklung in männlicher Richtung. Die Bestimmung zu Männchen tritt, wie erwähnt, nur ein, wenn die Dauer des Parasitismus nicht allzu kurz ist, während auch ein ganz kurzes Parasitieren ($^1/_2$ Tag) ausreicht, den Anstoß zu rascher Weiterentwicklung überhaupt zu geben.

Die Versuche mit Vitalfarbstoffen haben wahrscheinlich gemacht, daß die Larve während ihres Festsitzens Substanzen aus dem Rüsselgewebe, worauf sie sitzt, aufnimmt. Die nächstliegende Vermutung ist die, daß es sich, wie oben schon kurz gesagt wurde, um Aufnahme von geschlechtsbestimmenden Substanzen, man denke an Hormone, handelt, und zwar müßte es ein Stoff sein, der die in der Larve vorhandene weibliche Entwicklungstendenz zugunsten der männlichen unterdrückt. (Es ist dabei der oben erörterten Annahme gefolgt, wonach in der indifferenten Larve beide Geschlechtstendenzen vorhanden sind und lediglich die männliche an Stärke überwiegt.)

Einige bisher unerwähnte Beobachtungen sind geeignet, diese Annahme zu stützen. Bei den Farbstoffversuchen zeigte sich, daß auch am Ende des ersten Tages unter den festsitzenden Larven noch ungefärbte Individuen sind. Nach unsrer Voraussetzung können solche Larven noch keine männchenbestimmenden Stoffe aufgenommen haben. Dieses Resultat stimmt mit dem Zuchtresultat überein, denn auch aus den nach Ablauf eines Tages vom Rüssel abgelösten Larven gehen zum Teil noch typische Weibchen und nicht nur Zwitter hervor. Anders ist es bei den Larven, welche 2 Tage lang an dem vital gefärbten Rüssel parasitiert haben. Sie sind alle gefärbt. Sie werden auch in der Folge alle zu Männchen. Eine genauere Untersuchung, welche die Farbstoffaufnahme und die darauffolgende Entwicklung bei jeder Larve einzeln zu verfolgen hätte, könnte wohl hier noch weitere Aufklärung geben. Sie war aus Mangel an Material unausführbar. Es ist offenbar ein Parallelismus vorhanden zwischen der Aufnahme des Farbstoffes und dem Auftreten von Zwittern oder von Männchen. Dies spricht immerhin — wenn auch nicht zwingend — zugunsten der Auf-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nahme von geschlechtsbestimmenden Substanzen[1] durch die Larven.

Zu einer Betrachtung über die Natur dieser Substanz drängt ein Vergleich des Baues von Männchen und Weibchen. Die Männchen unterscheiden sich von den Weibchen vor allem durch das Fehlen einer Reihe von Organen: sie ermangeln der Borsten, der Analblasen, des Rüssels und der guten Ausbildung des Nervensystems sowie des Darmes. Dagegen haben sie vor den Weibchen ein charakteristisches Organ voraus: den Samenschlauch. Man möchte darnach sagen: die geschlechtsbestimmende Substanz muß in erster Linie eine Hemmungssubstanz sein, gegenüber einer Reihe von Organerbanlagen (Potenzen), welche die zum Männchen sich entwickelnde Larve besitzt; denn daß die Anlagen ursprünglich alle vorhanden sind, beweisen die Zwitter. Positiv specifisch wirken also jene Substanzen nur in Hinsicht auf die Bildung des Samenschlauches und in gewissem Grad der Spermatogenese. Mit einer solchen Annahme bleibt allerdings eine wichtige und vollkommen sichere Tatsache unerklärt: auch freilebend können vereinzelt Männchen entstehen und diesen fehlen, obgleich sie die hypothetische Hemmungssubstanz nicht aufgenommen haben, trotzdem Borsten, Rüssel, Analblasen usw.

C. Über den epigenetischen Charakter der Geschlechtsbestimmung bei *Bonellia*.

Ich brauche mich auf eine Diskussion des Geschlechtsbestimmungsproblems in weiterem Umfang nicht einzulassen und will lediglich einen Hauptpunkt betonen. Die Tatsachen zeigen, daß die Bestimmung des Geschlechts bei *Bonellia* erst im Laufe der Larvenentwicklung geschieht. Das Geschlecht ist somit epigenetisch und nicht im gewöhnlichen Sinne prädeterminiert, nicht schon mit der Befruchtung unabänderlich festgelegt. Dieser epigenetische Charakter ist jedoch deshalb nicht uneingeschränkt, weil eine Prädeterminierung in gewissen Grenzen doch auch eine Rolle spielt. Wir haben ja gesehen, daß beide Geschlechtstendenzen, also die Faktoren zur Bestimmung beider Geschlechter, schon in der indifferenten Larve und damit wohl auch schon im befruchteten Ei vorhanden sein dürften. Dies entspricht durchaus den heute üblichen allgemeinen Annahmen über die Verteilung der männchen- und weibchenbestimmenden Faktoren auch im geschlechtlich prädeterminierten Ei.

---

[1] Versuche über den Einfluß von Preßsaft, den man durch Zerquetschen von Rüsselsubstanz gewinnen kann, auf die Determinierung der Larvenentwicklung haben noch kein sicheres Resultat gehabt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nur ihr Stärkeverhältnis ist epigenetisch verschiebbar und darin liegt das Spezielle unsers Falles.

Wir müssen wohl — was sich mit dem eben Gesagten und mit den beschriebenen Tatsachen sehr wohl verträgt — die indifferente Larve als hermaphrodit mit überwiegend männlicher Tendenz bezeichnen.

Bekanntlich spielen im Gebiet der Geschlechtsbestimmung heute cytologische Forschungen eine große Rolle. Ich will deshalb, da man leicht versucht sein könnte, die vorliegenden Tatsachen gegen die cytologischen Theorien zu verwerten, auch diesen Punkt kurz erörtern, obgleich ich cytologische Studien an *Bonellia* nicht gemacht habe. Ich erinnere an die Untersuchungen von Boveri, Schleip und Zarnik[1] über den Chromosomencyclus bei hermaphroditen Tieren. Der Bestand an Geschlechtschromosomen ist dort — nehmen wir als Beispiel die Pteropoden (Zarnik) — bei allen Urgeschlechtszellen der gleiche. Werden aus ihnen Eier gebildet, so kommt es zu einer Diminution des Chromatins und dadurch erhalten die Eier ihren specifischen Bestand an Geschlechtschromosomen, der von demjenigen der Urgeschlechtszellen und auch demjenigen der Spermien abweicht. Bei Bildung der Spermien anderseits werden in der Spermatogenese die Geschlechtschromosomen der Urgeschlechtszellen bei der Reduktion ungleich verteilt. Nur eine Sorte der Spermien ist befruchtungsfähig. In ihnen ist der Chromosomenbestand derart, daß, wenn er mit dem Bestand der Eizelle durch die Befruchtung kombiniert wird, wieder der Chromatinbestand der Urgeschlechtszelle resultiert.

Ähnliche Vorgänge wären auch bei *Bonellia* denkbar. Das befruchtete Ei, die Zellen des Somas und die Urgeschlechtszellen würden den hermaphroditen Chromosomenbestand besitzen. Dieser Bestand würde in der Keimbahn abgeändert, und zwar in verschiedener Weise, je nachdem Eier oder Spermien entstehen, wie es bei den wirklichen Hermaphroditen geschieht. Dabei wäre nicht einmal nötig, daß solche Abänderungen mit einer sichtbaren Abänderung des Chromatins Hand in Hand gehen. Das Wesentliche aber wäre, daß es von äußeren Einflüssen, von dem Parasitismus, abhinge, ob die Ovogenese oder die Spermatogenese tat-

---

[1] Boveri, Th., Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an *Rhabditis nigrovenosa*, in: Verh. Physik. Med. Ges. Würzburg. 41. Bd. 1911.

Schleip, W., Das Verhalten des Chromatins bei Angistomum (*Rhabdonema nigrovenosum*) in: Arch. Zellforsch. 7. Bd. 1911.

Zarnik, B., Über den Chromosomencyclus bei Pteropoden, in: Verh. D. Z. Ges. 21. Vers. 1911.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sächlich zu Ende geführt wird. Wie oben öfter hervorgehoben, entstehen bei *Bonellia* Spermien und Eier an verschiedenen Stellen des Körpers. Es brauchen sich also, wodurch die Verhältnisse ziemlich einfach werden, keineswegs Zellen der männlichen in Zellen der weiblichen Keimbahn umzubilden.

D. Über die Bestimmung der sekundären Geschlechtsmerkmale.

Es braucht kaum besonders erörtert zu werden, daß ebensowenig wie das Geschlecht, die sekundären Geschlechtsmerkmale im gewöhnlichen Sinne prädeterminiert sind. Es handelt sich nicht um geschlechtsbegrenzte Vererbung in der Art der neueren Mendelschen Forschungen, wenn auch bei unserm Objekt die große Reihe der sekundären Merkmale normalerweise geschlechtsbegrenzt, d. h. stets nur in einem Geschlecht auftritt. Dies ergibt sich ohne weiteres aus den im vorigen Abschnitt gemachten Angaben. Es ist eines der wesentlichsten Resultate, welches wir aus dem Vorkommen der Zwitter ableiten müssen, daß in allen Larven die Anlagen zu allen Merkmalen beider Geschlechter vorhanden sind. Dies, würde für das Chromatin besagen, daß die Somazellen den hermaphroditen Chromatinbestand besitzen müssen. Wenn wir annehmen, daß die Abänderungen des Chromatinbestandes in der Spermatogenese und Oogenese einerseits, der Chromatinbestand der Somazellen anderseits unabhängig voneinander sind, so ist ohne weiteres einleuchtend, daß die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere von der definitiven Ausbildung des Geschlechts selbst unabhängig ist. Daß dies wirklich der Fall ist, läßt sich an Hand des Zwittermaterials leicht nachweisen. Ich verweise hier nur auf die eine besonders schlagende Tatsache: wir finden Männchen mit Samenschlauch und reicher Spermatogenese, zugleich aber mit Borsten oder Analblasen oder beiden, also männliche und weibliche Merkmale kombiniert. Ich brauche gegenüber diesen Beobachtungen, welche uns die Mischung männlicher und weiblicher Geschlechtscharaktere in zahlreichen Kombinationen zeigen, kaum darauf hinzuweisen, daß auch für unsre Zwitter eine Erklärung in der von Goldschmidt[1] für den Gynandromorphismus bei Schmetterlingen gegebenen Richtung nicht möglich ist. Unsre Beobachtungen gehören ausschließlich in das Gebiet der Entwicklungsphysiologie der sekundären Geschlechtscharaktere. Es handelt

[1] Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen I. 1912. Ztschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre. Bd. 7.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sich hier um sekundäre Beeinflussung und Umstimmung von Organerbanlagen, nicht um bestimmte Kombinationen gewisser primärer Faktoren.

Ich habe bei Beschreibung der normalen Organentwicklung bei ♂ und ♀ hervorgehoben, daß die verschiedenen Organe zeitlich nacheinander auftreten. Dieser Reihenfolge des Sichtbarwerdens dürfte wohl auch eine entsprechende Reihe der Differenzierung der noch nicht nachweisbaren Anlagen parallel laufen. Das heißt: die Anlagen, beispielsweise der Borsten, der Analblasen, des Bauchmarks und des Ovars einerseits, des Samenschlauchs, seines Sackes und Trichters und der Spermamutterzellen anderseits befinden sich in einem gegebenen Moment auf verschiedener Höhe der Differenzierung. Es ist klar, daß, je weiter die Spezialisierung vorgeschritten ist, um so geringer die Möglichkeit der Umdifferenzierung von männlicher in weibliche Richtung sein wird. Deshalb wird bei einer männlich sich entwickelnden Larve der Einfluß des Freilebens[1], welcher mit der künstlichen Ablösung der Larve vom Rüssel der alten *Bonellia* einsetzt, die verschiedenen Organe in einem verschieden weit vorgeschrittenen Stadium männlicher Differenzierung treffen. Und gerade darauf wäre zurückzuführen, daß im gleichen Tier das eine Organ männlich wird — es wäre beim Einsetzen der äußeren Einwirkung schon stark männlich differenziert gewesen und deshalb nicht mehr umstimmbar — das andre Organ aber weiblich, wenn die Differenzierung in männlicher Richtung noch gering gewesen war oder überhaupt noch nicht begonnen hatte. Mit dieser Ansicht stimmt überein, daß man bei den Zwittern nicht wahllos alle Mischungen weiblicher und männlicher Charaktere findet. So sind, wenn ein Oesophagus entwickelt ist, immer auch Borsten und Analblasen vorhanden; wenn Borsten entwickelt sind, können Analblasen vorhanden sein oder fehlen; Borsten aber sind fast immer da, wenn Analblasen angelegt wurden. Dies liegt alles darin begründet, daß, wie oben erwähnt, zuerst der Oesophagus, später die Borsten und erst zuletzt, jedoch sehr bald nach den Borsten, die Analblasen angelegt werden.

Wir hätten damit einen gewissen Einblick in den Mechanismus gewonnen, der bei *Bonellia* zur Mischung männlicher und weiblicher Charaktere, d. h. zur Ausbildung eines Zwitters führt. Man würde auf Grund dieser Vorstellung vielleicht erwarten, daß die Umstimmung der mannig-

[1] Richtiger ist wohl zu sagen: das Aufhören des Parasitismus, denn einen besonderen Faktor: Einfluß des Freilebens wird es nicht geben. Es werden bei Freileben lediglich die im Organismus vorhandenen Anlagen ungestört zur Ausbildung kommen. Das parasitische Leben aber wirkt positiv-umändernd oder negativ-hemmend.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fachen Organanlagen in den Zwitterversuchen gesetzmäßiger wäre. Daß mit andern Worten in der Versuchsserie C einer jeden bestimmten Dauer des Festsitzens der Larve am Rüssel eine bestimmte Mischung männlicher und weiblicher Organe entsprechen sollte. Wir haben im Gegenteil gesehen, daß typische Männchen und sehr stark männliche Zwitter auch dann auftreten, wenn die Larve nur ganz kurze Zeit festsaß, wenn also die Differenzierung in männlicher Richtung nur gering sein konnte. Nach der oben gegebenen Darstellung müssen wir jedoch annehmen, daß mehrere Faktoren im Spiele und daß diese obendrein noch variabel sind. Es wird nicht die Höhe der Differenzierung eines Organs allein maßgebend sein; wir sahen, daß auch die schon im Ei vorauszusetzenden prädeterminierten Tendenzen zu männlicher und weiblicher Entwicklung in einem etwas variablen Stärkeverhältnis stehen dürften. Ferner habe ich schon oben bemerkt, daß die Aufnahme der hypothetischen geschlechtsbestimmenden Substanzen des Rüssels durch die Larve wahrscheinlich verschieden schnell geschieht. Und endlich ist noch zu berücksichtigen, daß die Organbildung in wenigen Tagen vor sich geht, so daß das Auftreten der einzelnen Organe der Zeit nach, wenn es überhaupt nicht auch in gewissen Grenzen variiert, keineswegs leicht und sicher auseinander zu halten ist. Dies dürfte für die Regellosigkeit in der Ausbildung der Zwitter eine genügende Erklärung geben. Eine weitere und genauere Untersuchung könnte wohl noch mehr Aufklärung geben: vor allem eine Kombination von Vitalfärbung des Rüssels, an dem sich die Larven ansetzen, mit der Züchtung von Zwittern unter Variierung der Dauer des Parasitismus.

E. Biologische Bedeutung des besonderen Modus des Geschlechtsbestimmung für die Vermehrungsmöglichkeit der *Bonellia*.

Die eigentümliche Art der Geschlechtsbestimmung bei *Bonellia* möchte ich als eine Anpassung infolge des bei dieser Gattung ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus betrachten, wozu noch besonders kommt, daß das ♂ sich an dem ♀ entwickelt und in ihm weiterlebt. *Bonellia* ist ein nicht häufiges und z. B. im Neapler Golf nur an einzelnen, wenigen Stellen zahlreicher vorkommendes Tier. Gesetzt nun, es wäre ein Parasitismus vorhanden, wie wir ihn heute bei *Bonellia* vorfinden, es wären aber die Larven unabänderlich zu Männchen oder Weibchen vorbestimmt, so würde eine männliche Larve nur dann für die Erhaltung der Art nützlich sein, wenn sie ein altes Weibchen findet, an deren Rüssel sie sich parasitisch entwickeln kann. Alle männlichen Larven, welche

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kein Zufall in die Nähe eines alten Weibchens bringt, müßten zugrunde gehen. Es wäre dies keine geringe Zahl, nicht nur, weil die Art verhältnismäßig selten ist, sondern besonders auch deshalb, weil die aus den Eihüllen ausschlüpfenden indifferenten Larven oft nicht in der Nähe der alten Weibchen bleiben werden. Sie sind zu Beginn des indifferenten Stadiums sehr stark positiv phototaktisch. Sie werden, wenn sie nicht sofort nach dem Ausschlüpfen aus der Eigallerte ein Wirtstier finden, infolge dieser Eigenschaft die Stelle, wo die Eierschnur gelegen hat, verlassen und gegen die Oberfläche des Meeres aufsteigen. Die Aussichten, ein Weibchen zu finden, werden damit sehr gering. Allerdings ist zu bemerken, daß sich die Larven sofort nach dem Ausschlüpfen aus der Eigallerte an alte Tiere ansetzen können. Dies wird auch öfter vorkommen, weil die Eischnur nicht selten in den Löchern selbst, in dem die Mutter lebt, liegen bleibt. Trotzdem aber wird es oft geschehen, daß ein großer Teil der Larven ausschwärmt. Es ist auch nicht unmöglich, daß sich die Larven an den Rüssel gerade der eigenen Mutter nicht ansetzen. Vielleicht könnte damit erklärt werden, warum die Larven sich durchaus nicht an allen alten Weibchen gleich begierig festheften wollen (vgl. p. 11).

Durch die besonderen Verhältnisse der Geschlechtsbestimmung, die wir im Laufe dieser Arbeit kennen lernten, wird ein solcher Verlust der schwärmenden Larven vermieden. Wir haben bei der Schlammkultur aus 98 Larven 91 Weibchen gezüchtet. Es mögen die spät entstehenden, mehr oder weniger kümmerlichen Tiere nicht lebensfähig sein, immer wird doch der größte Teil der Larven, die kein Wirtstier finden und darum nicht zu Männchen werden können, Weibchen liefern, also für die Erhaltung der Art nicht verloren gehen.

Aus dem Gesagten erhellt zur Genüge, wie die beschriebenen, vom gewöhnlichen Modus der Geschlechtsbestimmung so stark abweichenden Verhältnisse als Anpassung aufgefaßt werden können. Sie sind das Produkt der besonderen, biologischen Eigentümlichkeiten der Species *Bonellia*, ihres Geschlechtsdimorphismus und, was damit zusammenhängt, des Parasitismus des Männchens. Sie sind infolgedessen auch nur für *Bonellia* gültig und können in keiner Weise verallgemeinert werden[1].

Und doch eröffnete uns diese Auffassung eine weitere Perspektive. Es ist wohl nicht undenkbar, daß Abweichungen vom gewöhnlichen Modus der

[1] Auf die Frage, wie der Dimorphismus samt der besonderen Geschlechtsbestimmung und dem Parasitismus der ♂ phylogenetisch entstanden sein könnte, gehe ich nicht ein. Wir würden damit allzusehr das Gebiet der Hypothese betreten. (Vgl. nächstes Kapitel.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Geschlechtsbestimmung auch bei andern Tierformen vorkommen, wo ein Dimorphismus der Geschlechter besteht, wo das eine Geschlecht parasitisch lebt, oder wo irgendwelche andere wesentliche Verschiedenheiten in der Biologie beider Geschlechter vorhanden sind. Man könnte vielleicht von diesem Gesichtspunkte aus zu neuen Erfahrungen über die Geschlechtsbestimmung mancher Tierformen gelangen, die von normaler Prädeterminierung abweichen dürften. Auch schiene es mir lohnend, bei solchen Formen die Abhängigkeit des Geschlechts von äußeren Faktoren zu untersuchen, Faktoren, deren Natur von den besonderen biologischen Verhältnissen gegeben sein wird.

F. Bedeutung der Resultate für die Morphologie und die Phylogenie des Geschlechtsdimorphismus.

Es ist bei dem ausgeprägten Dimorphismus der beiden Geschlechter eine reizvolle Aufgabe, die Organisation von Weibchen und Männchen auf den gleichen Ausgangstypus zurückzuführen. Dies ist bei *Bonellia* eine Aufgabe der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Beide Geschlechter gehen von einer gemeinsamen indifferenten Larvenform aus, und divergieren erst in der auf dieses Stadium folgenden Entwicklung. Auf Grund einer Vergleichung dieser divergierenden Entwicklung läßt sich in der Tat die Organisation des Männchens auf diejenige des Weibchens zurückführen. Man vergleiche dafür meine vorläufige Mitteilung (1912). Es hat sich auch seit jener Veröffentlichung weiteres Beobachtungsmaterial angesammelt, welches die morphologischen Homologien noch genauer durchzuführen erlaubt. Die Tatsache der Bildung von Zwittern leistet, wenn man auch die Organisation dieser Tiere in Betracht zieht, für diese Homologien den schlagenden Beweis. Sie zeigt, daß auch in der männlich sich entwickelnden Larve alle Organe des Weibchens (mit Ausnahme wohl des Uterus) in potentia vorhanden sind.

Aus der vergleichenden Untersuchung der Organisation der verschiedenen Echiuriden geht hervor, daß das Weibchen die phylogenetisch ältere Form darstellt, von dem aus sich erst sekundär diejenige des Männchens ableitet. Dieser Schluß wird besonders dadurch gestützt, daß das *Bonellia*weibchen in seiner Organisation mit der nächstverwandten Form, mit *Echiurus* übereinstimmt, wenn wir von den Metanephridien, die bei *Echiurus* nicht zu finden sind, absehen.

Die nächstliegende Konsequenz wäre die, daß sich der Geschlechtsdimorphismus erst entwickelt haben kann, nachdem die *Bonellia* in beiden Geschlechtern den vom Weibchen ausgebildeten Typus erlangt hat. Zwar braucht er nicht in Einzelheiten der heutigen Form des *Bonellia*weibchens,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wohl aber muß er dem allgemeinen heutigen Echiuridentypus entsprochen haben.

Einige Überlegungen zeigen zwar, daß diese Konsequenz nicht zwingend ist, wenn ihr auch ein recht hoher Grad von Wahrscheinlichkeit innewohnt. Wir müssen berücksichtigen, daß Merkmale von einem Geschlecht auf das andre übergehen können, auch wenn sie ihrer Natur und ihrer Entstehung nach nur dem einen Geschlecht zukamen. Als bekanntes Beispiel wären die menschlichen Brustdrüsen zu nennen, welche ohne Zweifel erst beim weiblichen Geschlecht entstanden sind, jetzt aber, wenngleich in rudimentärer Form, auch beim männlichen Geschlecht vorhanden sind. Bekanntlich kann in vereinzelten Fällen auch der Mann Brustdrüsen von weiblicher Ausbildung besitzen. In ähnlicher Art könnten wir uns vorstellen, daß bei *Bonellia* Charaktere, welche zuerst beim Weibchen neu gebildet wurden, im Laufe der Zeit auf das Männchen übergingen. Und so wäre der Fall wenigstens denkbar, daß der Geschlechtsdimorphismus bei *Bonellia* schon ausgebildet war, bevor die Species die Höhe der Echiuridenorganisation erreicht hatte, und daß die Merkmale, welche diese Organisation heute zeigt — Borsten, Analblasen, differenziertes Nervensystem usw. — erst später und zuerst nur beim freilebenden Weibchen entstanden, aber erst sekundär auf die primitivere Organisation des Männchens übergingen. Die Wahrscheinlichkeit einer solchen Annahme ist freilich nicht sehr groß. Ihr steht die Tatsache entgegen, daß bei den männlichen Zwittern die weiblichen Organe keineswegs etwa nur in rudimentärer Form, wie die Brustdrüsen beim Manne, sondern durchweg mit ebenso hoher Differenzierung entwickelt werden, wie beim Weibchen. Dies trifft vor allem für die Borsten, die Analblasen und das Nervensystem zu.

Gerade diese Tatsache führt uns zu einer weiteren Erörterung. In normaler Entwicklung bildet das Männchen von *Bonellia viridis* niemals Borsten aus, niemals Analblasen, auch niemals einen Enddarm mit After und einen Oesophagus, und trotzdem sind, wie erwähnt, die Anlagen zu allen diesen Organen noch solchergestalt vorhanden, daß sie sich unter besonderen Bedingungen zu Organen in ganz typischer und keineswegs etwa verkümmerter Form entwickeln. Trotzdem also jeweilen das eine elterliche Tier, das ♂, diese Organe nicht entwickelt, ist ihre Entwicklungsmöglichkeit nicht geringer geworden. Man könnte hier einwenden, und deshalb erwähne ich diesen Punkt, daß zwar in den typisch ausgebildeten Männchen alle die weiblichen Organe unentwickelt blieben, daß aber auch bei gewöhnlichen Kulturbedingungen hier und da Zwitter auftreten, bei denen diese Organanlagen auch wirklich entwickelt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und gebraucht werden, und daß dadurch ihre Entwicklungsfähigkeit von Generation auf Generation weiter übertragen wird. Dem ist entgegenzuhalten, daß die Zwitter für die Fortpflanzung der Art fast völlig außer Betracht fallen. Die Weibchen mit schwachem männlichen Einschlag entbehren des Oesophagus und sind aus diesem Grund nicht lange existenzfähig. Die Männchen mit weiblichem Einschlag haben, wenn sie Borsten und Analblasen entwickeln, meist einen rudimentären und funktionsunfähigen Samenschlauch. Sie scheiden schon aus diesem Grunde für die Vererbung aus. Aber auch, wenn ein funktionsfähiger Samenschlauch gebildet wird, ist keine Wahrscheinlichkeit für ein solches Individuum vorhanden, in den Uterus eines Weibchens zu gelangen und dort die Eier zu befruchten, denn Vorbedingung für die Entstehung solcher Zwitter ist gerade, wie wir gesehen haben, freie Lebensweise, also Mangel alter Weibchen. Es wäre ein geradezu unerhörter Zufall, fände ein solcher Zwitter, wenn er freilebend die Funktionen eines Männchens endlich entwickelt hat, nun ein altes, eierproduzierendes Weibchen als Wirtstier.

Wir müssen neben diesen allgemeineren Spekulationen auch noch einige speziellere und dafür entsprechend sicherere Erörterungen an die experimentellen Resultate anknüpfen. Wie oben bemerkt, ist es auf Grund der vergleichenden Entwicklungsgeschichte möglich, die Homologien zwischen der Organisation des weiblichen und des männlichen Tieres zu ziehen. Jedes Organ des Männchens — mit Ausnahme wohl nur des Samenschlauchtrichters — hat beim Weibchen sein Homologon. Außerdem konnten wir bei den aus männlichen Larven gezogenen Zwittern eine Reihe von weiblichen Organanlagen nachweisen, wodurch die Homologisierung zwischen männlicher und weiblicher Organisation vollständig wird.

Am wichtigsten ist ohne Frage die Feststellung der Homologie zwischen Oesophagus und Samenschlauch. Wie aus der Oesophagusanlage oder sogar aus einem schon in Entwicklung begriffenen Oesophagus ein Samenschlauch werden kann, dies demonstriert uns ad oculos die in Kapitel VI besprochene Reihe von Zwittern. Zwar handelt es sich dort nicht um funktionsfähige Organe, jedenfalls aber um Bildungen, die morphologisch einem Samenschlauch gleichzusetzen sind. Die Möglichkeit der Umwandlung und dadurch wohl auch die Homologie des Oesophagus mit dem sackförmigen Teil des Samenschlauchs ist auf diese Weise festgestellt. Damit ist — auf Grund der besonderen Verhältnisse des Objekts — eine phylogenetische Frage auf experimentellem Wege der Lösung nahe geführt und ein interessanter Funktionswechsel nachgewiesen. Es ist wohl kaum fraglich, daß den gleichen Gang auch phylogenetisch die Umwandlung des

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Oesophagus bei Entstehung des Geschlechtsdimorphismus genommen hat. Rätselhaft bleibt nur noch, wie sich an dem zum Samensack sich umbildenden Oesophagus ein Trichter entwickeln konnte. Ein Homologon existiert dafür nicht, wenn man nicht annehmen will, daß die Trichteranlage eines Metanephridiums, oder eines Cölomoduktes an den Oesophagus, d. h. an das Vorderende hinauf verlagert wurde. In eine Diskussion dieses Punktes, die eine breitere Besprechung der morphologischen Verhältnisse dieser Organe beim Weibchen erforderte, will ich hier nicht eintreten. Die Wahrscheinlichkeit, es sei dieser Trichter eine Bildung sui generis, erscheint mir allerdings größer. Man könnte vielleicht vermuten, daß sich die Trichteröffnung aus der Durchbruchsstelle entwickelt habe, mit welcher der Oesophagus und der Mitteldarm kommunizieren.

VIII. Zusammenfassung.

1. Die Geschlechtsbestimmung bei *Bonellia viridis* ist teilweise prädeterminiert, teilweise epigenetisch. Prädeterminiert sind im befruchteten Ei wahrscheinlich beide Geschlechtstendenzen vorhanden, jedoch in verschiedener Stärke: die männliche Tendenz überwiegt. Das befruchtete Ei und ebenso die geschlechtlich in ihrer Organisation noch nicht differenzierte, »indifferente« Larve ist also höchst wahrscheinlich hermaphrodit. Sie wird erst in der weiteren Entwicklung rein männlich oder weiblich. Dabei verläuft — entsprechend dem starken Geschlechtsdimorphismus der Art — die Entwicklung der Organisation bei Männchen und Weibchen stark verschieden.

2. Mit wenigen Ausnahmen ist die Entwicklung zum Männchen nur möglich, wenn die »indifferente«, schwärmende Larve Gelegenheit zu »parasitischer« Lebensweise am Rüssel eines alten Weibchens findet. Es handelt sich während dieser Periode mit großer Wahrscheinlichkeit um Aufnahme von geschlechtsbestimmenden Substanzen aus dem Rüssel des Wirtstieres durch die Larve. (Versuche mit intravitaler Färbung.)

Ist die Gelegenheit zum »Parasitismus« vorhanden, so werden alle Larven zu Männchen (Versuchsserie A); fehlt sie, sind also die Larven zu freier Lebensweise genötigt, so entstehen unter Einschaltung einer längeren Periode, während der die Entwicklung annähernd still steht, fast ausschließlich Weibchen und nur wenige Männchen, außerdem zuweilen wenige Zwitter (Versuchsserie B).

Man muß annehmen, daß während dieser Stillstandsperiode die Tendenz zu weiblicher Entwicklung allmählich an Stärke zunimmt und gegenüber der männlichen endlich das Übergewicht erlangt. Die spät auftretenden Weibchen sind, da sie sich aus Larven entwickeln, bei denen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die männliche Entwicklung einen geringen Anlauf genommen hatte, proterandrisch-hermaphrodit. Sie enthalten im Cölom Spermien, werden aber in der weiteren Entwicklung zu typischen weiblichen Tieren.

3. Gibt man den schwärmenden »indifferenten« Larven Gelegenheit zum Parasitismus, unterbricht man diesen aber vorzeitig, indem man die Larven künstlich vom Rüssel des Wirtstieres ablöst und sie freilebend weiter züchtet, so entstehen (neben ♀♀ und ♂♂) Zwitter. Es hängt von der Dauer des Parasitismus, d. h. vom Zeitpunkt der Ablösung der Larven ab, ob wirklich zweigeschlechtige Hermaphroditen oder ob Gynandromorphe entstehen, bei denen nur die sekundären Geschlechtsmerkmale, bei *Bonellia* also die meisten Organisationsmerkmale, gemischt sind (Mosaik).

4. Nach dem Gesagten besitzen auch die zu Männchen sich entwickelnden Larven alle Merkmale der Organisation des Weibchens. Männchen und Weibchen sind, trotz der gewaltigen Verschiedenheit im geschlechtsreifen Zustand, in ihrer Organisation fast durchweg homolog.

5. Der Oesophagus des Weibchens ist dem Sack des Samenschlauchs beim Männchen homolog. Die Zwitter liefern zahlreiche Übergänge zwischen den beiden Organen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel

Jahr/Year: 1914-1921

Band/Volume: 22

Autor(en)/Author(s): Baltzer F.

Artikel/Article: Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia. 1-44