Inhaltsverzeichnis.

Seite

Verzeichnis der anwesenden Mitglieder und Gäste 3
Kurze Übersicht über den Verlauf der Versammlung 4
Eröffnung der Versammlung und Begrüßungen 6
Geschäftsbericht des Schriftführers und Wahl der Rechnungsrevisoren . . 15
Referat des Herrn Prof. Lohmann: Die Probleme der modernen Planktonforschung 16
Vortrag des Herrn Dr. Teichmann: Zur Biologie der Trypanosomen . 109
Vortrag des Herrn Prof. Simroth: Über die Entstehung der Tunicaten 116
Vortrag des Herrn Dr. Schaxel: Zur Analysis des Spiraltypus der Annelidenfurchung bei normalem und abnormem Verlauf 150
Diskussion: Herr Prof. Brandes 163
Vortrag des Herrn Dr. Schellack: Untersuchungen über die Coccidien aus Lithobius und Scolopendra 163
Vortrag des Herrn Prof. Gebhardt: Die Hauptzüge der Pigmentverteilung im Schmetterlingsflügel im Lichte der Liesegangschen Niederschläge in Kolloiden 179
Bericht des Herausgebers des „Tierreich“ und des „Nomenclator“, Herrn Prof. F. E. Schulze 205
Bericht des Delegierten der Deutsch. Zool. Ges. Herrn Prof. Kraepelin über die Tätigkeit des deutschen Ausschusses für den mathematischen und den naturwissenschaftlichen Unterricht im Jahre 1911 209
Wahl des nächsten Versammlungsortes 211
Antrag des Bundes für Schulreform 211
Antrag des Herrn Prof. Braun, betr. Unterstützung des Nomenclator und Bericht des Schriftführers über die finanzielle Lage der Gesellschaft 211
Beratung über das Prioritätsgesetz 214
Vortrag des Herrn Dr. Hempelmann: Das Problem der denkenden Pferde des Herrn Krall in Elberfeld 228
Diskussion: Herr Prof. Ziegler, Prof. zur Strassen, Dr. P. Sarasin, Dr. Thesing, Prof. Pütter 234
Vortrag des Herrn Prof. Heider: Über Organverlagerungen bei der Echinodermen-Metamorphose 239
Vortrag des Herrn Dr. Baltzer: Über die Entwicklungsgeschichte von Bonellia 252
Diskussion: Herr Prof. Spengel 259
Vortrag des Herrn Prof. Spengel: Einige Organisationsverhältnisse von Sipunculusarten und ihre Bedeutung für die Systematik der Tiere 261
Diskussion: Herr Prof. Ziegler und Prof. Spengel 272

Seite
Vortrag des Herrn Dr. Steche: Beobachtungen über die Geschlechtsunterschiede der Hämolymphe von Insektenlarven 272
Diskussion: die Herren Prof. Goldschmidt, Dr. Pringsheim, Dr. Steche, Dr. Schulze und Dr. Steche 280
Vortrag des Herrn Dr. Hanitzsch: Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen 281
Vortrag des Herrn Prof. Hartmann: Blastosporidium schooi, ein neues Menschenpathogenes Protozoon (nur Titel) 309
Demonstration der Herren Prof. Spengel, Dr. Baltzer, Prof. Roux, Prof. Heider, Prof. Schuberg und Prof. F. E. Schulze 309
Bericht der Rechnungsrevisoren 309
Vortrag des Herrn Prof. Spengel: Über den Hautmuskelschlauch gewisser Thalassema-Arten und seine Bedeutung für die Systematik der Tiere 309
Vortrag des Herrn Prof. Häcker: Untersuchungen über Elementareigenschaften 317
Diskussion: Herr Prof. Goldschmidt 319
Vortrag von Frau Dr. F. Moser: Die Hauptglocken, Spezialschwimmglocken und Geschlechtsglocken der Siphonophoren, ihre Entwicklung und Bedeutung 320
Vortrag des Herrn Prof. Klunzinger: Über einige Ergebnisse meiner Studien über die Rundkrabben des Roten Meeres 333
Vortrag des Herrn Dr. Erhard: Die Verteilung und Entstehung des Glykogens bei Helix pomatia nebst Bemerkungen über seine Bedeutung bei Wirbellosen im allgemeinen 344
Vortrag des Herrn Dr. Huth: Zur Entwicklungsgeschichte der Thalassicollen (nur Titel) 349
Vortrag des Herrn Prof. Jaekel: Bericht über die Dinosaurierfunde bei Halberstadt (nur Titel) 349
Vortrag des Herrn Prof. Scupin: Welche Ammoniten waren benthonisch, welche Schwimmer 350
Diskussion: Herr Prof. Jaekel 367
Vortrag des Herrn Dr. Mortensen: Über eine sessile Ctenophore . . . 367
Diskussion: Frau Dr. Moser und Herr Dr. Mortensen 372
Demonstrationen der Herren Prof. Häcker, Dr. Huth, Prof. Hartmann, Prof. Gebhardt, Dr. Erhard, Prof. Goldschmidt 372
Schluß der Versammlung 372
Statuten der Gesellschaft 373
Mitgliederverzeichnis 377

Vierte Sitzung.

Mittwoch, den 29. Mai, 3—5 Uhr.

Vorträge.

Herr Dr. F. Baltzer (Würzburg):

Über die Entwicklungsgeschichte von Bonellia.

Die vorliegenden Mitteilungen[1]) beziehen sich auf die Entwicklungsgeschichte der beiden in Neapel vorkommenden Bonellienspezies: *Bonellia viridis* Rol. und *Bonellia fuliginosa* Rol. Bekanntlich besteht bei *Bonellia* ein sehr ausgeprägter Geschlechtsdimorphismus. Die Männchen sind Zwergmännchen und leben in verschiedener Anzahl im Uterus der Weibchen. Es läßt sich — um das Wesentliche vorwegzunehmen — auf Grund meiner Beobachtungen die Homologie der einzelnen Organe bei ♂ und ♀ weiter als bisher führen.

Meine Untersuchung bezieht sich auf das Vorkommen von Nephridien, auf die Entwicklung des Samenschlauchs und auf besondere Verhältnisse in der Metamorphose des ♂ von *B. fuliginosa*.

In Fig. 1 ist die Organisation eines jungen Weibchens von *Bonellia viridis* dargestellt, wie es sich ohne große Schwierigkeit aus dem Ei züchten läßt. Die Figur ist etwas schematisiert und gibt die Ansicht von der Ventralseite. Für die einzelnen Organe bitte ich die Figurenerklärung nachzusehen. Die Grundlage für die Abbildung lieferten neben den eigenen Beobachtungen die Angaben Spengel's (1879)[2]), die ich fast durchweg bestätigen konnte. Außer den Organen, welche Tiere des gezeichneten Stadiums besitzen, ist auch der Uterus eingetragen. Er gelangt in Wirklichkeit erst in älteren Individuen zur Ausbildung.

In Fig. 2 ist halbschematisch die Organisation eines noch nicht völlig ausgewachsenen Männchens von *Bonellia viridis* gegeben. Auch diese Figur beruht außer auf den eigenen neuen auf Spengel's Angaben.

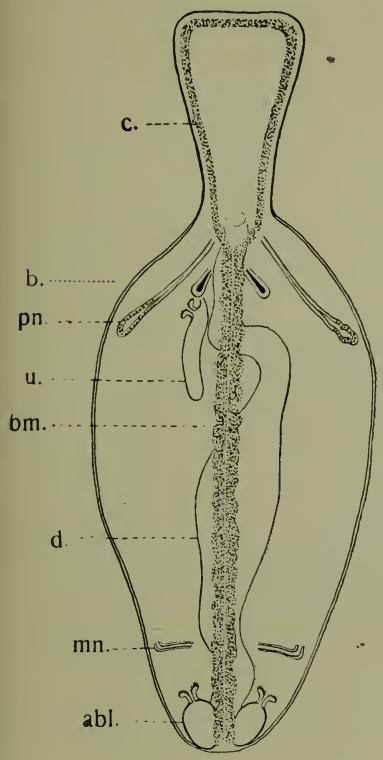
---

[1]) Eine breitere Darstellung wird in einer die Neapler Echiuriden umfassenden Monographie der „Fauna und Flora des Golfes von Neapel" gegeben werden. Mit Rücksicht darauf wurde die vorliegende Darstellung möglichst kurz gehalten und auf weitere vergleichende Erörterungen der Organisation verzichtet.

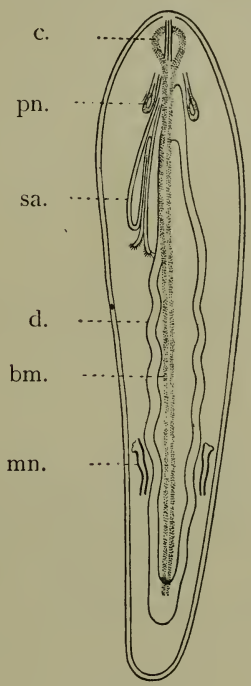
[2]) J. W. Spengel, 1879. Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. I. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. 1.

1. Die Protonephridien.

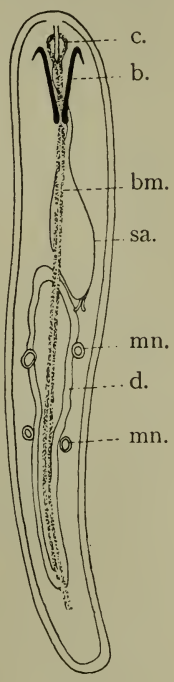
Für das Weibchen (*Bonellia viridis*) hat Spengel ein Paar Protonephridien beschrieben. „Vor den Borsten", schreibt er, „. . . findet sich ein Paar äußerst zarter, sowohl am lebenden wie am konservierten Tier schwer sichtbarer Schläuche. . . . Wir werden sie als Exkretionsorgane in Anspruch nehmen müssen, indessen



Figur 1.



Figur 2.



Figur 3.

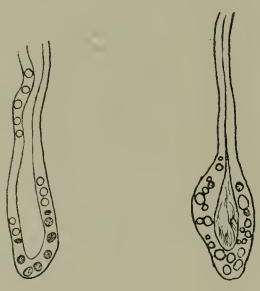
Fig. 1. Organisation eines jungen ♀ von *Bonellia viridis*, etwas schematisiert, Ventralansicht. *abl.* Analblase; *b.* Borste; *bm.* Bauchmark; *c.* Schlundring; *d.* Darm; *mn.* Metanephridien; *pn.* Protonephridien; *u.* Uterus.

Fig. 2. Organisation eines halberwachsenen ♂ von *Bonellia viridis*, etwas schematisiert. Ventralansicht. *sa.* Samenschlauch. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Fig. 1.

Fig. 3. Organisation eines erwachsenen ♂ von *Bonellia fuliginosa*, etwas schematisiert. Ventralansicht. Bezeichnungen wie bei Fig. 1 u. 2.

nicht als die bleibenden, welche bei den Echiuriden hinter den Borsten liegen, sondern als provisorische, als primitive Segmentalorgane" (1879, p. 392). Wimperung, die Spengel nicht beobachtete, habe ich in vielen Fällen im Innern dieser Schläuche feststellen können.

Solche Protonephridien finden sich nach meinen Beobachtungen auch beim Männchen, wo sie Spengel nicht nachgewiesen hat. Sie sind in Fig. 2 am Vorderende eingezeichnet. Es sind wie beim Weibchen zwei im Innern flimmernde Säckchen. Wo ihre Mündungen nach außen liegen, konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Ungefähr dürfte Fig. 2 das Richtige treffen. Die Frage, wie sie zu den Borsten liegen, läßt sich, da dem Männchen von *Bonellia viridis* die Borsten fehlen, nicht prüfen. Das Männchen von *Bonellia fuliginosa*, welches Borsten entwickelt, konnte der besonderen Verhältnisse wegen, die im letzten Teil dieses Aufsatzes beschrieben sind, auf Protonephridien nicht untersucht werden. In Fig. 4a und 4b sind Protonephridien des Männchens von *Bonellia viridis* stark vergrößert abgebildet. Der Fig. 4a liegt ein mit Meves'schen Osmiumgemisch fixiertes Präparat zugrunde, der Fig. 4b eine Zeichnung nach dem lebenden Tier. Eine Öffnung in das Cölom ist allem Anschein nach nicht vorhanden. Die Säckchen sind — doch kann das noch nicht für unbedingt sicher gelten — blind geschlossen. Stets ist der Nachweis dieser Organe sehr schwierig, weil sie im mesodermalen Parenchym eingebettet liegen, unter einer großen Zahl ähnlich aussehender Drüsen. Nach dem Bau und der Lage im vorderen Ende ist indessen kein Zweifel, daß mit den beschriebenen Säckchen die Protonephridien beim Männchen von *Bonellia viridis* gefunden sind.



a b

Figur 4.

Protonephridium des ♂ von *Bonellia viridis*.
a nach einem fixierten Präparat gez. Vergr. $^1/_{565}$.
b nach dem lebenden Objekt gezeichnet.

2. Die Metanephridien.

Als Metanephridien werden die beim Männchen von *Bonellia viridis* von Selenka (1878, p. 121)[1]) gefundenen, wimpernden Schläuche „vorn im hintern Körperdrittel" aufgefaßt. Ich kann, wie es auch schon Spengel getan hat, diese Angabe bestätigen. Außerdem habe ich auch das Männchen von *Bonellia fuliginosa* untersucht. Es finden sich bei dieser Spezies im ♂ zwei Paar solcher Organe. Sie sind halbschematisch in Fig. 3 eingezeichnet, wie sie sich am lebenden Tier dem Beobachter im optischen Querschnitt darbieten: in der Form flimmernder Ringe. Eine Seitenansicht erhält man nur

[1]) Selenka, E., Das Männchen der *Bonellia*. Zoolog. Anzeiger, Bd. 1.

selten. Die Mündungen nach außen liegen auf der Bauchseite des Tieres. Der innere Teil der Schläuche flottiert, entsprechend der Darstellung Selenka's, frei im Cölom. Die inneren Öffnungen habe ich noch nicht völlig sicherstellen können. Auch müssen die Beobachtungen, vorerst nur am lebenden Tier angestellt, am fixierten Material ergänzt werden. Trotz dieser Lückenhaftigkeit der Untersuchung scheint es mir auf Grund der Lage der Schläuche kaum einem Zweifel zu unterliegen, daß sie den nur in einem Paar vertretenen Metanephridien des *viridis*-Männchen entsprechen. Wir haben somit beim *fuliginosa*-Männchen zwei Paare von Metanephridien und können das doppelte Vorkommen wohl als letzten Rest eines früheren segmentalen Auftretens betrachten.

Beim Weibchen wurde bisher der Uterus als Metanephridium gedeutet. Nach meinen Beobachtungen hat sich außerdem auch beim

Figur 5

Metanephridium eines jungen ♀ von *Bonellia viridis*. Nach einem in Sublimatessigsäure fixierten Total-Präparat gez. Vergr. $^1/_{754}$. *c. ep.* Zellen des Coelomepithels. Die Öffnung in das Coelom liegt links.

Figur 6.

Metanephridium eines jungen ♀ wie in Fig. 5. Querschnitt. Vergr. $^1/_{1110}$. *ep.* Epidermis; *m.* Muskelschicht; *mn.* Metanephridium.

Weibchen während einer kurzen Entwicklungsperiode in der hinteren Region des Körpers ein Paar sehr deutlicher wimpernder Schläuche mit Öffnung ins Cölom und Mündung auf der Bauchseite des Tieres vorgefunden. Ihre Lage ist aus Fig. 1 zu entnehmen. Ihre Entwicklung setzt nach der Bildung der Protonephridien ein. Doch findet man nicht selten beide Organe gleichzeitig. In Fig. 5 ist ein solches Metanephridium im optischen Längsschnitt abgebildet. Die Wandung besteht aus einem Epithel und dem Peritonealüberzug. Am unteren Ende — dem ins Cölom hineinragenden — befindet sich eine besonders große Zelle, welche anscheinend allein mit Cilien besetzt ist. Die Ausführungsgänge ziehen wie bei den Metanephridien des ♂ eine

Strecke unter dem Cölomepithel hin. Einen Querschnitt durch diesen Teil gibt Fig. 6. Es ist nach Stellung, Bau und auch nach der Entwicklung kein Zweifel, daß wir in diesen Schläuchen Organe zu sehen haben, die den Metanephridien des Männchens homolog sind.

Zusammenfassend können wir sagen: Bei *Bonellia viridis* kommen im Männchen und Weibchen je ein Paar Protonephridien und ein Paar typischer Metanephridien vor. Beim Männchen von *Bonellia fuliginosa* finden sich zwei Paar Metanephridien. Beim Weibchen von *fuliginosa* dagegen konnte ich solche Metanephridien nicht auffinden.

Figur 7.

Erste Anlage (*u*) des Uterus bei *Bonellia fuliginosa*. Vergr. $^1/_{60}$. Bezeichnungen wie bei Fig. 6.

An diese Beobachtungen schließt sich die Frage, wie jetzt der Uterus aufzufassen ist. Er bildet sich erst bei Eintritt der Geschlechtsreife aus, und zwar aus dem Cölomepithel. Ein junges Stadium, aus drei Schnitten kombiniert, ist in Fig. 7 abgebildet. Ein Ausführungsgang hat sich noch nicht entwickelt. Es besteht erst eine Tasche im Cölomepithel und ein in die Muskulatur hineinreichender Spaltraum. In früheren Stadien läßt sich an der entsprechenden Stelle höchstens eine minimale Anhäufung von Zellen des Cölomepithels nachweisen, deren Interpretation naturgemäß unsicher ist. Die oben beschriebenen typischen Metanephridien sind wahrscheinlich auch mesodermalen Ursprungs. Es stünde damit der Deutung des Uterus als Metanephridium nichts im Wege. Andrerseits wäre auch möglich, daß es sich um einen Genitaltrichter handelt, wie sie bei Anneliden verbreitet sind[1]).

3. Der Samenschlauch.

Er entsteht als ektodermale Einstülpung, als ein Säckchen, am vorderen Ende der männlichen Larve. Diese Einstülpung vergrößert sich; sie zieht sich dabei durch den Schlundring hindurch. Die Anlage des Samenschlauchs geschieht also wie die Anlage des Ösophagus beim Weibchen. Dieser Befund deckt sich mit einer

[1]) Auf die Entstehung der Analblasen, der ich mein Augenmerk auch zugewendet habe, gehe ich hier nicht ein; ebensowenig auf ihre Deutung und ihr Verhältnis zu den Metanephridien.

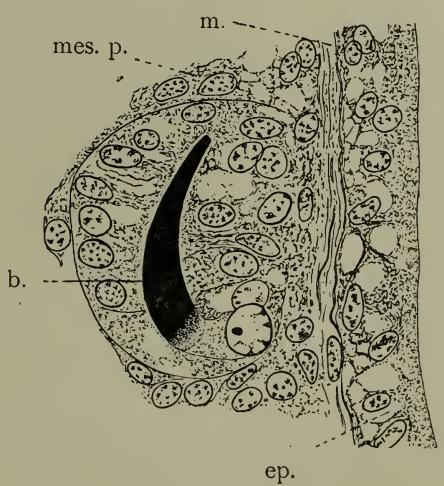
Beobachtung Spengel's (l. c. p. 408 und Taf. XII Fig. 11), an einem allerdings vereinzelten Entwicklungsstadium. Er sah nahe dem Vorderende, „mit der Epidermis in Zusammenhang und wie eine Einstülpung dieser erscheinend, einen Schlauch sich erheben und seitlich neben dem Darm emporsteigen". Der Autor „zweifelt nicht daran, daß dies ein frühes Stadium des Samenschlauches ist" (l. c. ibid.). Diese Auffassung wird durch meine Beobachtungen von jüngeren und älteren Stadien gesichert.

An der Seite dieses Sackes entsteht der Trichter. Ich vermute, er wird nur vom Mesoderm gebildet, welches auch den Peritonealüberzug des Samenschlauches liefert. Mit der Trichterbildung bekommt das Organ den Bau, wie er in Fig. 2 dargestellt ist und wie ihn auch Spengel (vgl. p. 407), jedoch nur mutmaßlich, angenommen hat.

Nach der ganzen Entwicklung darf der Samenschlauch dem Uterus natürlich nicht homolog gesetzt werden, obgleich beide Organe im fertigen Zustand von ähnlicher Organisation sind. Möglich wäre dagegen, und mir, soweit die Untersuchung bis jetzt gediehen ist, nicht unwahrscheinlich, daß es sich um ein Homologon des Ösophagus handelt.

4. Die Entwicklung des Männchens von *Bonellia fuliginosa*.

Das Männchen dieser Spezies ist durch zwei große Haken im vordern Teil des Körpers charakterisiert. Es hat sich gezeigt, daß dieselben in gleicher Weise entstehen wie die Borsten des Weibchens, mit basaler Borstenbildungszelle. In Figur 8 ist ein junges Stadium der Borstenbildung wiedergegeben. Über die Entstehung des Borstensackes läßt sich vorderhand nur sagen, daß er weder beim ♂ noch beim ♀ durch Einstülpung des Ektoderms gebildet wird. Die Stellung der Haken des Männchens entspricht, besonders in frühen Stadien, durchaus der Stellung der Borsten beim Weibchen. Sie liegen hinter dem Schlundring in der ventralen Körper-



Figur 8.

Entwicklung der Borste (*b*) des ♂ von *Bonellia fuliginosa*, in Zenkerschem Gemisch fixiert. Vergr. $^1/_{1480}$. *mes. p.* mesodermales Parenchym. Übrige Bezeichnungen wie in Fig. 6.

wand, zu beiden Seiten des Bauchmarks. Allen Beobachtungen zufolge sind somit, was von vornherein wahrscheinlich war, die Borsten des ♀ und die Haken des ♂ homolog.

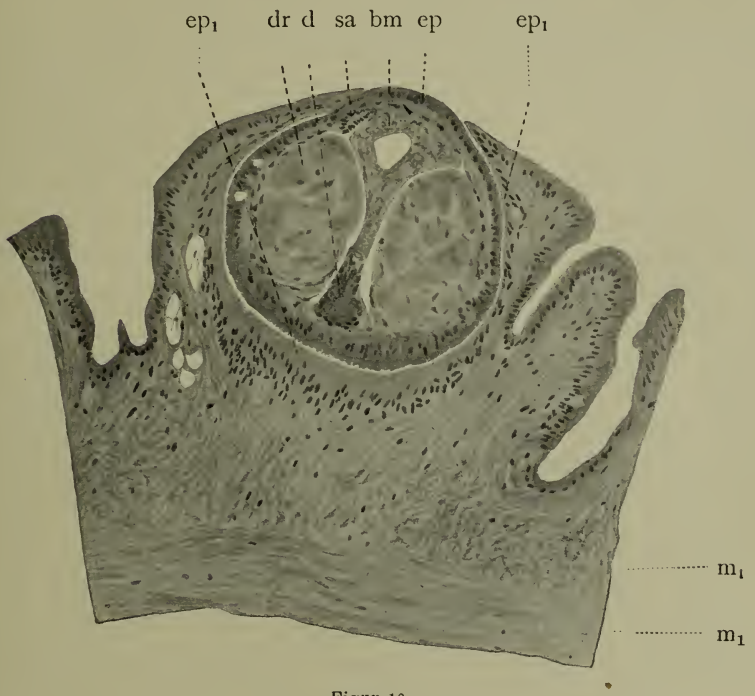
Nach Spengel gehen aus den Eiern von *Bonellia viridis* Larven mit zwei Wimperkränzen, grünem Pigment und zwei Augen hervor. Sie setzen sich nach einer Periode des freien Schwimmens am Rüssel alter Weibchen fest. Bei genauerer Untersuchung findet man, was hier nebenbei bemerkt sei, daß sie hauptsächlich mit dem vordern Ende festhängen. Wir finden im vordern Teil des Tieres Drüsen in großer Zahl, deren Mündungsgänge durch den Schlundring ziehen und an der ventralen Seite des vordersten Körperbezirks ausmünden. Eine Anzahl dieser Drüsen — sie bestehen allem Anschein nach nur aus einer Zelle — ist in Fig. 9 etwas schematisiert abgebildet. Der Abbildung liegt eine Zeichnung nach dem lebenden Objekt zugrunde. Das Bauchmark ist nach fixierten Präparaten eingetragen. Wir können diese Gebilde wohl als Haftdrüsen betrachten.

Figur 9.
Haftdrüsen (*dr*) des ♂ von *Bonellia viridis*. Vergr.

Die schwärmenden Larven der *Bonellia fuliginosa* wurden von Spengel (l. c.) und Rietsch (Rec. zool. Suisse, Bd. III, 1886) kurz beschrieben. Sie setzen sich nach meinen Beobachtungen nicht, wie die Larven der *Bonellia viridis*, am Rüssel, sondern immer an der Wandung des Körpers fest, und zwar vermittelst ihres Bauchsaugnapfes. Die festsitzenden Larven werden in charakteristischer Weise von Falten des Hautmuskelschlauches umschlossen. Die Epidermis und das unter ihr liegende, von Drüsen durchsetzte Gewebe der Körperwand des ♀ bildet zu beiden Seiten der Larve Wülste, welche über deren Rücken hinaufreichen und sich in vielen Fällen über diesem treffen. Es wird eine Art Mantel um die Larve gebildet. Eine Verschmelzung der von beiden Seiten kommenden Lappen aber findet nicht statt. In welchem Maß bei diesem Vorgang einerseits aktives Einkeilen des Männchens in die zahlreich vorhandenen Rinnen der Körperoberfläche, anderseits aber Umwachsen des Männchens durch die Gewebe des Weibchens beteiligt ist, konnte ich bisher nicht feststellen. In Fig. 10 ist ein Querschnitt durch eine festsitzende Larve und das sie umgebende Gewebe abgebildet. Die Umhüllung ist nicht voll-

ständig. Unter den Organen des Männchens sind zwei große Drüsenkomplexe (dr) hervorzuheben, die zu beiden Seiten des Darmes und Bauchmarks liegen und die vordere Hälfte des Tieres einnehmen.

In der beschriebenen Umhüllung geht die Entwicklung der Larve zum Männchen vor sich. Sie dürfte etwa einen Monat in Anspruch nehmen. Zur Ernährung dient das im Darme des Tieres



Figur 10.

Querschnitt durch eine an einem alten ♀ festsitzende männliche Larve von *Bonellia fuliginosa*.

♂: *bm* Bauchmark, *d* Darm, *dr* Drüsen, *ep* Epidermis, *sa* Samenschlauch.
♀: ep_1 Epidermis, m_1 Muskelschicht.

enthaltene Dottermaterial. Ernährung durch das Wirtstier findet nicht statt. Dann kriechen, was allerdings nicht beobachtet wurde, aber aus den Verhältnissen geschlossen werden kann, die Männchen aus der Hülle heraus und in den Ösophagus oder Uterus des Wirtstieres hinein.

Diskussion:

Herr Prof. Spengel (Gießen) weist darauf hin, daß die Untersuchungen des Redners insofern keine befriedigende Lösung gewisser

schwebender Fragen bringen, als sie über die Homologie der Analblasen mit Metanephridien keinen sicheren Schluß gestatten: es muß auch nach ihnen mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß die Analblasen Metanephridien entsprechen, nämlich dem zweiten, hinteren Paare der nach Baltzer's überraschender Entdeckung den Männchen der *Bonellia fuliginosa* zukommenden zwei Paare.

Der Redner hat keine Angaben über die Eibildung gemacht, wie ich erwartet hätte. Trotzdem möchte ich eine darauf bezügliche Bemerkung machen, weil ich die Gelegenheit nicht unbenutzt zu lassen wünsche, einen in dieser Beziehung von mir früher gemachten Irrtum zu berichtigen. 1879 habe ich im Innern der Nährzellenkappe, die den im Cölom von *Bonellia* flottierenden Eizellen aufsitzt, eine Zentralzelle beschrieben, die in der Festschrift für R. Hertwig durch Kuschakewitsch der sogenannten Verson'schen Zelle des Insectenovariums verglichen worden ist, was den Genannten veranlaßt hat, den Namen Verson'sche Zelle durch Spengel'sche Zelle zu ersetzen. Diese Zentralzelle existiert nun als solche nicht, sondern wird nur durch einen Fortsatz der Eizelle selbst dargestellt. Der nach meinen früheren Angaben darin enthaltene Kern ist kein solcher, sondern nur ein oft dort vorkommendes, bisweilen in einem vacuolenartigen Hofe gelegenes Häufchen von „Chromidien"-ähnlichen Körnchen. Der von Kuschakewitsch empfohlene Name wird daher wieder eingezogen werden müssen.

Nachträgliche Bemerkung:

Was die Frage betrifft, ob der „Uterus" von *Bonellia* einem der „Segmentalorgane" der übrigen Echiurideen entspricht, so ist in Betracht zu ziehen, daß auch bei dem aus der Larve gezogenen jungen *Echiurus* des Mittelmeeres, dessen vor den Bauchborsten ausmündende Protonephridien geschwunden sind, die Segmentalorgane noch fehlen, deren Entwicklung also noch nicht hat beobachtet werden können. Diese kann in derselben Weise vom Peritonealepithel aus vor sich gehen, wie es Baltzer für den „Uterus" von *Bonellia* ausgeführt hat; ja es ist kaum wahrscheinlich, daß es anders geschehen sollte. Allerdings ist dabei zu erwägen, daß es überhaupt unsicher ist, ob die Segmentalorgane der Echiurideen Nephridien und nicht vielmehr sämtlich nur Gonoducte sind; denn eine excretorische Funktion ist für sie nicht nachgewiesen, während sie in allen Fällen als Leiter der reifen Genitalprodukte erkannt sind. Wenn Shipley sie, wie die Segmentalorgane der Sipuncutiden, „braune Körper" nennt, so ist das insofern ganz unbe-

rechtigt, als die in letzteren stets vorhandenen braunen Excret(?)-körner in denen der Echiurideen niemals auftreten, so daß letztere immer farblos sind.

Herr Prof. J. W. Spengel (Gießen):

Einige Organisationsverhältnisse von Sipunculusarten und ihre Bedeutung für die Systematik dieser Tiere.

Seit Jahren ist es meine Absicht gewesen, eine Revision der Sipunculiden vorzunehmen, und zu diesem Zwecke habe ich mir eine sehr umfangreiche Sammlung dieser Tiere beschafft, die mir teils von verschiedenen Museen (hauptsächlich München, Amsterdam, Berlin, Hamburg, Cambridge), teils von Spezialforschern und Sammlern zur Verfügung gestellt worden ist, wofür ich schon bei dieser Gelegenheit meinen ergebensten Dank aussprechen will.

Ich beschloß, mit der Gattung *Sipunculus* zu beginnen, die einerseits schon in der bekannten Monographie von Selenka in zwei bzw. drei Gruppen zerlegt worden war, und von der andrerseits Gerould auf Grund seiner ontogenetischen Untersuchungen die Vermutung ausgesprochen hatte, sie werde sich als eine nicht natürliche erweisen. Allerdings stützte dieser sich im wesentlichen auf das von *Sipunculus nudus* sehr abweichende, dagegen mit Phascolosomen viele Übereinstimmungen darbietende ontogenetische Verhalten der von Keferstein als *Phascolosoma gouldi* beschriebenen, jedoch von Selenka zu *Sipunculus* gestellten amerikanischen Art *S. gouldi*. Für Selenka war es maßgebend gewesen, daß in der Gattung *Phascolosoma* die Längsmuskelschicht stets eine ununterbrochene sei, bei *Sipunculus* dagegen in eine Anzahl von Bündeln gesondert. Es hat sich nun auch durch meine Untersuchungen herausgestellt, daß *S. gouldi* trotz seiner Längsmuskelbündel in jeder andern Hinsicht so sehr mit *Phascolosoma* übereinstimmt und von *Sipunculus nudus* verschieden ist, daß ihm, wenigstens einstweilen, der Keferstein'sche Gattungsname wiedergegeben werden muß. Schon das gab Veranlassung, zu erwägen, ob der Sonderung der Längsmuskelschicht bei den *Sipunculus*-Arten — die unter den Sipunculideen sonst nur bei der durch andere Merkmale genügend charakterisierten Gattung *Physcosoma* und bei einzelnen *Aspidosiphon*-Arten vorkommt — die von Selenka angenommene systematische Bedeutung zuzuschreiben sei, und es war klar, nachdem alle späteren Forscher, die sich mit Sipunculideen-

systematik beschäftigt haben (Sluiter, Shipley, Fischer usw.), sich in der Auffassung der Gattung *Sipunculus* durchaus an Selenka angeschlossen haben, daß dies nur zu entscheiden sein werde durch eine erneute anatomische Untersuchung, die sich nicht auf die von jenen allein berücksichtigten Merkmale zu beschränken hätte.

Diese wurden wesentlich geliefert:

1. durch den Besitz oder Mangel von Hakenkränzen am vorderen Abschnitt des Rüssels, die sich nach Selenka nur bei *S. australis* Kef., dem einzigen Vertreter der ersten Gruppe Selenka's finden, bei allen übrigen Arten fehlen sollten (was sich, nebenbei bemerkt, nicht als zutreffend erwiesen hat);
2. durch das Längenverhältnis von Rüssel und Rumpf;
3. durch die relative Lage der stets vier Rüsselretractoren, bzw. ihren Ursprung von gewissen Bündeln der Längsmuskulatur, sowie die der Mündungen des einen Nephridienpaares und des Afters;
4. durch das Verhalten des Spindelmuskels des Darmes und der sogenannten Befestiger dieses letzteren;
5. durch die Beschaffenheit und Anordnung der Hautkörper;
6. durch die Gestalt und Zahl der Tentakel;
7. durch die Ausstattung des Rectums mit einem Divertikel, außer dem bei einer einzelnen Art (*S. vastus*) zahlreiche Blindsäcke angetroffen wurden;
8. durch die Zahl der Längsmuskelbündel.

Mit Hilfe der in diesen Punkten gegebenen Merkmale glaubte man alle *Sipunculus*-Arten bestimmen zu können und hat sie tatsächlich ausschließlich nach ihnen beschrieben.

Wollte man weiterkommen, so ergab sich als das zuerst ins Auge zu fassende Ausgangs- oder Vergleichsobjekt der durch mehrfache eingehende Untersuchungen (Andreae, Vogt u. Yung, Ward, Metalnikoff), die alle Organe berücksichtigt hatten, genau bekannte *Sipunculus nudus*, mit dem ich selbst durch eigene vor Jahren in Neapel angestellte Untersuchungen einigermaßen vertraut war.

Begonnen wurde mit der Haut, die aus Cuticula, Epidermis mit Drüsen und Sinnesorganen, Corium oder Cutis und Muskulatur besteht, von denen die letztere aus Ring-, Längs- und Schräg- oder Diagonalbündeln aufgebaut ist, von außen nach innen in der genannten Reihenfolge. Heute soll von der Epidermis nebst ihren Differenzierungen und dem Corium nicht weiter die Rede sein,

vielmehr von ihnen wie auch von der Muskulatur nur nebenbei, insofern ihre Lagebeziehungen zu anderen Teilen in Frage kommen. Es interessiert uns vor allem ein eigentümliches Kanalsystem in der Haut, dessen wesentliches Verhalten zum ersten Male durch Andreae für *S. nudus* klargestellt worden ist, die sogenannten Integumentalkanäle. Es besteht ausschließlich aus Längskanälen, und zwar genau ebensovielen, wie Längsmuskelbündel vorhanden sind, indem ein jeder nicht über einem solchen, sondern über dem Zwischenraum zwischen je zweien der Länge nach durch den ganzen Rumpf bis in den eichelartig gestalteten Endabschnitt hinzieht, im Bereiche des Rüssels aber ganz fehlt. Jeder dieser Kanäle steht, und zwar regelmäßig, an der Kreuzungsstelle von zwei Ring- und zwei Längsmuskelbündeln durch ein Loch — wir wollen es Stoma nennen — mit dem Cölom in Verbindung und nimmt durch dieses alle Bestandteile der Cölomflüssigkeit (Cölomocyten, Urnen, Genitalprodukte) in sich auf. Jeder Kanal liegt im Corium und wird beiderseits flankiert von zahlreichen, dicht gedrängten Hautkörpern, deren Anordnung sich daraus ergibt.

Auf dieses Hautkanalsystem wurde nun zunächst die Aufmerksamkeit gerichtet, und alsbald ergab sich, daß es zwar bei gewissen *Sipunculus*-Arten, *S. tesselatus*, *robustus* usw., genau ebenso ausgebildet ist, bei anderen jedoch zwar nicht unvertreten ist, sich aber erheblich abweichend verhält; es sind überall in wesentlich der gleichen Anordnung und Beziehung zu den beiderlei Muskelbündeln die Stomata vorhanden, diese aber führen nicht in fortlaufende Längskanäle hinein, sondern ein jedes nur in ein System von Blindsäcken, die sich in das Corium erstrecken und deshalb Corialcöca genannt sein mögen. In diesem Punkte unterscheidet sich eine Anzahl von Arten, die großenteils Selenka's zweiter Gruppe angehören, von *S. nudus* und den meisten der Arten, die zusammen mit diesem die dritte Gruppe bilden.

Dies sind unter den in Selenka's Monographie behandelten Arten:

S. australis Kef.
S. cumanensis Kef.
S. vastus Sel et Bül
S. boholenis Semp.
S. edulis Sluiter (nec Pallas).

außerdem

S. arcassonensis Cuenot
S. amamiensis Ikeda
S. bonhourei Herubel
S. rotumanus Shipley
S. funafuti Shipley.

Alle diese vereinige ich, zunächst auf Grund ihrer Hautkanalsysteme, die nach einem gemeinsamen Typus gebaut sind, indem

ich sie von der durch *S. nudus* vertretenen Gattung *Sipunculus* abtrenne, zu einer neuen Gattung *Siphonosoma.*

Die erwähnte Erkenntnis war zunächst das Ergebnis der Untersuchung von Schnittpräparaten, die alle mit Sicherheit die Existenz solcher Corialcöca nachweisen ließen, aber in bezug auf Einzelheiten in der Ausbildung und Gestalt dieser nicht befriedigen konnten. Es mußte deshalb versucht werden, sie auf eine andere Weise zur Darstellung zu bringen. Da es sich um Blindsäcke und obendrein recht kleine und enge handelt, so schien zunächst der Gedanke, es könnte gelingen, sie durch Injektion zu füllen und dadurch sichtbar zu machen, kaum irgendwelche Aussicht zu bieten. Indessen fand sich kein anderer Ausweg, und so beschloß ich, wenigstens einen Versuch zu machen, und zwar an einem der in zahlreichen, bestens erhaltenen Exemplaren vorliegenden Art *S. cumanense.* Es wurde eine Lösung von Berliner Blau in den vorn abgebundenen Hinterkörper eingespritzt, bis dieser prall davon angefüllt war, und nach ein paar Minuten ein Hautstück herausgeschnitten. Wider Erwarten ergab sich, daß die Cöca größtenteils gefüllt und dadurch in überraschender Klarheit sichtbar geworden waren. Nachträglich wurde das Hautstück in Pikrokarmin rot gefärbt, was einen geradezu prächtigen Effekt gab, indem sich die mit blauer Flüssigkeit gefüllten Cöca von der roten Muskulatur abhoben, auch nachdem das Präparat bis in Canadabalsam übergeführt war.

Aber die Überlegung machte es doch höchst unwahrscheinlich, daß hier wirklich eine Injektion zustande gekommen sein sollte. Vielmehr erschien es annehmbarer, daß die eingetretene Füllung der Cöca die Folge von Diffusionsströmungen sein werde, die zwischen der in Alkohol konservierten Haut und der wässerigen Farbstofflösung eingetreten war. Wenn das der Fall war, so mußte durch bloßes Einlegen eines Hautstückes in die letztere die gleiche Wirkung erzielt werden. Diese Annahme bestätigte sich vollkommen.

Damit schien also ein höchst einfaches Verfahren gefunden zu sein, die Cöca darzustellen, und so wurden jetzt gleiche Präparate von anderen Arten gemacht. Bei einigen trat der Erfolg ohne Schwierigkeit und schnell ein, bei anderen aber langsam, manchmal erst nachdem die Präparate mehrmals aus dem Berliner Blau herausgenommen und entweder in Pikrokarmin oder in Alkohol gebracht waren, worauf endlich, bisweilen erst am nächsten Tage nach beständig wiederholtem Wechsel, das gewünschte Resultat, und auch das nicht immer in befriedigender Weise, nur in beschränkter Aus-

dehnung oder ungenügende Füllung, erreicht wurde. Bei manchen Hauptproben blieb es trotz aller Bemühungen auch dann ganz aus oder war so unvollständig, daß nichts damit anzufangen war, z. B. nur die Stomata sich mit Farbe angefüllt zeigten, von den Cöca aber auch keine Spur zu sehen war.

Da brachte uns eine gelegentliche Beobachtung an dem in Herstellung befindlichen Präparat auf einen anderen Ausweg und damit zur richtigen Auffassung des Vorganges, der sich abgespielt hatte. Als wir das Präparat unter dem Mikroskop betrachteten, um den Erfolg zu kontrollieren, sahen wir bei zufälliger Berührung des Deckglases die Körnchen durch die Stomata ab- und zuströmen. Das legte uns den Gedanken nahe, es müßte zu dem gewünschten Ziele führen, wenn man die Cöca zuerst durch einen Druck entleerte und darauf in die Farblösung brächte. Und das half tatsächlich, nur daß wir dabei die Erfahrung machten, daß der Druck in vielen Fällen nicht zu schwach sein durfte. Daraufhin haben wir solche Präparate in der Weise hergestellt, daß wir die Hautstücke zwischen zwei Gasplatten preßten, und wenn die Füllung auch dann noch hartnäckig ausblieb, unter Aufwendung von aller Kraft quetschten, daß man hätte glauben sollen, man müsse die Haut dabei zerdrücken. Das aber trat nicht ein, sondern wir erhielten in fast allen Fällen, oft erst nach vielen wiederholten Pressungen, die ein paar Tage lang immer aufs neue vorgenommen wurden, endlich einen vollen oder, in wenigen Fällen, einen teilweisen Erfolg, fast immer wenigstens genug, um das feststellen zu können, worauf es uns ankam.

Auf diese Weise haben mein Privatassistent Herr Dr. Maser und ich von allen uns vorliegenden Arten Hautproben angefertigt und daran ausnahmslos im Anschluß an jedes Stoma ein System von Cöca gefunden, wobei sich herausgestellt hat, daß diese zwar überall nach einem gemeinsamen Typus angeordnet, aber bei jeder Art verschieden und charakteristisch ausgebildet sind. Daher liefern sie ein ausgezeichnetes Mittel, die Species zu identifizieren, das obendrein den Vorteil bietet, sehr viel schneller zum Ziele zu führen als jede andere Untersuchungsart. Ja es haben sich dabei in nicht wenigen Fällen Unterschiede ergeben, die eine Trennung von Arten ermöglichen, wo alle anderen Bestimmungsmerkmale versagen.

Ich muß mich für heute damit begnügen, Ihnen ein paar besonders charakteristische Formen vorzuführen. Dabei schicke ich voraus, daß die Stomata nicht immer nur in das Corium hineinführen, sondern daß von ihnen auch Blindsäcke in die Muskulatur

abgehen können, zwischen Längs- und Ringmuskulatur. Ich werde diese Intermuskularsäckchen nennen. Im Gegensatz zu *Sipunculus*, wo die Integumentalräume — in dieser Form können wir den Namen auch für die gesamten Systeme bei der Gattung *Siphonosoma* beibehalten — ausgedehnte Längskanäle bilden, entfalten sie sich bei der neuen Gattung in transversaler Richtung, ebenso die Intermuskularsäckchen, und ferner immer nach vorn und hinten, so daß jedes System aus zwei symmetrischen Hälften besteht, von deren jeder wieder Blindsäcke in longitudinaler Richtung ausgehen. So finden wir z. B. bei *S. funafuti* lauter quere Corialcöca ohne erhebliche und namentlich irgendwie regelmäßige longitudinale Aussackungen. Bei einer gewissen Form von *S. cumanense* verbreitert sich jedes quere Corialcöcum gegen sein Ende hin nach vorn und hinten. Bei *S. australe* sind die sehr breit ausgezogenen Corialcöca vorn und hinten mit jederseits 4—6 longitudinalen Blindsäckchen besetzt, die einander sehr regelmäßig gegenüberstehen, da sie immer paarweise gemeinsam aus jenen entspringen. Bei *S. amamiense* sind ähnliche Systeme vorhanden, aber von ihnen gehen die longitudinalen Blindsäckchen in regelloser Weise und nicht zu zweien einander gegenüber ab, und häufig kommunizieren solche des einen Systemes mit denen benachbarter. Bei gewissen Arten nehmen die Blindsäckchen eine kompliziertere, verästelte Form an, und zwar meistens dadurch, daß sie sich an die Hautkörper dicht anlegen und diese mit ihren Ästen zwischen sich nehmen oder gar allseitig umfassen. Aber nicht immer ist ihre Ausbildung davon abhängig; im Gegenteil lassen sie bei wieder anderen Arten gar keine Beziehungen zu den Hautkörpern erkennen. Dies gilt auch von derjenigen Art, wo sie bei weitem die reichste Entfaltung erlangen, von *S. boholense*. Deren Rumpf ist von einer ungemein dicken Haut bekleidet, die sehr regelmäßige geschlängelt verlaufende Längswülste bildet. Auf der Bauchseite sind einige von besonderer Beschaffenheit, verbreitert und mehr oder weniger miteinander verschmolzen und abgeflacht. Hier sind die ihrerseits nur sehr engen Cöca mit ungemein zahlreichen Blindsäckchen besetzt, die in ihrer Anordnung an Farnwedel erinnern. In den übrigen Wülsten bilden sie durch vielfache Anastomosenbildung Querkanäle, die wieder mit Mengen von einfacheren, aber auch meist verästelten Blindsäckchen beiderseits besetzt sind.

Die wenigen Beispiele werden genügen, Ihnen eine Vorstellung davon zu geben, wie diese Integumentalräume für die Zwecke der Systematik nutzbar gemacht werden können. Nur andeutungs-

weise will ich bemerken, daß sie bei jeder Art in den verschiedenen Körperregionen mehr oder weniger charakteristische Verschiedenheiten aufweisen. Im Gegensatz zu *Sipunculus*, wo sie in dem kurz als Eichel bezeichneten hintersten Rumpfabschnitt unter allmählicher Verkleinerung endigen, und ebenso im Rüssel, der durch den gänzlichen Mangel von Integumentalkanälen bei jener Gattung ausgezeichnet ist, sind sie hier bei den Arten der neuen Gattung gut und oft sehr charakteristisch ausgebildet, meistens aber in regelloserer Weise als im Mittelkörper.

Bei Untersuchung dieser Dinge hat sich Gelegenheit gegeben, eine interessante Beobachtung zu machen, nämlich die, daß bei einigen Arten von bedeutender Körperlänge wie *S. cumanense* bisweilen eine Regeneration des hinteren Rumpfabschnittes eintreten kann. In dem Regenerat sind die Integumentalsysteme viel kleiner und setzen sich gegen die ursprünglichen in einer scharfen Linie sehr deutlich ab.

Verschiedenheiten der Körperregionen treten uns auch bei dem einzigen mir bekannt gewordenen Vertreter einer neuen Gattung *Dolichosiphon* entgegen, die sich von *Siphonosoma* wie von *Sipunculus* durch paarweise Vereinigung aller Ringmuskelbündel auffallend unterscheidet. Hier fehlen sie wie bei *Sipunculus* im Rüssel ganz, während sie im hinteren, mittleren und vorderen Rumpfabschnitt höchst charakteristische Unterschiede aufweisen.

Bei der Frage nach der physiologischen Bedeutung der Integumentalräume, auf die ich übrigens keine befriedigende Antwort geben kann, will ich heute nicht verweilen, vielmehr jetzt dazu übergehen, von einigen anderen Merkmalen zu sprechen, die zum Unterschiede von *Sipunculus* allen *Siphonosoma*-Arten gemeinsam sind und dadurch die in systematischer Hinsicht gezogenen Schlußfolgerungen aus den bisher allein betrachteten Integumentalräumen stützen.

In erster Linie sei der Ausstattung des Rüssels mit Haken gedacht. Dies galt bisher als eine Erscheinung, die unter allen *Sipunculus*-Arten ausschließlich dem *S. australis* zukomme, den Selenka eben auf Grund dieses Merkmales zum einzigen Vertreter seiner ersten Gruppe gemacht hat. Seitdem ist nur eine zweite hakentragende Species bekannt geworden, Cuenot's *S. arcassonensis*. Unsere Untersuchung aber hat zu dem überraschenden Ergebnis geführt, daß alle *Siphonosoma*-Arten mit einziger Ausnahme von *S. cumanense* und den ihm sehr nahestehenden Arten *S. edule*

Sluiter und *billitonense* Sluiter, die zu *S. cumanense* in einem ähnlichen Verhältnis stehen wie die bisher als Varietäten von dieser Art angesehenen Formen *semirugosum* und *opacum*, wohlausgebildete Rüsselhaken besitzen, womit diese in die Reihe der zwar nicht ausnahmslos vorkommenden, aber weit verbreiteten Gattungsmerkmale einrücken.

Ferner war schon früher gelegentlich bemerkt worden, daß bei verschiedenen Arten der bisherigen Gattung *Sipunculus* das Bauchmark im Bereiche des Rüssels andere Beziehungen zur Haut aufweist als bei *S. nudus*, wo es von dieser weit abrückt und durch sehr lange Nerven damit verbunden ist, wohingegen es bei anderen ihr bis zu seinem vorderen Ende eng angelagert bleibt und nur sehr kurze Nerven entsendet. Es hat sich nun herausgestellt, daß das keineswegs ein bedeutungsloser Unterschied ist, sondern die jetzt von uns angenommenen Gattungen *Sipunculus* und *Siphonosoma* scharf trennt, vor allem aber mit anderen Besonderheiten in Zusammenhang steht.

Bei allen *Siphonosoma*-Arten, die wir daraufhin untersucht haben, ist der vorderste Teil des Bauchmarks durch ein schmales medianes Mesenterium mit der Rüsselhaut verbunden, und durch dieses zieht, mehr oder weniger gewunden, ein enger, aber von einem schönen Epithel ausgekleideter Kanal. Dieser mündet einerseits durch einen kleinen Porus nach außen, und zwar in der ventralen Medianlinie unmittelbar hinter den Tentakeln, von deren Eigentümlichkeiten hernach noch die Rede sein wird. Andrerseits begibt er sich zum Bauchmark, und zwar zu dessen vorderstem Ende, wo die Nervenfasern sich zu den Schlundringschenkeln zu trennen beginnen. Er legt sich nicht nur dem Bauchmark an, sondern dringt in dasselbe ein und endigt innerhalb desselben mit einem kleinen Hohlraum, dessen Wand von einem komplizierten Epithel gebildet ist, dessen befriedigende Analyse allerdings an dem nicht adhoc konservierten Material noch nicht möglich gewesen ist. Wir fanden ihn immer zwischen den Anfängen der Schlundringschenkel stark seitlich zusammengedrückt, dicht unter der dorsalen Wand, die sicher blind geschlossen ist, etwas und mehr noch, oft sogar erheblich, an der ventralen Seite erweitert, wo er sich in den beschriebenen Kanal fortsetzt. In einigen Präparaten habe ich in dieser Erweiterung einen größeren, in den gefärbten Schnitten dunkel erscheinenden Körper gefunden, den ich geneigt bin, für ein Konkrement anzusehen. Das bestärkt mich in meiner Vermutung, daß wir es in dem geschilderten Organ mit einer dem

vorderen Ende des Bauchmarks eingelagerten Statocyste zu tun haben, die durch einen langen Kanal mit der Außenwelt in Verbindung steht.

Sicher fehlt ein solches, jedenfalls am vorderen Ende des Bauchmarks, das auch von der Haut viel weiter entfernt liegt und nicht durch ein Mesenterium damit verbunden ist, bei *Sipunculus nudus*. Ebensowenig ist es bei *Phascolosoma* — nach Untersuchung von *Ph. elongatum* und *vulgare* — vorhanden, und der sogenannte *S. gouldi* schließt sich auch in dieser Beziehung ganz an *Phascolosoma* an. Dagegen ist das gleiche, in allem Wesentlichen übereinstimmende Organ bei *Physcosoma* — nach Untersuchung von *Ph. granulatum* — vorhanden. Ein Versuch, es an frischem Material zu untersuchen, hat leider bei der Kleinheit des Objekts kein brauchbares Resultat geliefert; sicher enthält weder das Bläschen noch der Kanal Wimpern, und auch ein Konkrement wurde nicht gefunden. Wie weit es in anderen Sipunculideengattungen wiederkehrt, bleibt weiteren Nachforschungen vorbehalten.

Zu den Unterschieden, auf die man bereits früher gestoßen war, mit denen man jedoch nichts anzufangen wußte, z. T. weil die Kenntnisse sich zu sehr auf oberflächliche und unwesentliche Einzelheiten beschränkten, gehören solche, die in bezug auf die Tentakel vorhanden sind. Es ist ja bekannt, daß bei *S. nudus*, dem sich in dieser Hinsicht *S. tesselatus, robustus, priapuloides* u. a. anschließen, statt eigentlicher Tentakel eine den Mund umstehende Falte mit unregelmäßigen und wechselnd tiefen Randeinschnitten vorhanden ist. Dagegen fand man bei Arten, die unserer jetzigen Gattung *Siphonosoma* gehören, so z. B. *S. cumanense*, sehr zahlreiche lange, zugespitzte Tentakel. Tatsächlich aber beziehen sich die wesentlichen Unterschiede gar nicht auf die Zahl und Gestalt, sondern sind vielmehr in der Beziehung zum Vorderende des Rüssels und seiner Haut begründet. Es würde keineswegs zutreffen, wenn man etwa meinen sollte, bei *Sipunculus* brauchten nur die Randeinschnitte tiefer, regelmäßiger und zahlreicher zu werden, um daraus den Tentakelapparat der Siphonosomen — der in der Hauptsache mit dem der Gattung *Phascolosoma* übereinstimmt — hervorgehen zu lassen. Ich sehe zunächst davon ab, daß in dem verbleibenden Rest der Gattung *Sipunculus*, soweit meine bisherigen Beobachtungen reichen, der Tentakelapparat noch wiederum Verschiedenheiten aufweisen kann, z. B. bei *S. indicus* Peters (= *S. edulis* Pallas), und beschränke mich deshalb absichtlich auf *S. nudus* und die ihm in diesem Punkte ganz gleichenden vorhin genannten

Arten. Bei diesen sind die sogenannten Tentakel eine den Mund umgebende und von da aus frei nach vorn und außen hervorragende Falte, deren Randeinschnitte sich in der vorher angegebenen Weise verhalten. Bei *Siphonosoma* aber wie bei *Phascolosoma* (s. darüber hauptsächlich Théel) bedecken die Tentakel bei ausgestrecktem Rüssel eine ausgedehnte, nach außen stark gewölbte Kopfscheibe, von deren Außenrande sie in einer nach bestimmten Regeln gebuchteten, nämlich wiederholt nach außen, gegen den Rand der Kopfscheibe hin und von dort wieder mundwärts zurücklaufenden Linie abgehen, wobei sie nicht nur nach vorn und außen, sondern großenteils deutlich nach hinten gerichtet sind. Dazu kommt dann erst, daß sie lang, spitz, zahlreich und scharf voneinander abgesetzt sind. Immer sind von diesen Tentakelgruppen außer seitlichen und ventralen zwei dorsale zu unterscheiden, und zwischen diesen findet sich bei allen *Siphonosoma*-Arten ein charakteristisches Sinnesorgan, das bei allen *Sipunculus*-Arten fehlt, aber bei den in bezug auf den Tentakelkranz so übereinstimmenden *Phascolosoma*-Arten wahrscheinlich immer vorhanden ist, von uns nicht nur bei *Ph. elongatum* und *vulgare*, sondern auch bei dem sogenannten *S. gouldi* nachgewiesen worden ist. Es ist ein aus zwei symmetrischen Hälften bestehendes „Wimperorgan", das von zahlreichen aus dem Gehirn hervorgehenden Nerven versorgt wird. Um über seine Beziehungen zu diesem klar zu werden, muß zunächst ein das Gehirn selbst betreffender Punkt besprochen werden, worüber das wichtigste schon lange bekannt ist. Bei allen Sipunculideen berührt es mit seinem vorderen Ende in einer gewissen Ausdehnung die Epidermis und geht in diese über. Dieses Vereinigungsgebiet ist bei *Phascolosoma* und ebenso bei *Siphonosoma* entweder fast eben oder bildet eine Grube, die bald sehr flach, bald tiefer, aber immer recht weit ist, während sie bei *Sipunculus* stets einen tiefen, engen Kanal von oft mehreren Millimeter Länge darstellt, den sogenannten Cerebraltubus. In der nach hinten gelegenen Wand dieser Grube bzw. nach hinten von der Vereinigungsfläche in den Fällen, wo sich keine Grube ausbildet, liegt nun, also dorsal und median, zwischen den beiden vorhin erwähnten Tentakelgruppen, mehr oder weniger von ihnen bedeckt, das in Rede stehende Sinnesorgan. Bei *Sipunculus* müßte es, wenn es vorhanden wäre, in dem Cerebraltubus liegen, doch findet sich nicht die geringste Spur davon. Es ist unter den früher zu dieser Gattung gezählten Arten eine charakteristische Eigentümlichkeit der von uns aufgestellten Gattung *Siphonosoma*. Eine genauere Beschreibung davon werde ich später geben. Ich

will nur erwähnen, daß es auch *S. arcassonense* zukommt, obwohl die Angabe von Cuenot darüber auf einem Irrtum beruht. Was er gesehen und als das in einem Cerebraltubus gelegene Wimperorgan gedeutet hat, war, wie aus seinen mir vorliegenden Präparaten deutlich hervorgeht, nicht dieses Organ (das fortgeschnitten war), sondern die Statocyste, also ein Sinnesorgan, das keine Beziehungen zum Gehirn, sondern zum Bauchmark hat.

Als letztes die Gattung *Siphonosoma* charakterisierendes Merkmal, dessen heute gedacht werden soll, sei die Gestalt der Nephrostome ihrer beiden Nephridien erwähnt. Sie sind stets sehr groß und nach jeder Seite in einen längeren oder kürzeren Zipfel ausgezogen, der etwas nach hinten gebogen ist, so daß das Nephrostom etwa halbmondförmig erscheint.

Was ich Ihnen heute vorgetragen habe, bitte ich als eine vorläufige Mitteilung unserer Resultate in groben Zügen zu betrachten. Die ausführliche Darstellung, die voraussichtlich ziemlich bald wird erscheinen können, wird namentlich die Aufgabe zu erfüllen haben, die Kennzeichnung der einzelnen Arten zu prüfen und zu präzisieren, wobei sich herausstellen wird, daß manche Bestimmungen geändert werden müssen. In dieser Beziehung hat sich besonders das als circumtropische Art — aus Westindien, dem Indischen und dem Stillen Ozean — beschriebene *S. cumanense* als interessant und einer sorgfältigeren Prüfung bedürftig erwiesen, die dazu geführt hat, eine ganze Anzahl von Arten oder wenigstens Unterarten innerhalb derselben zu unterscheiden, die bisher nur für bedeutungslose Farbenvarietäten gehalten worden sind. Die Art hat das besondere Interesse aller Sipunculidenforscher seit Keferstein, ihrem Entdecker, hervorgerufen durch ihre Ausstattung mit höchst eigentümlichen, an die Dissepimente der Anneliden erinnernden Scheidewänden des Cöloms ihres Rumpfes, die vorzugsweise in der ventralen Hälfte desselben rechts und links angebrachte, mit ihrem freien Rande nach hinten gekehrte halbmondförmige Membranen sind. Mit eigentlichen Dissepimenten haben sie sicher nichts zu tun. Sie sind keineswegs auf *S. cumanense* beschränkt, sondern kommen auch anderen, ihm sehr nahestehenden Arten zu. Noch weniger bilden eigentümliche, durch ihre besondere Größe sich auszeichnende und durch die sämtlichen Haut- und Muskelschichten hindurch ins Cölom hineinreichende, von Augener als Kefersteinsche Bläschen bezeichnete Hautdrüsen eine Eigentümlichkeit von *S. cumanense*. Solche kommen vielmehr den meisten Arten der Gattung *Siphonosoma*, auch der neuen Gattung *Dolichosiphon* zu. Das gleiche gilt von eigen-

tümlichen vor den Nephridien auftretenden „Zotten", die Selenka als eine Besonderheit von *S. vastus* beschrieben und die später Augener bei *S. australis* gefunden hat. Sie gehören ebenfalls zu den Merkmalen der Gattung *Siphonosoma*.

Diskussion:

Herr Professor Ziegler (Stuttgart) frägt, ob man den Divertikeln des Cöloms, welche in die Muskulatur hineingreifen, eine respiratorische Funktion zuschreiben darf.

Herr Professor Spengel antwortet:

Über die Funktion der Integumentalräume ist z. Z. nichts einigermaßen Sicheres zu sagen. Einiges spricht zwar für eine respiratorische Tätigkeit, womit aber die Bedeutung nicht erschöpft sein dürfte. Die Cöca treten oft in innige Beziehung zu den Drüsen und Sinnesapparate darstellenden Hautkörpern, wohingegen in anderen Fällen solche Beziehungen ganz und gar fehlen, so daß auch darin wohl keine verläßliche Grundlage für die physiologische Deutung gegeben ist.

Herr Dr. O. Steche (Leipzig):

Beobachtungen über Geschlechtsunterschiede der Hämolymphe von Insektenlarven.

Den Ausgangspunkt der Untersuchungen, über die hier kurz berichtet werden soll, bildete eine zufällige Beobachtung. Bei biologisch-chemischen Untersuchungen über Katalase experimentierte ich 1909 auch mit Puppen von *Deilephila euphorbiae*, dem Wolfsmilchschwärmer und stellte dabei fest, daß sich die Geschlechter in auffallender Weise durch die Farbe der Hämolymphe unterscheiden. Während sie beim ♂ wasserklar und farblos ist, hat die des ♀ eine leuchtend grüne Farbe. Als nun durch die Untersuchungen der letzten Jahre, speziell durch die Arbeiten von Meisenheimer, das Problem der sekundären Sexualcharaktere bei den Insekten in den Vordergrund des Interesses gerückt war, habe ich in Gemeinschaft mit Herrn stud. Geyer eine ausführlichere Untersuchung der Lymphe unternommen. Die Experimente sind noch nicht abgeschlossen, lassen aber schon einige allgemeine Folgerungen zu.

Zunächst handelte es sich darum, festzustellen, ob dieser Farbenunterschied bei den Insekten weiter verbreitet sei. Bei

den vorwiegend untersuchten Lepidopteren ergaben sich folgende Verhältnisse:

Tabelle I.

		♂	♀
	I. Sphingidae.		
1.	*Deilephila euphorbiae*, Puppen	farblos	dunkelgrün
2.	*Dilina tiliae*, Raupen nach 3. Häutung	fast farblos	„
3.	*Smerinthus populi*, „ „ 2. „	schwach hellgrün	gelbgrün
4.	„ „ Puppe	fast farblos	leuchtend grün
5.	*Pterogon proserpina*, Puppe	schwach gelb	gelblichgrün
6.	*Smerinthus ocellata*, Raupen n. 2. Häutung	hellgrün	gelbgrün
7.	„ „ Puppe	etwas heller grün als ♀	leuchtend grün
8.	*Sphinx ligustri*, Raupen nach 2. Häutung	hellgrün	gelbgrün
9.	„ „ Puppe	leuchtend grün	leuchtend grün
	II. Bombycidae.		
10.	*Phalera bucephala*, Raupe	hellgelb	grün
11.	*Malacosoma neustria*, Raupen n. 3. Häutung	fast farblos	gelbgrün
12.	„ „ Puppe	farblos	„
13.	*Lymantria monacha*, Raupe n. 3. Häutung	hellgelblich	dunkelgrün
14.	„ „ Puppe	„	rötlich
15.	*Lymantria dispar*, Raupe nach 4. Häutung	schwach gelbgrün	gelbgrün
16.	„ „ Puppe	schwach gelb	rötlich
17.	*Bombyx rubi*, Raupe nach 4. Häutung .	schwach hellgrün	gelbgrün
	III. Noctuae.		
18.	*Mamestra pisi*, Raupe	schwach hellgrün	gelb
19.	*Agrotis segetum*, Raupe	wasserhell	schwach gelb
	IV. Rhopalocera.		
20.	*Pieris brassicae*, Raupe	hellgrün	gelb
21.	„ „ Puppe	„	leuchtend gelb
22.	*Vanessa io*, Raupe	schwach hellgrün	„ „

Man kann danach wohl sagen, daß dieser Farbunterschied unter den Lepidopteren allgemein verbreitet ist, wenn auch seine Intensität in den einzelnen Fällen schwankt. Nur selten, z. B. bei *Sphinx ligustri*, ist es nach der Farbe der Lymphe nicht mit Sicherheit möglich, zu entscheiden, welches Geschlecht man vor sich hat.

Außerhalb der Lepidopteren haben wir bisher nur Stichproben machen können, sind aber dabei anscheinend auf ähnliche Verhältnisse gestoßen.

Von Tenthrediniden haben wir Larven von *Nematus ventricosus* und *Hylotoma rosarum* untersucht. Bei beiden finden sich

Exemplare mit einerseits gelber, andererseits leuchtend grüner Lymphe. Da die Feststellung des Geschlechts hier Schwierigkeiten macht, so können wir darüber noch nichts Bestimmtes sagen, es dürfte sich aber auch hier wohl sicher um einen Geschlechtsunterschied handeln. Das gleiche gilt unter den Coleopteren für *Phytodecta quinquenotata*, eine Chrysomelide, deren Larven teils hellgrünes, teils farbloses Blut haben. Beim Maikäfer *Melolontha vulgaris* haben wir das Geschlecht festgestellt, die Lymphe der ♂ ist wasserhell, die der ♀ schwach hellbraun.

Unter den Orthopteren haben wir dagegen keinen deutlichen Farbunterschied finden können. Untersucht wurden bisher *Gryllus domesticus* und *campestris*, *Meconema varium* und die exotische, vielfach eingeschleppte *Distremena marmorata*. Die Lymphe hat überall einen hellgelben bis bräunlichgelben Farbton, auch bei der leuchtend grünen *Meconema*, ein Geschlechtsunterschied ist nicht festzustellen.

Daß dieser so deutliche Farbenunterschied bei den Lepidopteren den bisherigen Beobachtern entgangen ist, muß merkwürdig erscheinen. Cuénot[1]) hat die Lymphe von zahlreichen Wirbellosen, u. a. auch von Schmetterlingen untersucht und dabei Farbenangaben gemacht. Poulton[2]) hat speziell die grüne Färbung auf ihre chemische Natur geprüft, allerdings bei einem für die sexuelle Differenzierung ungünstigen Objekt, *Smerinthus ocellata*. Er hat gelegentlich Verschiedenheiten bei Untersuchung anderer Arten bemerkt und erörtert sogar die Frage, ob es sich um Geschlechtsunterschiede handle, kommt aber zu keinem Resultate. In neuester Zeit hat Kopeć[3]) Bluttransfusionen von männlichen in weibliche Raupen, u. a. auch von *Lymantria monacha* gemacht und dabei Mengen von $^1/_2$ ccm und mehr verwendet. Trotzdem haben alle diese Autoren keinen Unterschied konstatiert.

Es fragt sich nun, welchen Ursprung die grüne Färbung des ♀ Blutes hat. Eine spektroskopische Untersuchung erwies, daß es sich dabei sicher um ein Chlorophyllderivat handelt, ein Ergebnis, das mit den Anschauungen von Poulton übereinstimmt. Vergleichende Untersuchungen von Chlorophyllextrakten verschiedener

[1]) Cuénot, L, Études sur le sang et les Glandes lymphatiques dans la série animale, II. partie: Invertébrés. Arch. Zool. expér. (2) Tome 9.

[2]) Poulton, E. B., The essential nature of the colouring of phytophagous larvae etc. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 38, 1885.

[3]) Kopeć, St., Unters. über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entw. Mech. 33, 1911.

Art und Hämolymphe machten es sehr wahrscheinlich, daß die Veränderung des Chlorophylls keine sehr weitgehende ist. Das unveränderte Blattchlorophyll gibt im Spektroskop neben einer totalen Absorption im Blau vier charakteristische Streifen, von denen einer im Rot, einer in Orange und zwei im Grün liegen.

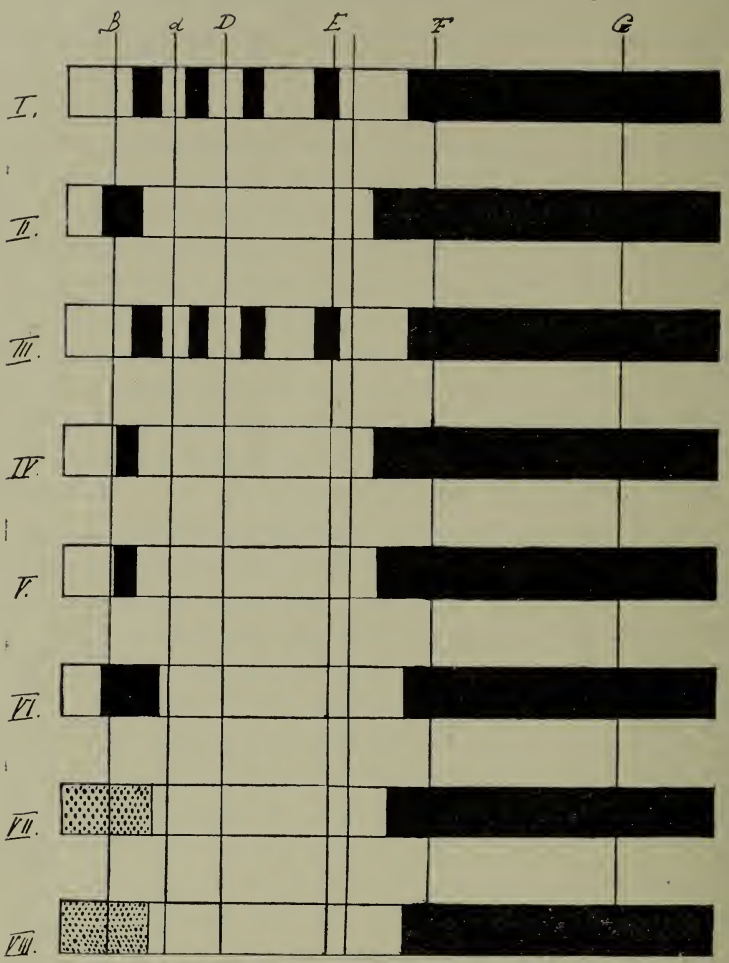
Das gleiche Verhalten zeigt eine Ausschüttelung mit Äther (Tab. II, 1). Dagegen findet man bei einem Extrakt mit verdünntem Alkali oder Kochsalz nur noch den 1. Streifen im Rot und die Absorption im Blau (Tab. II, 2). Genau das gleiche Spektrum zeigen nun auch die Hämolymphen der ♀♀ verschiedener Lepidopteren, wovon Tab. II Fig. 4 u. 6 ein Beispiel gibt. Aus der alkalischen Lösung kann man durch Ausschütteln mit Äther wieder einen Körper gewinnen, der die ursprünglichen vier Streifen zeigt (Tab. II, 3). Bei der physiologischen Kochsalzlösung und der Hämolymphe ist uns das bisher nicht gelungen, es ist aber sehr gut möglich, daß hierbei rein technische Hindernisse vorliegen.

Untersucht man die farblose oder schwach gelbe Lymphe der ♂♂, so findet man darin wieder die totale Absorption im Blau, daneben aber nur eine unscharf begrenzte Trübung im Rot (Tab. II, 7). Dieses Spektrum entspricht, wie Tab. II, Fig. 8, zeigt, ganz dem des Xanthophylls, das ja meist mit dem Chlorophyll zusammen in den Pflanzen vorkommt.

Es liegt nach diesen Befunden der Schluß nahe, daß im weiblichen Organismus das Chlorophyll in wenig modifizierter Form in die Blutbahn gelangt, während es beim ♂ abgebaut wird und nur das Xanthophyll übrig bleibt. Dieser Befund wäre physiologisch insofern interessant, als der unveränderte Durchgang einer so komplizierten und labilen Verbindung, wie das Chlorophyll, durch die Darmwand gerade nach den neueren Anschauungen, wie sie besonders von Abderhalden[1]) vertreten werden, sehr überraschend ist. Natürlich ist der Schluß nicht zwingend, denn man kann auch annehmen, daß das Chlorophyll im Darm erst abgebaut und später synthetisch wieder hergestellt wird. Für sehr wahrscheinlich vermag ich diesen Weg jedoch nicht zu halten, gerade bei einem Körper wie das Chlorophyll, dessen Synthese doch auch in anderen Fällen von enormer Wichtigkeit für den Tierkörper sein müßte. Ich glaube vielmehr, daß hier ein Punkt vorliegt, in dem der Stoff-

[1]) Abderhalden, E., Neuere Anschauungen über den Bau und den Stoffwechsel der Zelle. Berlin 1911. — Schutzfermente des tierischen Organismus. Berlin 1912.

Tabelle II.



		Schichtdicke
I.	Chlorophyll, Ätherextrakt	10 mm
II.	Chlorophyll, NaCl-Extrakt	20 „
III.	Chlorophyllextrakt mit KOH $^1/_1$ n hergestellt, dann mit Äther ausgeschüttelt	10 „
IV.	Hämolymphe von *Sphinx ligustri* ♀, Puppe . . .	20 „
V.	„ „ „ „ ♂, „ . . .	10 „
VI.	„ „ *Deilephila euphorbiae* ♀, Puppe	20 „
VII.	„ „ „ „ ♂, „	40 „
VIII.	Xanthophyll, Atherextrakt	40 „

wechsel der Insekten, wie wahrscheinlich in mancher anderen prinzipiell wichtigen Hinsicht, von dem der Wirbeltiere abweicht.

Für die Verwendung des grünen Farbstoffes ist schon von Poulton eine zum Teil wohl richtige Deutung gegeben worden. Er soll nach ihm einerseits dazu dienen, nackten Raupen mit dünner, ungefärbter Epidermis als Schutzfarbe auf grünen Blättern zu dienen, außerdem soll aber das Chlorophyll in die Eier übergehen und diese, sowie die frisch ausgeschlüpften Larven vor der Nahrungsaufnahme protektiv färben. Unsere Beobachtungen lassen sich insofern gut damit vereinigen, als wir fanden, daß öfters, z. B. bei *Deilephila euphorbiae*, das Blut der ♀ Puppe kurz vor dem Schlüpfen seine grüne Farbe verliert und leuchtend gelb wird. Gleichzeitig bilden sich die grün gefärbten Eier aus. Bei anderen Formen behält jedoch das Blut auch in der Imago seine grüne Farbe bei.

Der für die theoretische Verwertung dieser Farbenunterschiede wichtige Punkt ist folgender. Es muß im Organismus der ♂ und ♀ Larven eine Differenzierung des Stoffwechsels vorliegen, welche diese verschiedenen Färbungen erzeugt. Entweder müssen die Darmzellen verschieden organisiert sein, so daß die des ♀ das Chlorophyll durchlassen, die des ♂ jedoch es abbauen oder es muß in den blutbildenden Organen ein Stoff erzeugt werden, der bei beiden Geschlechtern verschieden ist resp. dem einen fehlt und dadurch die Farbunterschiede veranlaßt. Eine Entscheidung darüber wird sich vielleicht dadurch herbeiführen lassen, daß man Blut zu einer Chlorophyllösung setzt und prüft, ob sie verändert wird. Bei unserem bisherigen Material erlaubte es die Anwesenheit einer die Lösung schwärzenden Tyrosinase dies nicht, wir kennen aber geeignete Objekte und werden an ihnen die entsprechenden Versuche anstellen[1]). Es bestände auch die Möglichkeit, daß dieser Stoff von den Geschlechtsdrüsen geliefert würde. Nach den bisherigen Versuchen über die Beeinflussung der sekundären Sexualcharaktere durch innere Sekretion der primären ist diese Annahme an sich schon recht unwahrscheinlich. Wir haben begonnen, sie experimentell zu prüfen durch Kastration und Transplantation von Geschlechtsdrüsen sowie durch Bluttransfusion. Die bisher erhaltenen Ergebnisse zeigen keinen Einfluß der Geschlechtsdrüsen.

Wenn diese Beeinflussung ausgeschlossen werden kann, so ist die Vorstellung unabweislich, daß die Differenz der Lymphfärbung

[1]) Es handelt sich nach weiteren Versuchen sehr wahrscheinlich um Differenzierung der Darmzellen, da ♂-Blut in vitro die grüne Farbe des ♀-Blutes nicht verändert.

auf sexueller Differenzierung von Zellen beruht, seien es nun Darm- oder Blut- resp. Fettkörperzellen, die man bisher für sexuell völlig indifferent gehalten hat. D. h. es sind bei den Insekten nicht nur die Sexualorgane, sondern alle Körperzellen von vornherein sexuell differenziert.

Diese Tatsache rückt die Befunde bei der Kastration und Transplantation von Geschlechtsdrüsen in ein neues Licht. Ursprünglich war man geneigt, die sekundären Geschlechtscharaktere als durch innere Sekretion der Geschlechtsdrüsen bedingt anzusehen. Diese hauptsächlich durch Versuche an Wirbeltieren gewonnene Auffassung verlor ihre allgemeine Bedeutung, als in einwandfreier Weise gezeigt wurde, daß bei den Insekten eine völlige Unabhängigkeit zwischen beiden Organen besteht[1]). Die Gegensätze beider Auffassungen hat Meisenheimer dadurch zu vereinigen gesucht, daß er der inneren Sekretion nur eine aktivierende Reizwirkung zuschreibt, die speziell bei den periodisch funktionierenden sekundären Sexualorganen wirksam sei und bei Transplantation auch von der entgegengesetzten Geschlechtsdrüse geleistet werden könne[2]). So interessant und in vieler Hinsicht ausreichend auch diese Annahme ist, so läßt sich doch für die Wirbeltiere wohl kaum bestreiten, daß dazu noch ein spezifischer Reiz für die Ausbildung der sekundären Organe des betreffenden Geschlechtes kommt[3]).

Zieht man die sexuelle Differenzierung des ganzen Körpers mit heran, so lassen sich die widerstreitenden Befunde leicht vereinigen. Man braucht nur anzunehmen, daß diese allgemeine Differenzierung in den verschiedenen Gruppen des Tierreichs einen verschieden hohen Grad erreicht hat. Dieser Grad dürfte etwa parallel gehen zur Neigung zum normalen Hermaphroditismus resp. zur strengen Durchführung der Bisexualität. Bei den häufig normal zwittrigen Mollusken z. B. ist diese allgemeine Differenzierung wohl gar nicht oder nur in geringem Maße vorhanden, bei den Insekten dagegen, unter denen wir normale Zwittrigkeit fast gar nicht kennen, kann sie einen sehr hohen Grad erreichen. In diesem Falle wird selbst der spezifische Reiz der Geschlechtsdrüsen nichts an dem fest vorgeschriebenen Ablauf der Entwicklungsvorgänge ändern

[1]) Vgl. vor allem: Meisenheimer, Joh., Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. I. Beitrag. Jena 1909. — Kopeć, St., Unters. üb. Kastration u. Transplantation b. Schmetterlingen. Arch. f. Entw.-Mech. 33.

[2]) Meisenheimer, Joh., Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. II. Beitrag. Jena 1912.

[3]) Vgl. besonders Steinach, E., Zentr. f. Physiol. 25. 1911 u. Pflüger's Arch. 144. 1912.

können, Transplantation wird also wirkungslos sein. Es scheint fast, als ob bei den Insekten auch der trophische Reiz der Geschlechtsorgane ohne große Bedeutung sei, da Kastration offenbar keine wesentlich hemmende Wirkung auf die Entwicklung ausübt, wie aus Meisenheimer's und Kopeć's Versuchen hervorgeht.

Ist die sexuelle Differenzierung des Gesamtkörpers weniger vollkommen, so kann der spezifische Einfluß der Geschlechtsdrüsen immer mehr in den Vordergrund treten und es bietet sich damit die Möglichkeit für alle Übergänge in der Wirkung von Operationen an den Geschlechtsdrüsen. Von einfachen Ausfallserscheinungen infolge Wegfalls des trophischen Reizes bei zu völliger Umprägung der sekundären Sexualcharaktere durch Transplantation der Geschlechtsdrüsen läßt sich eine fortlaufende Reihe aufstellen, deren Stadien wir zum Teil verwirklicht kennen. Dadurch, daß die einzelnen Organe im Grade ihrer sexuellen Bestimmtheit resp. ihrer Empfindlichkeit gegen die spezifischen Sekrete der Geschlechtsdrüsen variieren können, läßt sich jede Kombination einfach begreifen.

Der Höhepunkt der geschlechtlichen Differenzierung wäre der, daß die Organe des anderen Geschlechtes, z. B. die Geschlechtsdrüse, bei Transplantationen nicht mehr die geeigneten Entwicklungsbedingungen fänden. Wie die ausgeführten Versuche lehren, ist bei den Insekten, wenigstens bei den bisher untersuchten Formen, diese Stufe nicht erreicht, ich halte es aber nicht für ausgeschlossen, daß auch solche Fälle zur Beobachtung kommen.

Der Farbenunterschied der Lymphe dient nach dem eben Ausgeführten nur als Indikator für eine allgemeine sexuelle Differenzierung der Körperzellen. Es ist also durchaus wahrscheinlich, daß auch bei den nicht phytophagen Larven der gleiche Unterschied besteht, obwohl er wegen des Mangels an Chlorophyll nicht auf so einfache Weise festzustellen ist. Wir haben daher nach Methoden gesucht, auch auf anderem Wege Differenzierungen nachzuweisen. Es bot sich uns dazu als eventuell geeignet die Präcipitinreaktion des Serums. Injiziert man einem Kaninchen Blut oder Gewebesubstanz einer fremden Tierart, so gewinnt sein Blutserum bekanntlich dadurch die Fähigkeit, bei Vermischung mit Extrakten der gleichen Tierart eine Fällung zu erzeugen, die bei verwandten Formen schwächer ist oder ganz ausbleibt. Enthielt nun in unserem Falle das Blut ♂ und ♀ Raupen differente Stoffe (Eiweißkörper), so konnte möglicherweise in der Fällbarkeit ein Unterschied zwischen beiden Geschlechtern bestehen. Wir haben also Kaninchen mit Lymphe von ♂ Raupen injiziert, fanden aber, daß das gewonnene

Serum mit beiden Geschlechtern gleich reagierte. Das ist nicht verwunderlich. Denn ohne Zweifel enthält die Lymphe eine große Menge Eiweißkörper, die beiden Geschlechtern gemeinsam sind, und daneben nur wenige spezifische. Es ist daher leicht verständlich, daß bei der Präcipitinreaktion die ersteren vorwiegen und eventuelle Unterschiede verdecken. In der Annahme, daß die spezifischen Stoffe in den Geschlechtsdrüsen sich in besonders hoher Konzentration befänden, wofür unter anderem die Versuche von Dunbar[1]) sprechen, prüften wir die Wirkung des durch Injektion ♂ Lymphe gewonnenen Serums auf Extrakte der Geschlechtsdrüsen, aber gleichfalls ohne Erfolg.

Eine Verbesserungsmöglichkeit bot sich noch dadurch, daß man die Extrakte vor der Verwendung mit Adsorbentien, z. B. *Bolus alba* oder Tierkohle, ausschüttelte. Es werden dadurch große Mengen von Eiweißkörpern adsorbiert und, falls die spezifischen sich nicht darunter befinden, bietet sich die Möglichkeit, ihre Wirkung im Extrakt mehr zur Geltung zu bringen. Auch die mit dieser Modifikation angestellten Versuche sind bisher erfolglos geblieben.

Man darf aber aus diesen negativen Befunden meines Erachtens nicht den Schluß ziehen, daß auch tatsächlich keine Unterschiede vorhanden seien. Die Methodik ist nur noch zu unvollkommen, um diese feinen Differenzen nachzuweisen. Es muß serologisch besser geschulten Forschern überlassen bleiben, hier eventuell tiefer einzudringen. Der leicht und regelmäßig zu beobachtende Farbenunterschied der Lymphe bei Lepidopterenlarven verschiedenen Geschlechts läßt sich jedenfalls nicht ohne die Annahme sexueller Differenzierung auch solcher Körperteile erklären, die bisher für sexuell indifferent gehalten wurden, und die aus dieser Tatsache gezogenen Schlüsse haben meines Erachtens einen ziemlich hohen Grad von Wahrscheinlichkeit[2]).

Diskussion:

Herr Prof. Goldschmidt (München); Herr Dr. Pringsheim (Halle); Herr Dr. Steche.

Herr Dr. Steche (Antwort auf Pringsheim und Goldschmidt) dankt Herrn Goldschmidt für sein überaus freundliches Anerbieten von Kreuzungsmaterial und erwidert Herrn Pringsheim, daß ihm die

[1]) Dunbar, W. P., Über das serobiologische Verhalten der Geschlechtszellen. Zeitschr. f. Immunitätsforschung u. exper. Therapie, IV, 1910.

[2]) Inzwischen glauben wir auf einem anderen Wege tatsächlich einen Unterschied der Eiweißkörper in der Hämolymphe von ♂ und ♀ bei Lepidopteren und auch bei anderen Insektengruppen festgestellt zu haben.

Extrahierbarkeit des Chlorophylls mit Kochsalzlösung selber sehr überraschend war und er nicht entscheiden will, ob es sich um eine echte Lösung oder Aufschwemmung handelt. — Bezüglich des Durchganges durch den Darm läßt sich der Abbau des Chlorophylls keineswegs ausschließen, erscheint ihm aber wenig wahrscheinlich.

Herr Dr. P. Schulze (Berlin) bemerkt, daß schon 1890 Buckell (The Entomologist's Record I) den Unterschied in der Hämolymphe der Geschlechter bei *Biston hirtaria* festgestellt habe. — Bei den Chrysomeliden, insbesondere bei *Melasoma vigintipunctatum*, wandern nach seinen noch nicht ganz abgeschlossenen Untersuchungen nach dem Abwerfen der Puppenhülle freie Zellen in den Raum zwischen den beiden Lamellen der Flügeldecken ein, teilen sich sehr lebhaft und bilden schließlich ein Gewebe, in dem ein Carotin gespeichert wird. Letzteres wird zur Zeit der Fortpflanzung resorbiert, was äußerlich durch ein Abblassen der Färbung in die Erscheinung tritt. Ähnlich liegen die Verhältnisse während der Winterruhe, was man z. B. auch bei manchen Coccinelliden leicht konstatieren kann. Wahrscheinlich sei bei den Lepidopteren das Chlorophyll ebenfalls an Zellen gebunden und diene möglicherweise auch hier als Reservestoff.

Herr Dr. Steche erwidert Herrn Dr. Schulze, daß ähnliche Reservestoffablagerungen wahrscheinlich auch in den Flügeln der *Chrysopa*-Arten vorkommen, die im Herbst grüne Adern haben, im Laufe des Winters aber gelb bis farblos werden. Über die histologischen Verhältnisse im Lepidopterenblut, speziell über die Bindung des Chlorophylls an Zellen hat er noch keine Untersuchungen angestellt.

Herr Dr. Hanitzsch (Leipzig):

Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen.

(Ein Beitrag zur Kenntnis der Phylogenie der Medusen und der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Klasse der Coelenteraten.)

I. Zur Phylogenie der Hydromedusen.

Meine Herren! Bei meinen Studien des komplizierten mit Wirtswechsel verknüpften Generationswechsels der *Cunina parasitica* Metschnikoff bin ich auf Verhältnisse gestoßen, die mir ein allgemeineres Interesse zu beanspruchen scheinen, und die ich Ihnen daher hier einmal vortragen möchte.

Da eine eingehende Untersuchung dieser Verhältnisse demnächst erscheinen wird, kann ich mich jetzt darauf beschränken, die uns

hier interessierenden Kapitel aus dem Lebensgange der *Cunina parasitica* herauszugreifen, und möchte im Anschluß daran einige theoretische Vorstellungen, welche das Studium der genannten Verhältnisse in mir entwickelte, zur Diskussion stellen.

Der Speziesname *Cunina parasitica* findet ausschließlich Anwendung auf die bekannten Knospenähren im Magen der Geryoniden und die von ihnen geknospten Medusen. In neuerer Zeit hat sich jedoch herausgestellt, daß diese mindestens zwei Spezies angehören, von denen die eine bestimmt *Cunina proboscidea* Metschnikoff ist, während die andere der amerikanischen Form, der *Cunoctantha octonaria* Mc Crady ziemlich nahestehen dürfte.

Mit Rücksicht darauf, daß also der Generationswechsel und die systematische Stellung dieser zweiten Form noch zu wenig aufgeklärt ist, mag es angezeigt erscheinen, den Namen *Cunina parasitica* vorläufig noch beizubehalten.

Ich schlage vor, die beiden Spezies als *Cunina parasitica* I und II, dementsprechend die Knospenähren, welche sie aufammen (Fig. 3 und 11), als Knospenähren vom Typus I und II zu unterscheiden, wobei ich vorausschicken muß, daß die *Cunina parasitica* I eine Generation der *Cunina proboscidea* repräsentiert.

Ihren Generationswechsel, der am genauesten bekannt geworden ist, wollen wir jetzt etwas näher betrachten.

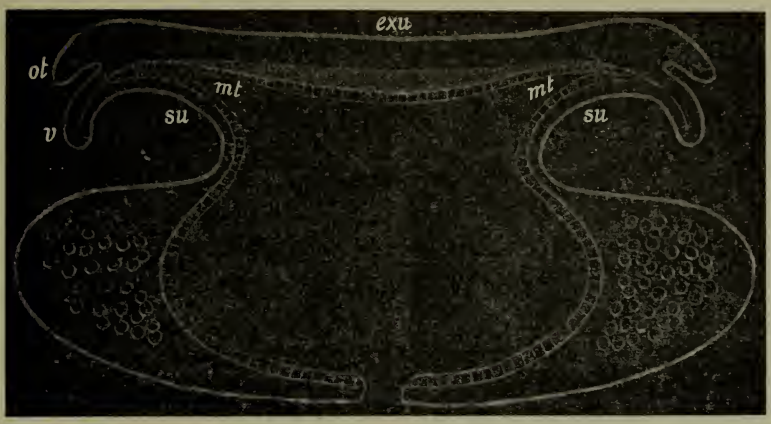
Wir haben zunächst eine wohlausgebildete *Cunina* der ersten Generation (Fig. 1), deren befruchtete Eier (Stschelkanowzew, Die

Figur 1.
Meduse der 1. Generation der *C. proboscidea* (nach Stschelkanowzew 1906).

Entwicklung der *Cunina proboscidea* Metschnikoff. Mitt. Stat. Neapel 1906) aus der ursprünglichen Lagerstätte, dem Ektoderm, ins Entoderm der gastrokanalen Räume hinüberwandern und sich dort zu einer zweiten abweichend gebauten, der ersten ganz un-

ähnlichen Generation entwickeln, die ebenfalls geschlechtsreif wird (Fig. 2).

Ihre Geschlechtsprodukte gelangen auf noch nicht ganz geklärte Weise in die Gewebe einer anderen Trachomeduse der Hochsee, der *Geryonia* oder der *Carmarina hastata* Häckel des alten Systems,



Figur 2.

Medianschnitt durch eine Meduse der 2. Generation der *C. proboscidea*.
exu Exumbrella, *su* Subumbrella, *ot* Gehörkölbchen, *v* Velum, *mt* Anlage der Magentaschen.

entwickeln sich dort zu parasitischen Larven, die schließlich im Magenraum des Wirtstieres zu Knospenähren (Fig. 3) auswachsen. Diese knospen die Individuen der ersten Generation.

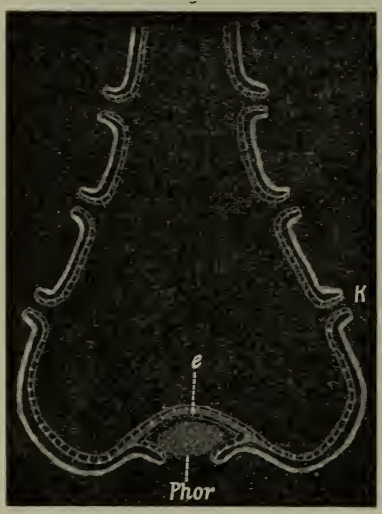
Den Generationszyklus der *Cunina proboscidea* Metschnikoff habe ich graphisch in Fig. 4 illustriert.

Die ersten Entwicklungsvorgänge der zweiten Generation sind bekanntlich von Metschnikoff (Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886) als Sporogonie gedeutet worden. Der zweite Bearbeiter dieser Verhältnisse, Stschelkanowzew (1906), hat dagegen in ihnen die Entwicklung eines befruchteten Eies zu erkennen geglaubt, während ich eine vermittelnde Stellung zwischen beiden Ansichten eingenommen habe (Der Entwicklungskreislauf der *Cunina parasitica* Metschnikoff. Mitt. Stat. Neapel 1911).

Von höherem Interesse als die ersten Entwicklungsstadien sind für unser Thema die gastrulaeähnlichen Larven dieser Generation (Fig. 5). Ihr Ektoderm ist anfänglich einschichtig, wird aber bald mehrschichtig und läßt dann eine Außenschicht von einer Innenschicht embryonaler Zellen, deren Kerne in reger Vermehrung begriffen sind, unterscheiden.

Wir wollen die letzteren Zellen, aus denen sich in der Folge Geschlecht, Nessel- und Ganglienzellen differenzieren, als interstitielle Zellen bezeichnen.

Schon frühzeitig legen sich auf der Rückenfläche unserer Larven die ersten beiden larvalen Tentakel an, die einander opponiert und aboralwärts leicht gekrümmt sind[1]). Zwischen ihnen entwickelt sich eine rein ektodermale Wucherung von keulenförmiger Gestalt (Fig. 5 st), die mit dem von Metschnikoff (Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886) bei denselben Larven beobachteten Stolo identisch sein dürfte.



Figur 3.

Cuninen-Knospenähre vom Typus I (*Cunina parasitica I*).

K Knospen, *e* Lamelle, welche die entartete Phorocyte (Bewegungszelle der Knospenähre) von dem Entoderm des Gastralraums scheidet, *Phor* Phorocyte.

Metschnikoff's Angabe, daß der Stolo von beiden Keimblättern gebildet werde, dürfte auf einen Beobachtungsfehler zurückzuführen sein. Tatsächlich nimmt das Entoderm keinen Anteil an der Entwicklung des Stolo.

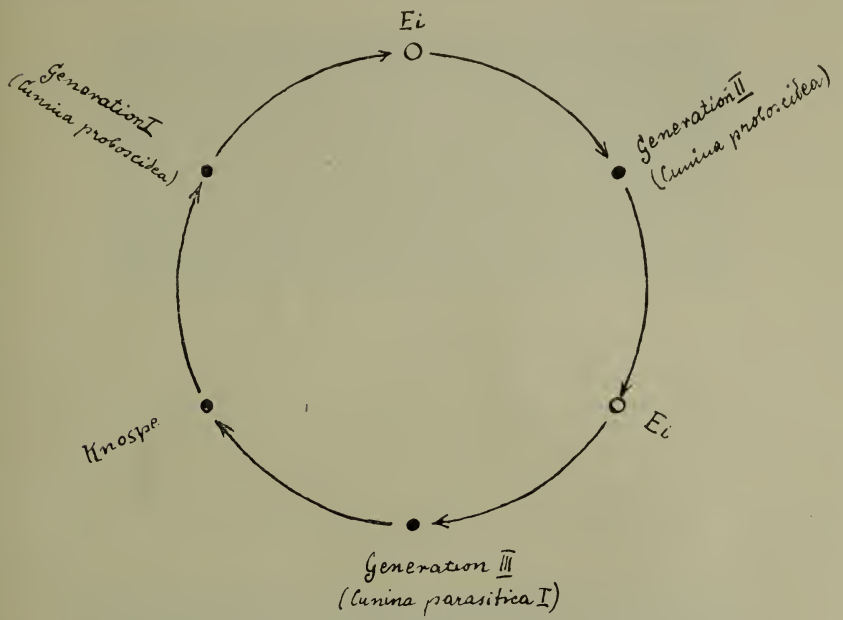
Während die larvalen Tentakel, wie schon das Beiwort andeutet, vergänglicher Natur sind, erweist sich die stolonenähnliche Wucherung für die Larve als ein Gebilde von höchster Bedeutung. Diese Wucherung nimmt zunächst eine kurze gedrungene Gestalt an und erscheint in der Folge in einer kreisförmigen Einsenkung[2]) der Rückenfläche. An ihrem distalen Ende beginnt sich das Epithel drüsig zu differenzieren, wie wir dies bei zahlreichen Hydroidenlarven kurz vor ihrer Festsetzung (sei es an einer festen Unterlage, sei es zwecks Anheftung an der Wasseroberfläche) beobachten können.

---

[1]) Nie mehr als zwei Tentakel beobachtet, während Metschnikoff und Stschelkanowzew verfolgt haben wollen, wie sich vier Tentakel anlegen. Wahrscheinlich liegt eine Verwechslung mit den noch zu besprechenden definitiven Tentakeln vor, da — wie meine neueste Untersuchung dieser Verhältnisse zeigt — den genannten Forschern unmöglich eine lückenlose Entwicklungsreihe zur Verfügung gestanden haben kann.

[2]) Diese Einsenkung kommt dadurch zustande, daß sich die interstitiellen Zellen im Umkreis des Stolo stark vermehrt haben.

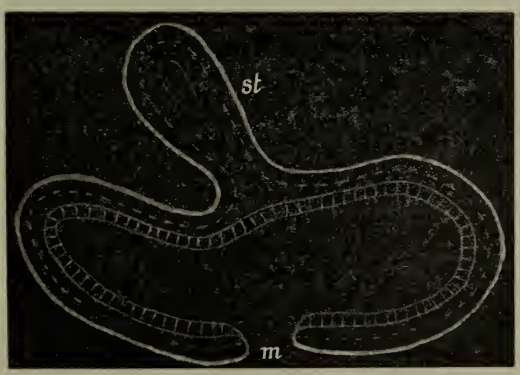
Die Ähnlichkeit wird noch dadurch erhöht, daß bei unserer Larve die apikale Drüse durch eine chitinartige Lamelle von ihrer Umgebung abgegrenzt erscheint (Fig. 6).



Figur 4.

Graphische Darstellung des Generationswechsels der *Cunina proboscidea* Metschnikoff.

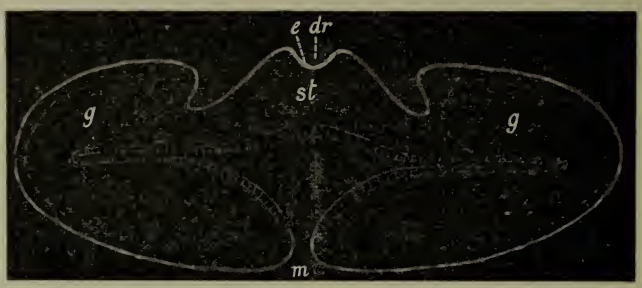
Alle diese Merkmale weisen darauf hin, daß wir in dem Stolo unserer Larven funktionell nichts weiter als einen Haftapparat zu sehen haben. Die fernere Umbildung dieses Haftapparates ist



Figur 5.

Larve der 2. Generation der *C. proborcidea* mit einer aboralen stoloähnlichen Ektodermwucherung (*st*). — Ektoderm mehrschichtig. (Durch eine gerissene Linie wird die Grenze zwischen beiden Schichten angedeutet), *m* Mund der Larve.

theoretisch von höchstem Interesse, da er nämlich ausschließlich das Material zur Bildung der Rückenscheibe, d. h. des Schirms der jungen solmaridenähnlichen Narcomeduse (Fig. 2) liefert.

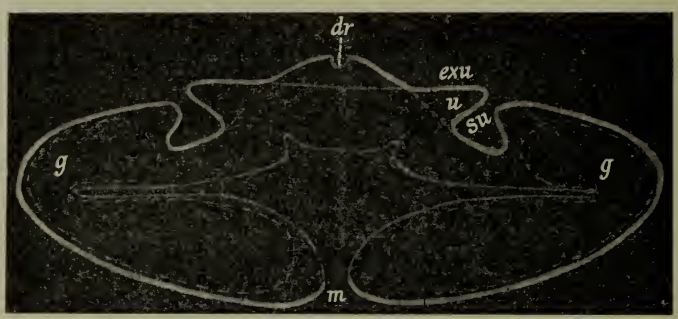


Figur 6.

Larve der 2. Generation der *C. proboscidea.*

st stolonenähnliche, aborale Ektodermwucherung mit der apikalen Drüse (*dr*), *l* chitinartige Lamelle, welche die Drüse (*dr*) abgrenzt, *g* Anlage der Genitalien, *m* Mund der Larve.

Der Medusenschirm legt sich bei unseren Larven als eine ringförmige äquatoriale Auftreibung der aboralen Ektodermwucherung an (Fig. 7 a, b).



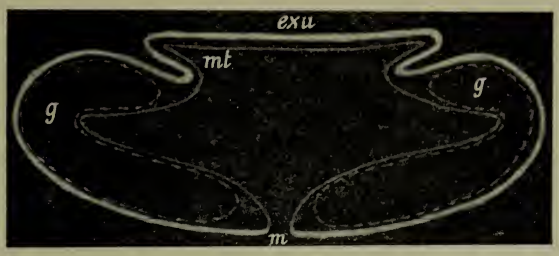
Figur 7 a.

Entwicklungsstadium der 2. Generation der *C. proboscidea.*

g Geschlechtsanlagen, *m* Mund der Larve, *dr* apikale Drüse der aboralen Ektodermwucherung, *u* Anlage des Schirms (ringförmige äquatoriale Vortreibung der aboralen Ektodermwucherung), *exu* die künftige Exembrella, *su* die künftige Subumbrella.

Hierdurch werden zwei Abschnitte an der Ektodermwucherung abgegrenzt: ein oberer, der offenbar dem Untergang geweiht ist, von dem unteren, der durch allmähliche Umbildung zur Rückenscheibe wird. Indem sich das Entoderm der Rückenfläche in die Schirmwucherung vorzustülpen beginnt, wird die Vaskularisierung des Schirms angebahnt.

An seinem Umkreis gelangen sekundär Velum, definitive Tentakel und Gehörkölbchen zur Ausbildung (Fig. 2). Die Art und Weise, wie diese sich anlegen, ist bereits von Metschnikoff



Figur 7b.
Entwicklungsstadium der 2. Generation der *C. proboscidea*.
g Geschlechtsanlagen, *m* Mund der Larve, *mt* Anlage der Magentaschen, *exu* Exumbrella.

(l. c. 1886) und Stschelkanowzew (l. c. 1906) zutreffend beschrieben worden, und ich verweise daher die Interessenten auf die zitierten Darstellungen.

Die Geschlechtszellen dieser zweiten Generation finden sich dann in den Geweben der großen *Geryonia* wieder, wo sie von Woltereck (l. c. 1905, S. 116—118) entdeckt und zuletzt an dieser Stelle demonstriert worden sind.

„Es zeigte sich folgendes: In der Gallerte einer jungen *Carmarina* fanden sich in Mengen amöboide Zellen, teils mit einem, teils mit zwei, drei und mehr Kernen. Bei dreikernigen Stadien kann man den großen blasigen Kern der Amöboidzelle (Phorocyte) von den kleineren, in ihr enthaltenen Kernen der Larve deutlich unterscheiden. Bei vier Larvenkernen kann man auch die Abgrenzung der einzelnen Zellen in der großen Zelle unterscheiden. Der Keim befreit sich meist schon jetzt mit der äußeren wimpernden Fläche aus dem umhüllenden Plasma und sitzt nunmehr der Amöboidzelle wie die Schale der Schnecke auf.“ (Woltereck, l. c. Fig. 13, S. 116.)

Figur 8.
Gastrula-ähnliche Larve der *C. parasitica I* (3. Generation der *C. proboscidea*) mit der Phorocyte (*Phor*).

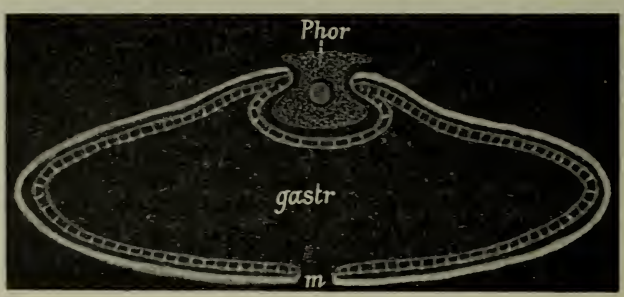
Die Zellen des bisher einschichtigen Keims beginnen sich jetzt tangential zu teilen. So entsteht die innere oder untere Zellenschicht oder das Entoderm. Die Larve hat nunmehr eine oberflächliche Ähnlichkeit mit einer *Gastrula* (Fig. 8), und ist fälschlich

als solche angesehen worden, wiewohl sich schon Metschnikoff (1881, Vergleichende embryologische Studien. Zeit. Wiss. Zool. Bd. 36, S. 441) gegen diese Deutung gewandt hat. Der die große Amöboidzelle umschließende Hohlraum, auf dessen Bedeutung ich noch

Figur 9.
Larve der *C. parasitica I* (3. Generation der *C. proboscidea.*)
gastr Gastralhöhle mit der 1. Öffnung *m*, *Phor* Phorocyte.

zurückkommen werde, entspricht jedenfalls nicht der Gastralhöhle. Diese entsteht vielmehr als Spaltraum in der entodermalen Partie der Larve.

Die Gastralhöhle erweitert sich allmählich und es ist nun für die Larven der *Cunina parasitica I* (*Cunina proboscidea*-Enkel-



Figur 10.
Larve der *C. parasitica II*. Bezeichnungen wie in Fig. 9.

generation) charakteristisch, daß sich die untere Wand der Gastralhöhle, durch welche die letztere von der kolossalen Bewegungszelle (Phorocyte) getrennt erscheint, etwas oberhalb der schlitzförmigen Durchgangsöffnung der Phorocyten-Pseudopodien an der Larvenwand inseriert (Fig. 9), während bei der *Cunina parasitica II* die Spaltung des Entoderms in zwei Schichten in ganzer Ausdehnung erfolgt (Fig. 10).

Besonders deutlich kann man diesen trotz aller Geringfügigkeit prinzipiellen Gegensatz an älteren Larven der beiden Spezies verfolgen.

„Schon sehr früh erfolgt die Proliferation der auf ihrer Phorocyte ziemlich lebhaft herumkriechenden Larve. In ihrer Mitte zeigen sich eine oder mehrere lebhaft wimpernde Öffnungen, die zu kleinen Schornsteinen auswachsen und die ersten Knospen darstellen." (Woltereck, 1905, l. c. S. 110; vgl. auch Chuns: Schemata in Bronn, Coelenterata). Ihre Anlage scheint sich gesetzmäßig zu vollziehen (Hanitzsch 1911, l. c. S. 235/236). Die Proliferation schreitet distal-proximalwärts fort; dies wird dadurch ermöglicht, daß sich der Larvenkörper in die Länge streckt.

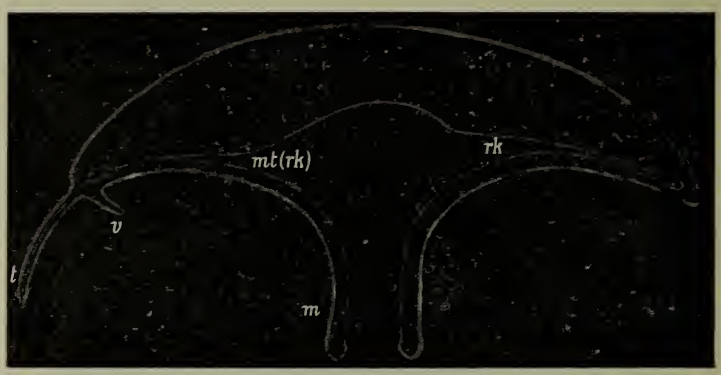
Dies wäre in großen Zügen die Entstehung der Cuninen-Knospenähren vom Typus I und II. Ihr proximaler, die Phorocyte

Figur 11.
Larve der *C. parasitica II* (Knospenähre vom Typus II).

bergender Abschnitt erfährt noch verschiedene Veränderungen, die zum Teil der Entartung dieser Riesenzelle parallel laufen, sicherlich im letzten Grunde durch dieselbe bedingt sind. Im Rahmen dieses Vortrags sind sie von untergeordnetem Interesse. Ich begnüge mich daher mit einem Hinweis auf die Skizzen (Fig. 3 und 11) und auf meine Arbeiten (1911 und 1912).

Hier habe ich nur die postembryonale Entwicklung der zweiten und dritten Generation der *Cunina proboscidea* als die theoretisch interessantesten Kapitel aus dem Lebensgange dieser Spezies herausgegriffen. Sie scheinen mir, sowohl einzeln für sich als auch vergleichsweise betrachtet, beachtenswert.

Die Figuren 6, 7a, b und 2 illustrieren uns die Entwicklung einer zwar primitiven, immerhin aber typischen Meduse (man vgl. z. B. Fig. 2 und 12) aus dem Ei über ein deutlich polypoides Entwicklungsstadium (Fig. 6a) hinweg und es ist natürlich sehr verführerisch, die Erfahrungstatsachen, die uns diese Entwicklung an die Hand gibt, zu generalisieren, d. h. für die phylogenetische Betrachtung der Medusen überhaupt nutzbar zu machen. Ob dies zulässig ist, hängt ganz davon ab, inwieweit man den Prozeß der sogenannten „inneren Knospung", dem die zweite Generation ihre Entstehung verdankt, als eine parasitische Erscheinung ansehen will. Da die Entscheidung dieser Frage von prinzipieller Bedeutung ist, möchte ich ein wenig dabei verweilen.



Figur 12.

Schematischer Längsschnitt durch eine Hydromeduse mit den Geschlechtsanlagen am Manubrium (*m*), *mt(rk)* Magentaschen (Radiärkanal), *v* Velum, *t* Tentakel.

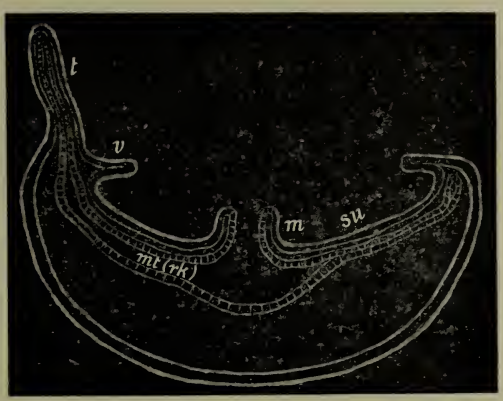
Zweifellos spricht die Entwicklung von Lokomotions- und Sinnesorganen bei der zweiten Generation dafür, daß wenigstens ein Teil ihrer Entwicklung erst sekundär in den Gastralraum der Mutter verlegt worden ist. Trotzdem läßt sich die Möglichkeit nicht ohne weiteres von der Hand weisen, daß unsere zweite Generation in Gestalt und Entwicklung manche ursprünglichen Charaktere bewahrt hat. Denn diese Erscheinung steht in der Natur keineswegs vereinzelt da. Ich erinnere Sie z. B. an die Dicyemiden, durchgängig parasitäre Formen, die nach allem, was über ihre Entwicklung bekannt geworden ist, nicht als rückgebildet, sondern vielmehr als ein ursprünglicher Typus, d. h. also als wirkliche Mesozoen aufzufassen sind (Hartmann, Unters. über den Generationswechsel der Dicyemiden in Mém. Akad. Sc. Belg. Tome I u. a.).

Auch die Peripatusentwicklung, die sich gänzlich im Uterus des Muttertieres abspielt, wird ja bekanntlich entwicklungsgeschichtlich verwertet, um die Myriopoden und Insekten direkt von Anneliden

Figur 13.
Schematischer Längsschnitt durch einen Polypen.
m Mund, *t* Tentakel (nach R. Hertwig, Lehrbuch d. Zool.).

abzuleiten (cf. z. B. die Anlage der Mesodermstreifen und der Nephridien).

Mit Bezug auf die zitierte Praxis dürfte mindestens der Versuch eine gewisse Berechtigung für sich in Anspruch nehmen, die Frage zu diskutieren, ob die Entwicklung einer typischen Meduse



Figur 14.
Schematischer Längsschnitt durch eine Meduse.
mt(rk) Magentaschen (Radiärkanal), *m* Manubrium, *su* Subumbrella, *v* Velum, *t* Tentakel (nach R. Hertwig, Lehrbuch d. Zoologie).

aus dem Ei, wie sie bei der zweiten Generation der *Cunina proboscidea* zutage tritt, nicht geeignet ist, uns dem Verständnis der Medusenorganisation ein Stück näher zu bringen, als dies in der bekannten Weise möglich ist. Ein Blick auf die Figuren 6, 7a, 7b und 2 lehrt zunächst, daß die Daten der Entwicklungsgeschichte in diesem Falle keine Stütze für jene klassische Ableitung des Hydromeduse aus dem Hydropolypen bieten, welche von Leuckart (Über den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinungen der Arbeitsteilung in der Natur. Gießen 1851) vorbereitet, von Allman[1]), Claus[2]), Hertwig[3]) hauptsächlich auf Grund des Vergleiches zwischen fertigen Formen fortgesetzt und erweitert wurde. Diese Autoren erblicken in der Verkürzung der Längsachse des Polypen und in der starken Entwicklung der Gallerte die Hauptmomente für die augenfälligen Veränderungen seines ursprünglichen Habitus (Fig. 13 und 14).

Diese Ableitung zwingt uns, in den verschiedenen Abschnitten des Gastrovaskularsystems (Magen, Ringkanal, Radiärkanäle) der Hydromeduse „die Reste des Hydroidmagens zu sehen, dessen Hohlraum unter dem Druck der Gallerte in den dazwischen gelegenen Partien obliterierte, die Entodermlamelle hinterlassend“ (cf. Hertwig, Lehrb. d. Zoologie, 7. Aufl. S. 203).

Der Mund des Polypen wäre dem Mund der Meduse, die bei vielen Hydropolypen vorhandene peristomale Konkavität mit der Glockenhöhle, endlich der Mundkegel des Hydropolypen mit dem Manubrium zu homologisieren.

Wenn wir nun einmal zum Vergleich die Verhältnisse bei unserer *Cunina proboscidea* heranziehen — ich betone wiederholt, daß dies nur ein Versuch sein soll —, so sehen wir, daß keineswegs die Medusenglocke durch Abflachung des aboralen Abschnitts des Hydropolypen entsteht, sondern vielmehr als eine Differenzierung der Haftscheibe der letzteren. Hieraus folgt, daß das Manubrium dem Hydropolypen als solchen entsprechen würde.

Ferner wären die verschiedenen Abschnitte des Gastrovaskularsystems der Hydromeduse nicht als die Reste, sondern vielmehr als Auswüchse des Hydroidmagens zu deuten. Endlich würden die

---

[1]) G. J. Allmann, A monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. Ray Society 1871—72.

[2]) C. Claus, Über *Halistemma tergestinum* n. sp. nebst Bemerkungen über den feineren Bau der *Physophoriden*. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. I, 1878.

[3]) O. u. R. Hertwig, Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena 1878.

Tentakel der Hydromeduse wie überhaupt die randständigen Spezialorgane ihres Schirms kein Homologon in etwaigen ähnlichen Bildungen des Hydropolypen finden, sondern als eine Konvergenz aufzufassen sein.

Trotz der genannten Verschiedenheiten haben die beiden vorgetragenen Theorien miteinander gemeinsam, daß sie auf eine polypoide Ahnenform rekurrieren und daß sie die Entwicklung der Urcraspedoten aus dem Ei über den Hydropolypen hinweg als eine Metamorphose auffassen, bei welcher der Mund des Polypen zum Mund der Meduse wird.

Bekanntlich entsteht nun normalerweise eine Hydromeduse nie aus dem Ei, sondern stets aus einer lateralen Knospe unter Vermittlung eines Glockenkerns, dessen Wand zur Subumbrella wird, d. h. an die Stelle, wo sonst die Mundöffnung der polypoiden Knospe zum Durchbruch gelangt, kommt die Glockenöffnung zu liegen und erst sekundär tritt am Boden der Glockenhöhle die Manubriumerhebung mit der Mundöffnung auf. Das sind zweifellos sehr abgeleitete Verhältnisse, die uns die hypogenetisch entstandenen Urcraspedoten (von denen sich mindestens die Tracho-Narcomedusen ableiten dürften) und die ausschließlich metagenetisch entstehenden Glockenkernmedusen als die Endpunkte zweier verschiedener Entwicklungsreihen, die sich frühzeitig getrennt haben müssen, erscheinen lassen.

Damit hätten wir eine doppelte Fragestellung: Unter welchen Voraussetzungen war die Metamorphose Polyp-Meduse möglich? und welche Umstände gaben den Anstoß zu der Entwicklung der Glockenkernmedusen?

Die Hertwig'sche Theorie legt sich meiner Ansicht nach zu sehr auf die Sessilität der Ausgangsform (des Hydropolypen) fest und ist — um die Entwicklung der frei schwimmenden Urmeduse zu verständlichen — gezwungen, eine Reihe von Voraussetzungen zu machen, die für meine Auffassung, nach welcher der Medusenschirm ein Gebilde *sui generis* ist (hervorgegangen aus der Haftscheide des Polypen) entbehrlich sind.

Zunächst wäre zu erwägen, wie überhaupt eine Differenzierung der Haftscheibe des Polypen möglich gewesen sein könnte. Einen Fingerzeig in dieser Hinsicht hat uns Woltereck (Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren. Verh. D. Z. G. 15. Vers. 1905) vor einigen Jahren an dieser Stelle gegeben, in dem er nachwies, daß sich die drei pelagischen Primärzoidtypen Narcomeduse, Ctenophore, Siphonophore zwanglos von sehr primitiven Urcoelenteraten, simplen zweischichtigen, aber bereits zwei-

polig differenzierten (in Mundpol und Haftpol) Säckchen, die er Bipolarien genannt hat, ableiten lassen. Im Anschluß daran hat Woltereck auf ungemein verführerische Beziehungsmöglichkeiten zwischen den Haftscheiben aller Polypenlarven und der Wimperplatte der Narcomedusen, Ctenophoren, eventuell auch Trochophoren, sowie den aktiven und passiven Schwimmorganen des Siphonophorenpoles (Schwimmglocke, Gasflasche, Luftflasche) hingewiesen. Woltereck betont, daß die Bedingung für diese Differenzierungen die Beibehaltung der pelagischen Lebensweise der Ausgangsform, d. h. der Bipolaria war.

Ich bitte nun einmal zu überlegen, ob sich die Entwicklung des Schirms bei den Urcraspedoten nicht unter denselben Voraussetzungen verstehen ließe.

Wenn der Schirm der Urcraspedoten tatsächlich eine den genannten aboralen Differenzierungen der Bipolarien gleichwertige Bildung darstellt, so würde — da man die Ausgangsform der sessilen Hydropolypen in sehr einfachen pelagischen Urpolypen zu suchen hat — mindestens der Umweg, den die Hertwig'sche Ableitung der hypogenetisch entstandenen Urhydromedusen von „sessilen" Hydropolypen macht, vermieden und als eine unnötige Komplikation erscheinen.

Es darf nicht vergessen werden, daß der Hertwig'schen Theorie in diesem Punkte bereits einmal von W. K. Brooks (The Life History of the Hydromedusae. A discussion of the Origin of the Medusae and the Significance of Metagenesis. Mem. Boston. Soc. Nat. Hist. Vol. 3, 1886) und C. Vogt (Sur un nouveau genre de médusaire sessile, Lipkea Ruspoliana C. V. Genève. Mém. Inst. Nat. Genevois. Tome 17, 1887) widersprochen worden ist. Diese Autoren gehen von einer pelagischen medusoiden Stammform aus, deren ebenfalls ursprünglich pelagisch lebende Larven sekundär die festsitzende Lebensweise und die Fortpflanzung durch Knospung oder Teilung erworben haben. Wiewohl ich mich mit der Begründung dieser Theorie im einzelnen nicht zu befreunden vermag, scheint mir der Grundgedanke, an Stelle der sessilen eine pelagische Ausgangsform zu setzen, sehr fruchtbar zu sein. Denn dafür sprechen verschiedene Gründe:

1. Die Leichtigkeit, die Umbildung einer frei schwimmenden Coelenteraten-Urform zu einem so pelagischen Geschöpf, wie es die Meduse ist, biologisch zu verstehen, nämlich als einen Ausdruck der Steigerung der angeborenen Fähigkeit zum Schweben im Wasser und des allmählichen Übergangs zur freien Beweglichkeit. (Dazu

kommt noch, daß die pelagischen Formen, die durch eine gewisse Labilität ausgezeichnet zu sein pflegen zu einer solchen Entwicklung eher prädestiniert erscheinen als die festsitzenden.)

2. Die Möglichkeit von dem „Bedürfnis der Polypengeneration, zwecks Erhaltung und Disseminierung der Art geschlechtlich differenzierte Ausbreitungsindividuen zu erzeugen", welches nach Hertwig ein ausschlaggebendes Moment für die Entwicklung der Medusen gewesen sein soll, vollkommen absehen zu können (wenigstens was die Entstehung der Urcraspedoten anbelangt). — Im Gegenteil würde sich — bei angenommener geschlechtlicher Differenzierung der pelagischen Ausgangsform — die Entwicklung des Schirms erst recht leicht begreifen lassen, nämlich als Unterstützung des (durch die Anhäufung der Geschlechtsprodukte) nach dem oralen Pol verlegten Schwerpunktes.

Dieser Punkt gewinnt dadurch eine besondere Beweiskraft, daß wir eine Konvergenzerscheinung noch heutzutage beobachten können in der Entwicklung des primären fallschirmartigen Deckstückes bei den typischen Pneumatophoridenlarven.

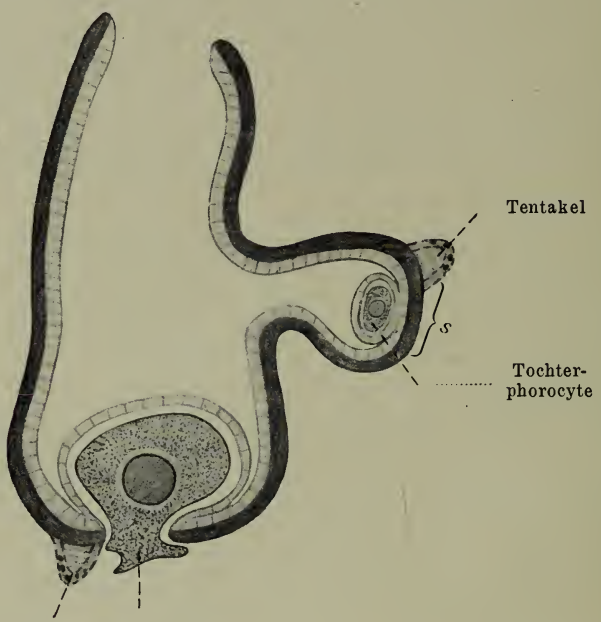
Während ich mich also in dieser Beziehung von der älteren Auffassung entferne, nähere ich mich ihr insofern wieder, als ich die phyletische Entwicklung der Glockenkernmedusen auf festsitzende Urpolypen zurückführe. Hierzu benötige ich nur die einzige Annahme, daß ein Teil der Bipolarien die pelagische Lebensweise aufgab und sich mit derselben Haftscheibe, die sich bei ihren pelagisch bleibenden Verwandten zum Schirm differenzierte, festsetzten. Die konsequente Verfolgung dieses Standpunktes führt, wie leicht ersichtlich, dazu, dem festsitzenden Urpolypen die Fähigkeit zur Metamorphose in dem angedeuteten Sinne abzusprechen. Damit hätten wir den inneren Grund dafür gefunden, warum ein neuer Modus der Medusenentwicklung geschaffen werden mußte, der auf dem Wege der Teilung oder Knospung (welche Fähigkeit auch die allereinfachsten Urpolypen gehabt haben müssen) zu den Glockenkernmedusen hinüberführt.

Man könnte nun zum mindesten erwarten, daß dieser hypothetische Modus der Glockenkernmedusen-Entwicklung an dieselbe embryonale Anlage angeknüpft hat, welche das Material zur Bildung des Schirms der hypogenetisch entstandenen Urmedusen geliefert hat.

Es darf nicht vergessen werden, hier einzuschalten, daß wir in dieser Hinsicht gewisse Vorläufer in denjenigen Forschern haben, die die Entstehung der Glockenkernmedusen auf Haft- und

Flaschenorgane uralter Polypenplanulae, d. h. also auf Umbildungen der massiven Polplatte der Urpolypen zum Zweck der Festsetzung, zurückführen.

Wiewohl ich die Schwierigkeiten, die dieser Auffassung entgegenstehen, keineswegs verkenne, möchte ich einmal von diesem Gesichtspunkt aus an der Hand meiner Präparate und unter Berücksichtigung der Ergebnisse der modernen Experimentalbiologie



Figur 15.

Längsschnitt durch eine inäqual und unvollständig geteilte *Cunina parasitica* (II) Larve. *s* künftige Durchgangsöffnung der Tochterphorocyte.

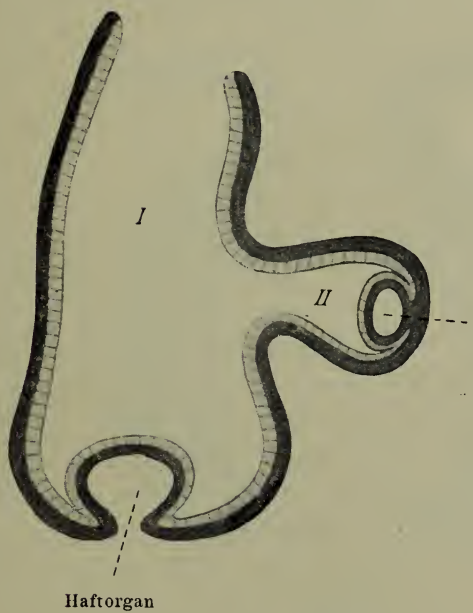
in großen Zügen skizzieren, wie ich mir den stammesgeschichtlichen Werdegang der Glockenkernknospung denke.

Ich knüpfe hier an die bei der 3. Generation der *Cunina proboscidea* zutage tretenden Verhältnisse an, da sich in deren Generationswechsel einmal der Übergang von der flottierenden zur festsitzenden Lebensweise bei der Ausgangsform vollzogen haben muß.

Das in Fig. 15 wiedergegebene Präparat zeigt einen schematischen Längsschnitt durch eine inäqual und unvollständig (längs) geteilte *Cunina parasitica*-Larve (cf. hierzu auch Tafel VII, Fig. 1—5 meiner vorjährigen Arbeit). Sehr bemerkenswert scheint

mir, daß die Larven häufig recht lange im Zustand unvollständiger Teilung verharren, wobei man verfolgen kann, daß die Öffnung des sekundären, die Phorocyte aufnehmenden Hohlraums des, bzw. (bei multipler Teilung) der Tochterindividuen entweder gleichzeitig oder doch nur kurz vor ihrer definitiven Trennung vom Muttertier durchbricht. Gelegentlich kann diese Trennung auch ganz unterbleiben, so daß „Zwillingsknospenähren" entstehen, die zwei Phorocyten aufweisen.

Nun ist der Haftapparat, wie ihn unsere Knospenähren besitzen, durch das Hinzukommen der Phorocyte zweifellos stark



Figur 16.

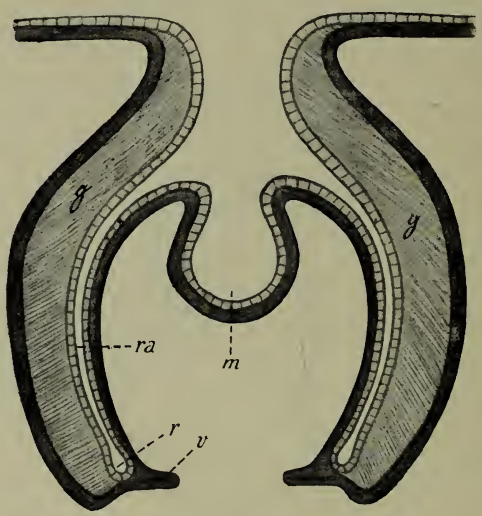
Längsschnitt durch einen (längs) inäqual und unvollständig geteilten sehr einfachen Urpolyp.

abgeändert. Der primäre Haftapparat dürfte vielmehr durch eine simple Einsenkung beider Keimblätter am aboralen Pol repräsentiert worden sein, wie sie W. K. Brooks (On the life history of Eutima, and on radial and bilateral symmetry in Hydroids. Zool. Anz., Jahrgang VII, 1884) an der Planula eines Eutimahydropolypen, Wolterecк (Zool. Jahrb., Suppl. VII) an sehr jungen Velellalarven und ich sie neuerdings (Näheres darüber wird in der ausführlichen Arbeit zu finden sein) an einer aboral proliferierenden Narcomeduse (Knospenähren vom Typus III) beobachtet haben.

Auch diese einfachsten Polypen, welche sich lediglich durch Ansaugen (durch die Einsenkung wird ein luftleerer Raum geschaffen) an einer festen Unterlage festzusetzen vermochten, müßten — wie gesagt — schon die Fähigkeit zu ungeschlechtlicher Vermehrung durch Teilung oder Knospung besessen haben, so daß das in Fig. 16 dargestellte hypothetische Teilungsstadium eines sehr einfachen Urpolypen durchaus verständlich sein dürfte.

Fig. 16 ist lediglich eine ausgedehntere Schematisierung von Fig. 15.

Wer nun nicht weiß, wie das in Fig. 16 dargestellte Stadium zustandegekommen ist, der würde wohl versucht sein, in dem



Figur 17.
Anlage einer fast vollendeten Glockenkernmeduse.
m Magen, *ra* Radiärkanal, *r* Ringkanal, *v* Velum, *g* Gallerte (aus Korschelt-Heider, Lehrb. Vergl. Entw. Gesch.).

Tochterindividuum (II) eine typische Hydromedusenknospe mit ausgehöhltem Glockenkern zu erblicken. Und ich meine, diese immerhin auffällige Ähnlichkeit der Erscheinungen sollte jeden ernsthaften Beobachter veranlassen, zu erwägen, ob diese Ähnlichkeit eine rein zufällige ist oder ob wir hierin einen bemerkenswerten Hinweis auf den (trotz zahlreicher Bemühungen anerkannter Forscher) noch ganz im Unklaren liegenden Werdegang der Glockenkernknospen zu sehen haben.

Nehmen wir nun einmal an, daß der vorläufig noch allseitig geschlossene Haftraum des Tochterindividuums (II) in Fig. 16

tatsächlich einem ausgehöhlten Glockenkern entspricht, so wäre die nächstliegende theoretische Forderung die, daß sich die Folgeerscheinungen, die wir im Verlauf der Glockenkernknospung beobachten (die wesentlichen wären die Entwicklung des Tentakelkranzes am Schirmrand und die des Manubriums am Grund der Schirmhöhle (Fig. 17)), auch an dem aboralen Haftraum der Tochter-„Knospe“ wahrscheinlich machen lassen.

Wenn wir uns überlegen, daß wir Fig. 16 von dem in Fig. 15 abgebildeten Teilungsstadium eines sehr einfachen zweitentakligen Narcopolypen abgeleitet haben, so würde zunächst die Tatsache, daß die Tentakel der geknospten Hydromeduse nicht nur gleich lokalisiert, sondern auch gleich orientiert sind wie die des Narcopolypen, ungemein für die prinzipielle Gleichwertigkeit der Schirmöffnung der Glockenkernmeduse mit der Öffnung des Haftraums der einfachsten zweitentakligen Narcopolypen plädieren.

Bei unseren Cuninenlarven (aller Generationen!) wurden übrigens mit Beginn der Abschnürung (auch wenn diese unvollständig war) die fehlenden Tentakel sofort regeneriert, und zwar bei Mutter- und Tochterindividuen den ursprünglichen, in der Einzahl zurückbleibenden Tentakeln genau opponiert.

Somit bliebe nur die Entwicklung des Manubriums am Grund des aboralen Haftraums der Tochter-„Knospe“ zur Erklärung übrig. Ich könnte mich hier begnügen, darauf hinzuweisen, daß in der Entwicklung der Pneumatophore gewisser Siphonophoren das Manubrium am Boden der aboral angelegten Glockenhöhle gebildet wird (Woltereck l. c. 1905), möchte aber bei dem Interesse, welches diese Erscheinung beansprucht, noch ein paar Worte darüber sagen. Diese Entwicklung würde im Sinne der Experimentalbiologie als eine Heteromorphose aufzufassen sein. Solche Heteromorphosen lassen sich nun tatsächlich und ohne große Schwierigkeiten bei einer ganzen Reihe von Athekaten und Thekaphoren experimentell erzeugen.

Es wäre danach gar nicht einzusehen, warum nicht auch im Verlauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Glockenkernknospung äußere und innere Faktoren (hierher würde vielleicht das Bedürfnis des durch multiple Teilungen außerordentlich stark in Anspruch genommenen Muttertieres, die Tochtertiere zu gemeinsamer Ernährung des Stockes heranzuziehen, zu rechnen sein) zusammengewirkt haben könnten zur Bildung einer Magenöffnung auf dem Grund der sekundären „Glockenhöhle“.

Natürlich habe auch ich mir den Einwand gemacht, daß das Argument, welches ich — um meine Hypothese von der Entstehung

der Glockenkernknospung zu stützen — hier beigebracht habe, nur einen relativen Wert besitzt, zumal die Erscheinung der Heteromorphose noch viel zu wenig aufgeklärt ist. Die experimentelle Biologie hat uns bisher den inneren Grund der partiellen Umkehrbarkeit der Polarität nicht kennen gelehrt; wir haben lediglich Kenntnis genommen von den Versuchsbedingungen, unter welchen Heteromorphosen zustandekommen. Was den inneren Grund anbelangt, so sind hierüber zurzeit nur Vermutungen möglich, mehr oder weniger sinnreich, aber eben doch nur Vermutungen. Es wird Sache der Physiologen sein, hier Klarheit zu schaffen. Der Morphologe muß jedoch mit dieser tatsächlichen Erscheinung bei der Erwägung von Entwicklungsmöglichkeiten rechnen. Speziell in unserem Falle ist das theoretische Postulat der Entwicklung eines Mundkegels am aboralen Pol oder Abschnitt des Tochtertieres zum mindesten nicht unverständlicher und unbegründeter als die Erscheinung der Heteromorphose überhaupt.

Ein großer Vorzug meiner Auffassung von der Ontogenie der Glockenkernmedusen scheint mir zu sein, daß wir von der durch nichts begründeten Hilfsannahme, daß während der Glockenkernknospung eine zeitliche Verschiebung in der Anlage der einzelnen Stücke (Glocke mit ihren randständigen Spezialorganen, Manubrium) stattgefunden habe, absehen können.

Ferner findet die eigentümliche Erscheinung des Generationswechsels in der Reihenfolge Polyp—(laterale!)Meduse in unserer Auffassung, nach welcher die Glockenhöhle den aboralen Haftraum des Polypen rekapituliert, eine vollkommen ausreichende entwicklungsgeschichtliche Begründung.

Ich sprach soeben von der Entwicklung der Glockenkernmedusen als von einer Rekapitulation des aboralen Haftraums der einfachsten festsitzenden Urpolypen.

Diese könnte auf verschiedene Weise zustandekommen; einmal — durch partielle Teilung der Oberfläche; zweitens — durch physiologische Verdoppelung der Organe (Haftapparat).

Ich persönlich neige zu der letzteren Auffassung; um so mehr, als wir eine Parallelerscheinung bei den mehrfach erwähnten Pneumatophoridenlarven in der Vervielfältigung der Pneumatophoren[1]) gelegentlich beobachten können. Der Vergleich vervielfältigter Haftapparate bei sehr einfachen festsitzenden Urpolypen

[1]) Woltereck (1905): Bemerkungen zur Antogenie und Ableitung des Siphonophorenstockes. Zeit. Wiss. Zool. Bd. 82, p. 611 ff.

mit Doppel- und Vierfachbildungen der Pneumatophoridenlarven, der an sich schon physiologisch begründet ist, erscheint um so berechtigter, als die genannte Vervielfältigung von Organen in beiden Fällen anknüpft an die Schädigung bzw. Unterdrückung primärer Anlagen, hier des Schirms (*C. parasitica*), da des fallschirmartigen larvalen Deckstücks (Pneumatophoriden).

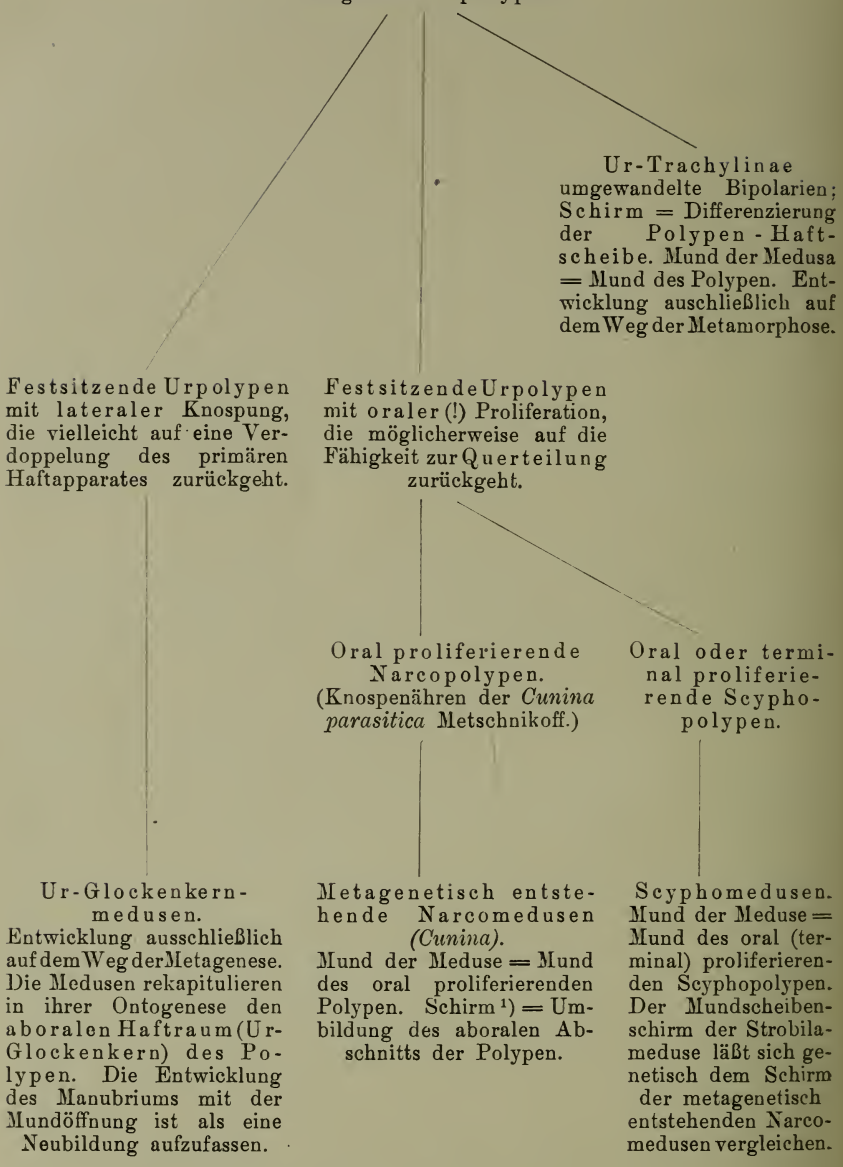
Fassen wir die gewonnenen Ergebnisse unserer Überlegungen über die Phylogenie der Hydromedusen zusammen, so müssen wir nochmals auf die Ausgangsform, den pelagischen Urpolypen, zurückgreifen. Von diesem haben wir die aus dem Ei entstehenden hypogenetischen Ur-Trachylinae, deren Entwicklung durch die Homologien Mund des Polypen = Mund der Meduse, Schirm der Meduse = Differenzierung der Haftscheibe des Polypen charakterisiert ist, abgeleitet. (Die geknospten Cuninen gehören, wie das Studium der Cuninenknospung mir gezeigt hat, nicht in diese Kategorie der Urcraspedoten.)

Von den pelagischen Urpolypen haben wir ferner die festsitzenden Polypen und von diesen wiederum die Glockenkernmedusen, in deren Ontogenie der aborale Haftraum, eine Umbildung der Haftscheibe des Polypen als Glockenkern bzw. Glockenhöhle rekapituliert wird, abgeleitet.

Von den festsitzenden Urpolypen führt auch ein Weg zu den Cuninen-Knospenähren hinüber, und die eigentümlichen Knospungsverhältnisse der Cuninen, die erst neuerdings richtig erkannt worden sind, weisen uns endlich einen Weg zu den Acraspedoten, der von der Wissenschaft schon lange gesucht wird (vgl. L. Agassiz, Contributions to the natural history of the U. S. A. Boston III. 1860, IV. 1862; ferner E. Häckel, Familie der Rüsselquallen, Jen. Zeit. Med. Naturw. Bd II S. 296/297, dort weitere Literaturnachweise).

Danach würde sich, indem wir hier die Ergebnisse des zweiten Teils unseres Vortrags der Vollständigkeit halber vorausnehmen, die Stammesgeschichte der Medusen graphisch wie folgt darstellen lassen (siehe S. 302).

Was die Frage nach der Natur oder Entstehung der Gonophoren anbelangt, so haben mich weder die Hypothese Weismann's (Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen, zugleich als Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebenserscheinungen dieser Gruppe. Jena 1883) noch die Goette's (Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen. Zeit. Wiss. Zool. Bd. 87. 1907) in allen Punkten überzeugt und ich schließe mich ganz der Auffassung Hadži's (Bemerkungen zur



[1]) Was die Auffassung des Schirms der geknospten Narcomedusen (cf. CHUN's Schemata im Bronn. Coelenterata) anlangt, so bin ich ganz der Meinung WOLTERECK's (l. c. 1905 S. 109), daß nämlich ihr Schirm mit dem der Glockenkernmedusen und der Ur-Trachylinae) genetisch absolut nichts zu tun hat. „Die auftretenden Ähnlichkeiten sind durch gleiche Bedürfnisse und Konvergenz eher erklärbar, als es eine so grundverschiedene Genese morphologisch (?) gleichwertiger Schirme — trotz gleicher Bedürfnisse verschieden — sein würde."

Ontogenie und Phylogenie der Hydromedusen. Zool. Anz. Bd. 35. 1910) an, daß „es nämlich noch zu früh ist, eine allgemeine Lösung der Frage nach der Natur aller Keimträger zu versuchen, da wir noch immer zu wenig Formen genau genug kennen. Es muß von vornherein als einseitig bezeichnet werden, gerade, so alle Keimträger als regressiv (mit Hinsicht auf die Meduse. Weismann), als anderseits alle Keimträger als progressiv (wie es z. T. Goette getan hat) zu proklamieren. Meiner Meinung nach geht es noch viel eher an, beliebige Formen als regressiv anzusehen (*Tubularia, Pennaria*) als progressiv; Zeichen der Rückbildung sind verhältnismäßig unschwer zu erkennen. — Deshalb brauchen aber natürlich nicht alle sessilen Keimträger rückgebildete Medusen zu sein. — Wenn man schon in bezug auf die weiter differenzierten Keimträger bei ihrer Deutung, ob progressiv oder regressiv, vorsichtig sein muß, so gilt dies noch in verstärktem Maße bei Beurteilung der einfach gebauten Keimträger. Müssen denn diese entweder progressiv oder regressiv sein? Können sie denn nicht indifferent sein, Bildungen eigener Art? Müssen es überhaupt eigene Individuen sein, den Hydranthen gleich? (Eudendrium-Gonophoren).“

In derselben Untersuchung stellt Hadži den Satz auf, daß „die Hydromeduse wohl direkt vom Hydranthen des Hydropolypen ableitbar ist“ und stützt sich dabei auf seine Beobachtungen an Hydranthenknospen gewisser Thecaphoren.

Bei diesen fand Hadži, daß die Anlage des Tentakelkranzes vor dem Auftreten der Proboscis zuerst als ein solider kontinuierlicher Ring um das Peristomfeld herumgebildet wird. Die Tentakel (sehr zahlreich) sind später gegen das Peristomzentrum geneigt und bilden eng aneinanderschließend ein Dach (außen vom Periderm überzogen, das noch früher vom Peristomektoderm ausgeschieden wurde), nach innen aber eine Höhle (der Subumbrellarhöhle entsprechend) schließend. Erst später tritt die Proboscis auf, wie bei den Medusen das Manubrium verspätet aufzutreten pflegt. Bei anderen Thecaphoren findet sich sogar zwischen den Basalteilen der Tentakel eine Ektodermduplikatur (nach der Art einer Schwimmhaut), die einer Umbrellaranlage entspricht; sie wird dann durchzogen von Radiärkanälen (Ausstülpungen des Zentralmagens). Bei einer isoliert stehenden Thecaphorengruppe, den Bonnevielliden, existiert sogar ein Velum.

Soweit sich das überhaupt aus der vorläufigen Mitteilung erkennen ließ, handelt es sich im vorliegenden Falle um sehr abgeleitete Übergangsformen, in welchen ich mit Steche (Hydra und die Hy-

droiden zugleich eine Einführung in die experimentelle Behandlung biologischer Probleme an niederen Tieren. Leipzig 1911) Stammformen von Medusen nicht zu erblicken vermag.

II. Gibt es genetische Beziehungen zwischen Narcomedusen und Acraspedoten?

Nachdem es gelungen war, ein Merkmal zu finden, welches die Larven der *Cunina parasitica* I und II scharf auseinander zu halten gestattet, wir erinnern uns, daß dieses Merkmal in der verschiedenen Inseration der unteren Wand der Gastralhöhle an der Larvenwand gegeben war, lag es nahe, einmal die embryonale Entwicklung der zweiten und dritten Generation der *Cunina proboscidea* im einzelnen zu vergleichen, um hierdurch womöglich zu klarem morphologischen Verständnis der Knospenähren zu gelangen.

Diesen Vergleich habe ich ebenfalls in der angekündigten Publikation streng durchgeführt und hebe daher hier nur die Schlußfolgerungen, zu welchen ich gelangte, hervor.

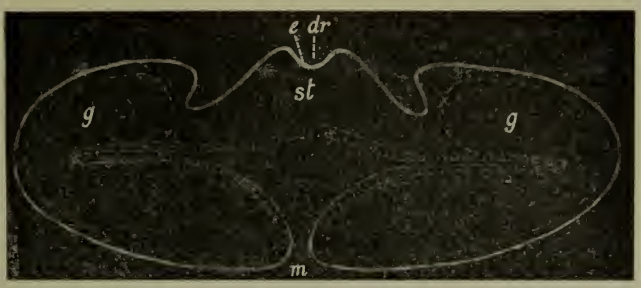
Zunächst stellte sich heraus, daß eine auffällige Beziehungsmöglichkeit zwischen der bereits besprochenen drüsigen Einsenkung am Scheitel der aboralen Ektodermwucherung unserer *Cunina proboscidea*-Larven der zweiten Generation und dem die Phorocyte bergenden Hohlraum der *Cunina parasitica*-Larven bzw. Knospenähren besteht. (cf. die Fig. 18—21.) Wenn diese richtig ist, würden sich also die letzteren, die in der Literatur als knospende Polypen figurieren, an dem Wirtstier (Geryonia) mit dem aboralen Pol festsetzen, was an sich schon wahrscheinlich ist.

Merkwürdigerweise gehen die Meinungen der Autoren über diesen Punkt weit auseinander.

Bis in die neueste Zeit hinein ist der Durchgangsschlitz der Phorocytenpseudopodien als Blastoporus angesehen worden, dementsprechend die kappenförmigen, zweischichtigen Entwicklungsstadien der *Cunina parasitica*, die der Phorocyte wie die Schale der Schnecke aufsitzen (Woltereck 1905, l. c. S. 110), als *Gastrulae* (Fig. 8); mit anderen Worten: man hat die Knospenähren der *Cunina parasitica* als oral(!) festsitzende, aboral proliferierende Polypen aufgefaßt, wiewohl dies allen Erfahrungen der Entwicklungsgeschichte widerspricht und der die Phorocyte umschließende Hohlraum nicht einmal die Gastralhöhle repräsentiert[1]). Diese ent-

[1]) Hierauf hat Metschnikoff zuerst aufmerksam gemacht (1881, Vergleichende embryolog. Studien. Zeit. Wiss. Zool. Bd. 36, p. 441): „Unter solchen Verhältnissen bleibt es unmöglich, den oft verzweigten Durchgangsschlitz der

steht vielmehr sehr verspätet als Spaltraum im Entoderm der Larve. Ich habe in der angekündigten Arbeit vorgeschlagen, diese

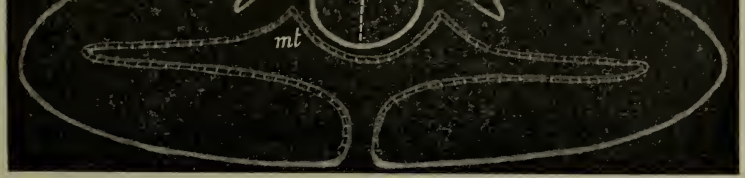


Figur 18.

Larve der 2. Generation der *C. proboscidea*.

st aborale Ektodermwucherung mit distal drüsig differenziertem eingesenkten Epithel (*dr*). *e* chitinige Lamelle, welche die Drüse abgrenzt, *g* Geschlechtsanlagen, *m* Mund der Larve.

Entwicklungsstadien als cänogenetisch (durch Aufnahme der Phorocyte) veränderte *Delaminationsgastrulae*, denen ein Blastoporus



Figur 19.

Hypothetisches Entwicklungsstadium der 2. Generation der *C. proboscidea* mit erweitertem aboralen Haftraum (*dr*), der durch die Lamelle (*e*) bezeichnet wird. Der Haftraum beeinflußt durch seine Größe den Gastralraum der Larve zur Bildung einer ringförmigen Verstülpung in die Ektodermwucherung (1. Anlage der Magentaschen *mt*).

vorläufig noch fehlt, aufzufassen. Bald nach der Entwicklung der Gastralhöhle bricht die Mundöffnung der ersten Knospe durch. Da

---

Phorocyten-Pseudopodien für ein Homologen des Blastoporus zu halten, zumal unsere Larve keine Gastralhöhe enthält, sondern mit der kolossalen Bewegungszelle ausgefüllt bleibt."

METSCHNIKOFF ist nun freilich diesem Gedankengange nicht treu geblieben, indem er den knospentragenden Abschnitt der *Cunina parasitica*-Knospenähren dem proliferierenden Stoto der *Cunina rhododactyla*-Larven (cf. METSCHNIKOFF, Studien üb. d. Entwicklung von Medusen und Siphonophoren. Zeit. Wiss. Zool. Bd. 24, 1874) verglichen hat. Tatsächlich entwickeln die *Cunina parasitica*-Larven gar keinen Stolo prolifer. Ihre Knospenähren entstehen vielmehr auf die Weise, daß sich der Larvenkörper in die Länge streckt und sich weiterhin auf seiner ganzen Oberfläche mit Knospen bedeckt.

es sich um die erste Öffnung der Gastralhöhle unserer Larve handelt, muß sie dem Blastoporus verglichen werden. Wenn das richtig ist, muß man also — entgegen der üblichen Anschauung

Figur 20.

Larve der *C. parasitica I*, d. i. der 3. Generation der *C. proboscidea*.
gastr Gastralraum mit der 1. Öffnung *m*, *m* Mund der Larve = Mund der Terminalmeduse der künftigen Knospenähre, *Phor* Phorocyte.

in dem die Phorocyte bergenden Abschnitt der Larve den aboralen sehen.

Ob ich mich mit meinem Gedankengange auf dem richtigen Wege befinde, mag der Vergleich einer älteren Larve der zweiten

Figur 21.

Larve der *C. parasitica II.*
Bezeichnungen derselben wie in Fig. 20.

Generation mit einer der dritten Generation der *Cunina proboscidea* entscheiden (cf. die Fig. 18—21).

Dieser lehrt uns zunächst, daß die parasitäre Verkümmerung der *Cunina parasitica* I verhältnismäßig unbedeutend ist, denn wir finden fast alle anatomischen Merkmale der mütterlichen Generation wieder, mit Ausnahme der Genitalien natürlich und der

Lokomotionsapparate, wie des Schirms und des Velums, endlich der Sinnesorgane. Dagegen können wir den Wechsel larvaler und definitiver Tentakel auch bei dieser Generation konstatieren. Im übrigen ergibt sich eine ganze Reihe Vergleichspunkte:

Zunächst die ungemein verführerische Beziehungsmöglichkeit zwischen der apikalen Drüse der *Cunina proboscidea*-Larve der zweiten Generation und dem die Phorocyte aufnehmenden Hohlraum der *Cunina parasitica*-Larve;

ferner die übereinstimmende Lage der Genitalien der zweiten Generation und der in propagativer Beziehung nicht minder bedeutungsvollen knospentragenden Partie der *Cunina parasitica*-Knospenähren;

endlich die prinzipiell wichtige Homologie zwischen der Mundöffnung der *Cunina proboscidea*-Larve der zweiten Generation und der ersten Öffnung des Gastralraumes der *Cunina parasitica*-Larve.

Von hervorragendem Interesse ist diese Homologie insofern, als der Urmund der *Cunina parasitica*-Larve gleichzeitig der Mund der ersten oral(!) geknospten Meduse ist. Denn diese Feststellung enthält die Beziehungsmöglichkeiten zwischen den oral proliferierenden Narcomedusenähren und den gleichfalls oral oder terminal proliferierenden Scyphistomen.

Da nun die 2^{te} bis n^{te} Knospe der Knospenähren nur in bezug auf das schlauchartig verlängerte Primärzoid Lateral- oder Sekundärzoide sind (wie die Ontogenese beweist), nicht aber — wie es die ältere Auffassung wahrscheinlich machte — vom sogenannten Aboralstolo seitlich geknospt werden, gelangen wir durch konsequente Verfolgung unseres bekannten Standpunktes dazu, in der lateralen Knospung der Tochtermedusen von den Knospenähren und andererseits in der lateralen Knospung der Tochterscyphistomen vom Mutterpolyp (*Scyphistoma*), welche zuerst von M. Sars (Über die Entwicklung der *Medusa aurita* und *Cyanea capillata*. Arch. f. Nat. Gesch. 7. Bd., 1841) beobachtet worden ist (cf. Fig. 22, 23), eine gleichartige Erscheinung zu sehen. Die Sekundärzoide der Knospenähren wie auch das Primärzoid mit seiner terminalen Medusenknospe würden denjenigen Scyphopolypen

Figur 22.
Ungeschlechtliche Fortpflanzung des *Scyphistoma* durch laterale Knospung (nach M. Sars).

entsprechen, die nur einscheibige Strobilae zur Ausbildung bringen (wie dies z. B. die Scyphistomen der *Aurelia aurita* unter ungünstigen biologischen Verhältnissen zu tun pflegen; Schneider, Zur Entwicklungsgeschichte der *Aurelia aurita*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 6, 1870; Häckel, Metagenesis und Hypogenesis der *Aurelia aurita*. Jena 1881).

Ein Unterschied ist insofern vorhanden, als bei unseren Knospenähren der basale Rest der Knospe, der nach ihrer Ablösung durch Querfurchung zurückbleibt (analog dem Vorgang bei der Aurelia), höchstwahrscheinlich den oralen Abschnitt nicht regeneriert[1]), um später den Prozeß der Strobilation aufs neue durchzumachen.

Figur 23.
Ungeschlechtliche Fortpflanzung des *Scyphistoma* durch Stolonabildung (nach M. Sars).

Andernfalls wäre das von mir neuerdings mit Sicherheit festgestellte Auftreten von Ersatz- oder Reserveknospen im höchsten Grade unverständlich. Vielleicht illustriert aber gerade diese Erscheinung einen Übergang von der monodisken Strobila, die schon a priori als ursprünglichste Form ungeschlechtlicher Vermehrung durch terminale Knospung erscheint, zur polydisken Strobila.

Deren Auftreten wie auch die Bildung der Ersatzknospen bei den im Commensalen-Verhältnis[2]) zu den Wirtstieren stehenden

[1]) Die Regeneration scheint sich auf eine Art Vernarbung der Trennungsstelle zu beschränken.

[2]) Der Beweis für diese Behauptung findet sich in meiner mehrfach zitierten Arbeit von 1911 (S. 206—209), sowie ausführlicher in dem, das Problem der Infektion der Wirtstiere mit den *Cunina parasitica*-Keimen

Knospenähren kann jedenfalls leicht auf ein und dieselbe Weise erklärt werden; nämlich durch das Bedürfnis, günstige biologische Verhältnisse besser ausnützen zu können, zwecks Vermehrung der Zahl der sich geschlechtlich differenzierenden Ausbreitungsindividuen.

Herr Prof. Hartmann (Berlin):

Blastosporidium schooi, ein neues menschenpathogenes Protozoon.

(Manuskript nicht eingegangen.)

Demonstrationen.

Herr Prof. Spengel (Gießen) und Herr Dr. Baltzer (Würzburg) demonstrierten Präparate zu ihren Vorträgen, Herr Prof. Roux (Halle) die Selbstkopulation von Tropfen, Herr Prof. Heider (Innsbruck) Modelle zur Echinodermen-Metamorphose und Herr Prof. Schuberg (Berlin-Lichterfelde) Stereogramme. Von Herrn Prof. F. E. Schulze (Berlin) waren zwei Tableaux mit Photostereogrammen und ein Gestell zum Demonstrieren von Stereogrammen ausgestellt.

Fünfte Sitzung

Donnerstag, den 30. Mai, 9—1 Uhr.

Nach dem Bericht der Rechnungsrevisoren wird dem Schriftführer Entlastung erteilt.

Vorträge.

Herr Prof. J. W. Spengel (Gießen):

Über den Hautmuskelschlauch gewisser Thalassema-Arten und seine Bedeutung für die Systematik dieser Tiere.

Die Systematik der Echiurideen oder armaten (chätiferen) Gephyreen befindet sich zurzeit auf einem Standpunkt, dessen provisorische Natur nicht zu verkennen ist. Man hat die Gruppe, der

---

behandelnden Abschnitt der angekündigten Publikation. — F. E. Schulze, Über die *Cuninen*-Knospenähren im Magen von *Geryonien*. Mitt. Nat. Ver. Graz, 1875; vgl. auch B. Uljanin, Über die Herkunft der im *Geryonia*-Magen knospenden *Cuninen*. Mitt. Ges. Naturw. Moskau, Bd. 24. (Russisch) 1876. — A. A. Tichomiroff, Zur Entwicklungsgeschichte der *Hydroiden*. Prot. Kais. Ges. Naturw. Moskau, Bd. 50. (Russisch) 1887.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 22

Autor(en)/Author(s):

Artikel/Article: Vierte Sitzung 252-309