

## Zur Frage über die Beziehungen zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, auf Grund von Beobachtungen an Hydromedusen.

Von A. Nekrassoff (Moskau).

Die Untersuchungen über die Knospung der Margeliden führten Braem<sup>1)</sup> zu theoretisch äußerst interessanten Schlussfolgerungen über die gegenseitigen Beziehungen und den Zusammenhang zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Bei diesen Hydromedusen verdankt die Knospe, nach Braem, ihren Ursprung den Zellen, die den jungen Keimzellen insofern völlig entsprechen, als sie vom selben Keimblattektoderm abstammen. Die Knospen und die Geschlechtszellen treten an denselben Punkten der Oberfläche auf und die Knospung wird unterdrückt, wenn sich die Keimzellen in Eier und Spermatozoen umwandeln. Diese Beobachtungen veranlassten Braem, die der Knospe den Ursprung gebenden Zellen als Keimzellen zu erkennen, die unter gewissen Bedingungen sich zu einer Knospe, unter anderen zu Eiern und Spermatozoen entwickeln können. Eine solche Knospung aus Keimzellen bezeichnete Braem als „Gonoblastie“ und betrachtete dieselbe als Bindeglied zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Braem meint, bei den Metazoen wäre die ungeschlechtliche Fortpflanzung ein Vorläufer der geschlechtlichen, d. h. jene wäre phylogenetisch älter als diese (die Belege dieser Theorie vergleiche in den zweiten der in der Anmerkung angeführten Arbeiten Braem's).

Ganz abgesehen von diesen weitgehenden Spekulationen, ist die Tatsache der Entstehung der Knospen aus denselben Keimzellen, die den Geschlechtszellen den Ursprung geben, an und für sich einer eingehenden Nachuntersuchung an möglichst zahlreichen Objekten unter Margeliden und diesen nahestehenden Formen wert.

Ich ließ mich von der Hoffnung leiten, dass die Beobachtungen und Hypothesen Braem's sich auch bei den Hydromedusen *Cladonemida*, und zwar bei *Eleutheria dichotoma*<sup>2)</sup> Quatrefages (*Clavarella prolifera* Hinks) bestätigen werden. Die Knospung findet sowohl bei der Meduse *Eleutheria*, als auch beim Polypen statt. Auf diese Weise könnten wir beim Geschlechtstier, der Meduse, eher eine Knospung durch Gonoblastie<sup>3)</sup> erwarten. Andererseits

1) Braem, „Die Knospung der Margeliden, ein Bindeglied zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung.“ Biol. Centralbl., Bd. XXVIII, 1908. — Ders., „Die ungeschlechtliche Fortpflanzung als Vorläufer der geschlechtlichen.“ Biol. Centralbl., Bd. XXX, 1910.

2) Eine ausgezeichnete Abbildung dieser Meduse findet sich bei Hartlaub: Craspedote Medusen. Nordisches Plankton, 1907.

3) Vgl. Braem (1908), loc. c., p. 796.

hielt es Herm. Müller<sup>4)</sup>, der die Ovogenese bei *Eleutheria* studierte, für möglich, dass die Geschlechtszellen dieser Meduse sich aus den Zellen des dorsalen Ektoderms entwickeln können und zwar entdeckte er hier ein vom dorsalen Epithel undeutlich abgegrenztes Keimlager. Im dorsalen Ektoderm stieß er häufig auf Zellen, die an junge Eizellen erinnerten. Eben solchen Zellen, nur mit größerem Kern und dunklerem Protoplasma begegnete er in den Ektodernteilen, in denen die Knospenbildung einsetzte. Diese Hinweise Müller's ließen eine Bestätigung der Beobachtungen Braem's noch wahrscheinlicher erscheinen, um so mehr als gewisse Eigentümlichkeiten im Bau und Fortpflanzungsweise von *Eleutheria* diese Hoffnung noch mehr bestärkten. Diese äußerst interessante Meduse, deren Planula, wie Krumbach<sup>5)</sup> nachweist, nichts Geringeres ist als das rätselhafte Mesozoon *Trichoplax (adhaerens)*, besitzt eine flache rudimentäre Glocke mit meist sechs gegabelten Tentakeln, mit deren Hilfe das Tier am Boden umherkriecht. Die Knospen bilden sich interradial zwischen den Tentakeln aus der Außenwandung des Ringkanals. Eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit von *Eleutheria* bildet eine besondere Bruthöhle in der Dorsalregion, die schon von den ältesten Autoren entdeckt wurde<sup>6)</sup>. Hartlaub<sup>7)</sup> war der erste der den Nachweis führte, dass diese Höhle nicht mit der Magenhöhle, sondern mit der vom Velum und der Nesselwulst abgegrenzten Glockenhöhle im Zusammenhang steht. Diese Beziehung wird durch sechs Interradialkanäle vermittelt. Das die Bruthöhle und die Interradialkanäle auskleidende flache Epithel bildet eine unmittelbare Fortsetzung des Glockenhöhleepithels. Alle diese Organe bilden, wie Hartlaub zeigte und Müller bestätigte, Derivate des embryonalen Glockenkernes. Die Bruthöhle verdankt ihren Ursprung den vom Glockenkern zwischen Ekto- und Entoderm der Dorsalregion hineinwachsenden Enden der Interradialkanäle. Der Umstand, dass die Bildung der Geschlechtszellen gleichfalls an den Enden dieser Interradialkanäle stattfindet und die Knospen interradial auftreten, bildete somit das dritte günstige Anzeichen, dass die Braem'schen Beobachtungen sich auch bei *Eleutheria* bestätigen werden.

Doch enttäuschten die Beobachtungen, die ich an dem von mir im Sommer 1909 an der Station von Neapel gesammelten Material machte, meine Erwartungen.

4) H. Müller, „Untersuchungen über Eibildung bei Cladonemiden und Coodoniden.“ Zeitschr. f. wiss. Zool., 1908, Bd. 89, Anm. p. 37.

5) Thilo Krumbach, „*Trichoplax*, die umgewandelte Planula einer Meduse.“ Zool. Anz., Bd. 31, 1907. — Ders., „Beiträge zur Kenntnis der Meduse *Eleutheria (Clavatella)* aus dem Golfe von Triest.“ Breslau 1907.

6) Vgl. die vollständige Literaturübersicht über *Eleutheria* in der zweiten angeführten Arbeit Krumbach's.

7) Hartlaub, Üb. d. Bau der *Eleutheria* Quatrefages. Zool. Anz., Bd. 86, IX.

In erster Linie findet die Knospung bei den Medusen von *Eleutheria* scheinbar parallel der geschlechtlichen Fortpflanzung statt und unterdrückt diesen Prozess keineswegs, noch wird sie von demselben unterdrückt. Meine Beobachtungen an lebenden Exemplaren umfassen zwar keinen großen Zeitraum, doch überzeugte ich mich aus dem Studium des reichen konservierten Materials an Schnitten, dass außerordentlich häufig Exemplare mit zahlreichen Knospen (bis zu neun an einem Individuum, wobei an ein und demselben Interradius neben einer älteren noch nicht abgelösten Knospe sich schon eine neue bilden kann) in den verschiedensten Entwicklungsstadien vorkommen, deren Bruthöhle gleichzeitig sowohl von Geschlechtszellen verschiedener Altersstufen, Eiern und Spermatozoen, als auch von Larven, angefangen von den ersten Furchungsstadien bis zur Planula gefüllt ist.

Die Knospung der Meduse *Eleutheria* findet auf gewöhnliche Weise durch Ausstülpung beider Blätter (des Ekto- und Entoderms) der Außenwandung des Ringkanales statt. Trotz des reichhaltigen Materials gelang es mir keinmal, die Knospenbildung aus dem Ekto-derm allein festzustellen, wie dies Chun bei *Rathkea octopunctata*<sup>8)</sup>, Trinci bei *Cytaeis minima*<sup>9)</sup> und Braem bei *Lixxia Claparedi* beobachtete. Allerdings konnte ich bisweilen an Schnitten Bilder beobachten, die sehr an die von Chun für *Rathkea* oder von Braem für *Lixxia* abgebildeten gemahnen (vgl. beispielsweise ihre Abbildungen bei Korschelt und Heider<sup>10)</sup>, Fig. 395 und 396), doch musste ich mich jedesmal an den Nachbarschnitten zweifellos davon überzeugen, dass die Höhlung der Knospe mit derjenigen des Ringkanales im Zusammenhang bleibt und dass eine falsche Vorstellung vom Fehlen eines Zusammenhanges zwischen dem Knospenentoderm und dem des Ringkanales nur durch schräg geführte Schnitte veranlasst werden kann. Ich zweifle keineswegs an der Richtigkeit der oben angeführten Beobachtungen über die Knospung der Margeliden, doch scheint es mir, dass die Unterschiede in der Knospung zwischen diesen und anderen Medusen dem Körperdistrikt, an dem die Knospen entstehen, in Rechnung zu stellen sind. Bei allen Medusen mit Knospen rein ektodermalen Charakters kommen diese am Manubrium der Meduse zur Entwicklung, wo die Entodermzellen eine besonders große Länge erreichen und der lokalen Bedingungen halber aus irgendwelche Ursachen<sup>11)</sup> an der Ausstülpung nicht teilnehmen können.

8) Chun, „Atlantis.“ Zoologica, Heft 19, 1895.

9) Trinci, „Di una nuova specie di *Cytaeis gemmata* del Golfo di Napoli.“ Mitt. a. d. Z. St. z. Neapel, Bd. 16, 1903.

10) Korschelt und Heider. Lehrbuch d. vergl. Entw.-Gesch. der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. Lief. IV, II. Hälfte, 1910.

11) Eine solche indirekte Ursache könnte hier in der Überflüssigkeit einer Verbindung zwischen der Knospenhöhle und derjenigen des Mutterorganismus liegen;

Bei *Eleutheria* entwickeln sich die Knospen am Ringkanal und hier begegnen wir einer Beteiligung beider Keimblätter. Wie dies



Fig. 1.



Fig. 2.

auch bei anderen Hydropolyten beobachtet wurde, geht der Ausstülpung der Knospe eine intensive Vermehrung der Ektodermzellen an der künftigen Bildungsstelle der Knospe voraus, worauf auch die zahlreichen karyokinetischen Figuren hinweisen (vgl. den Beginn der sekundären Knospung Fig. 1 u. 2). Hierauf beginnt die Ausstülpung (Fig. 3).

Nach den Arbeiten Hadzi's<sup>12)</sup> über die Knospung der *Hydra* muss beim Studium

dieses Prozesses bei den Hydropolyten die Frage von der Anteilnahme von indifferenten Embryonalzellen an demselben in Betracht gezogen werden. Die Ektodermzellen von *Eleutheria* zeigen im allgemeinen einen mehr oder weniger embryonalen Charakter und zeichnen sich nur durch eine gewisse Vakuolisität, die

die ergriffene Nahrung hat im Manubrium noch nicht die Einwirkung des Sekrets der zahlreichen in der Magenöhle der erwachsenen Meduse vorhandenen Drüsenzellen erfahren, so dass sie von den Entodermzellen der Knospe noch nicht assimiliert werden kann.

12) Hadzi, „Die Entstehung der Knospe bei *Hydra*“. Arb. d. zool. Inst. Wien, Bd. 18, 1909.

jedoch nach Einwanderung dieser Zellen in die Knospe bald verloren geht, aus, wobei die Zellen kompakt werden und sich intensiv zu vermehren beginnen. Das Entoderm besteht dagegen aus mehr aufgeblähten, verschiedene Einschlüsse enthaltenden und differenzierten Zellen, die diesen Charakter von differenzierten Entodermzellen bei der ursprünglichen Bildung der Knospe bewahren (Fig. 1, 2 — Knospen zweiter Ordnung, und Fig. 3). Späterhin blüht die Entodermis unter der Glockenkernanlage seine Einschlüsse ein und gewinnt einen indifferenten, fast embryonalen Charakter. Bald bilden diese Zellen jedoch infolge ihrer intensiven Vermehrung und des lateralen Druckes ein hohes Zylinderepithel (Fig. 4 u. 1 — Knospe erster Ordnung).



Fig. 3.



Fig. 4

Somit kann man auf Grund der Beobachtungen über die Knospung von *Eleutheria* zur Annahme kommen, dass bei Coelenteraten für bereits differenzierte Zellen die Möglichkeit eines reversiblen Prozesses gegeben ist — die Möglichkeit, von neuem einen embryonalen Charakter anzunehmen. Selbstverständlich tritt uns hierin eine neue Schwierigkeit bei Verfolgung der „Keimbahn“ dieser Tiere entgegen und das Vorhandensein einer „absoluten Embryonalität“ nach dem Ausdruck Braem's, die nur von einzelnen indifferenten Zellen bewahrt wird, wird stark in Zweifel gezogen<sup>13)</sup>.

13) Es liegt außerhalb des Rahmens der vorliegenden Arbeit, die weitere Entwicklung der Knospe von *Eleutheria* zu verfolgen. Ich verweise nur darauf, dass die Berichtigung Goette's (Z. f. w. Z., Bd. 87, 1907) und nach ihm Kühn's (Zool. Jahrb., Bd. XXX, 1906) der alten Auffassung Agassiz's sich auch für *Eleutheria* durchaus bestätigt. Es kommt nämlich bei der Entstehung des Glockenkernes aus den inneren Ektodermisichten der Knospe (den Anfang dieses Vorganges bei *Eleutheria*, vgl. Fig. 4 und 1) keineswegs zur Bildung eines zweischichtigen Entodermbechers, wie man dies früher annahm, sondern einzeln radial angeordnete Entodermschläuche (meistens 4) wachsen aufwärts, und zwischen diese treten die Zipfel des

Was die geschlechtliche Fortpflanzung bei *Eleutheria* anbetrifft, so waren es zwei Fragen, die mein Interesse in Anspruch nahmen: 1. die Entstehungsstelle der Geschlechtszellen, d. h. ob dieselbe in irgendwelche Beziehungen zur Bildungsstelle der Knospen steht, und 2. der Charakter des geschlechtlichen Prozesses — der Befruchtungs- und Reifungserscheinungen — ob dieselben hier nicht besonders primitiv sind. In der Tat, wenn die Voraussetzung Braem's richtig ist und wir es bei den Hydromedusen (den Margeliden) mit der Differenzierung der jüngeren geschlechtlichen Fortpflanzung aus der älteren ungeschlechtlichen zu tun haben, so wäre es nur natürlich, sowohl bei diesen als auch bei anderen Hydromedusen einen noch nicht völlig differenzierten geschlechtlichen Prozess zu erwarten.

Die erste Frage wurde schon von Hartlaub und Müller behandelt, und obwohl ersterer späterhin die Vermutung aussprach, dass die Geschlechtszellen bei *Eleutheria* möglicherweise dem Entoderm entstammen, während Müller die Möglichkeit, deren Entstehung auch aus dem Rückenektoderm zugab, so erblicken doch beide Autoren die hauptsächliche Entstehungsstelle der Geschlechtsprodukte im Epithel der Bruthöhle und der Brutkanäle und im Ektoderm der Subumbrella, d. h. den Derivaten desjenigen Embryonalorganes (des Glockenkernes), in dem auch die Bildung der Geschlechtsprodukte bei den anderen Hydromedusen stattfindet. Ich kann mich der letzteren Auffassung nur durchaus anschließen. Das Studium meiner Schnitte überzeugte mich davon, dass diese Bildungen (die Derivate des Glockenkernes) stets vom umliegenden Entoderm der Gastrovaskularhöhle und vom äußeren Ektoderm scharf abgegrenzt sind und dass die Geschlechtszellen stets aus dem Epithel der Glockenkernderivate entstehen. Ich konnte bei ganz jungen, noch nicht vom Muttertier ganz losgelösten Medusen die Ovogonien an den Enden der Brutkanäle, die sich von der Höhle des Glockenkernes zur Dorsalseite hinziehen, beobachten. Zu den Knospen, die der Außenwandung der Meduse in der Region des Ringkanales ihre Entstehung verdanken, stehen die Geschlechtszellen von *Eleutheria* in keinerlei Beziehung.

Es glückte mir weiter, mehrere Reifungs- und Befruchtungsstadien von *Eleutheria* zu beobachten, die mich davon überzeugten, dass wir es auch bei dieser Meduse mit typischen Reifungsmitosen zu tun haben, die bis in die kleinsten Details mit den entsprechenden Stadien bei anderen höheren Tieren übereinstimmen. So beobachtete ich, im Widerspruch zu Müller's Behauptung, in den Richtungsspindeln der Eier von *Eleutheria* charakteristische Pol-

---

Glockenkernes hinein (vgl. das übersichtliche Schema in der Arbeit Kühn's). Bei *Eleutheria* entstehen fast gleichzeitig sechs solche Schläuche, entsprechend der Tentakelzahl.

strahlungen und viel mehr, als sechs ebenso charakteristische doppelte Chromosomfiguren (Fig. 5 a u. b, Fig. 6), Fig. 7 a und b stellt ein Befruchtungsstadium mit einem Richtungskörper am animalen Pol, dem Eikern und dem dunklen Spermakern dar.

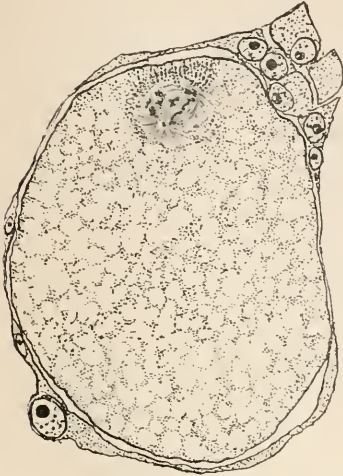


Fig. 5 a.



Fig. 5 b.

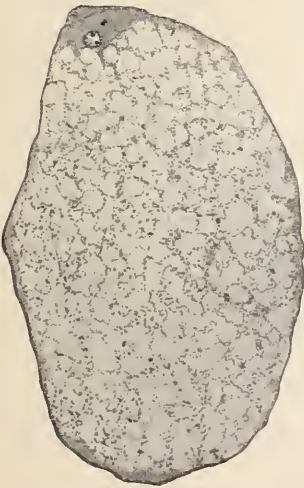


Fig. 7 a.

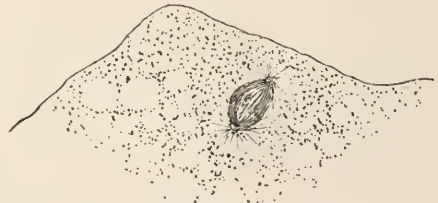


Fig. 6.



Fig. 7 b.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung (aber nicht die Parthenogenese) unterscheidet sich von der geschlechtlichen nicht durch das Wegfallen des Befruchtungsvorganges allein, sondern auch durch das der jenem vorangehenden Reifungserscheinungen. Die Reifungskaryokinese zeichnet sich zytologisch durch außerordentlich typische Charaktere bei sämtlichen Metazoen und selbst bei den Pflanzen aus (vgl. z. B. die

Übersicht Grégoire's<sup>14)</sup>). Es liegen gewisse Gründe für die Annahme vor, dass dieser Prozess, allerdings in etwas modifizierter Weise, auch bei den *Protozoa* vorhanden ist. Die Erscheinungen sind bei weit voneinander entfernten Tiergruppen von *Metazoa* so übereinstimmend, dass der Prozess als ein außerordentlich alter angesehen werden muss. Für solche Merkmale oder Vorgänge, deren Spuren uns die geologischen Befunde nicht offenbaren können, muss als Maßstab zur Beurteilung ihres hohen Alters die Konstanz und Hartnäckigkeit, mit welcher dieses Merkmal oder Vorgang sich bei weit voneinander entfernten Tierformen wiederholt, dienen. Dass der Geschlechtsvorgang (die Eireifung und Befruchtung) in seiner typischen Form auch bei den Hydromedusen<sup>15)</sup> vorhanden ist, lässt ihn als außerordentlich alt erscheinen.

Welche von diesen Fortpflanzungsweisen bei *Metazoa* älter ist, ist natürlich sehr schwierig zu sagen, aber die häufigen Variationen in der Knospungsbildung zeichnen diesen Vorgang als weniger konstanten und vielleicht verhältnismäßig jüngeren. Außerdem weist vieles darauf hin, dass er durch die besonderen Lebensverhältnisse des betreffenden Tieres bedingt wird.

A. Mordwilko gelangte nach langem Studium der Biologie der *Aphida* zum Schluss, dass die Parthenogenese bei diesen meist mit besonders günstigen Nahrungsbedingungen im Zusammenhang steht<sup>16)</sup>. Mir scheint, dieser Gedanke lasse sich durchaus auch für die Knospung von *Eleutheria* in Anwendung bringen. Ich beobachtete wenigstens eine energische Knospung von *Eleutheria* eben in dem kleinen Aquarium (in Neapel), in welchem aus den kurz vorher abgelegten Turbellarieneiern (hauptsächlich von *Yungia auranziaca*) eine ungeheure Menge von Müller'schen Larven ausgeschlüpft waren, auf deren Kosten sich auch die Copepoden stark vermehrt hatten. Meine Schnitte wiesen darauf hin, dass alle Eleutherien sich an diesen Tieren nährten. Die Knospung verlief dabei mit außerordentlicher Geschwindigkeit. Die Bildung von neuen Knospen trat sogar schon bei solchen jungen Medusen ein, die sich noch nicht einmal von dem Muttertier losgelöst hatten. Geschlechtsprodukte kamen bei weitem nicht bei allen Medusen zur Ausbildung und ihre Entwicklung verlief langsam. Die Bildung von Geschlechts-

14) Grégoire, V., 1905. Les résultats acquis sur les cinèses de Maturation dans les deux règnes I. La Cellule XXII.

15) Vgl. auch typische Reifungs- und Befruchtungsprozesse bei *Pennaria* und *Tubularia* (Hargitt, Maturation, Fertilization and Segmentation of *Pennaria tiavella* (Ayres) and of *Tubularia Crocea* (Ag.) Bull. of the M. of (Z. Harvard Coll. v. LIII, Nr 3, 1909.

16) Zeigen auch Experimente, dass reichliche Ernährung die Tendenz der Organismen zur Parthenogenese erhöhen, die zur sexuellen Vermehrung unterdrücken kann. Vgl. z. B. U. v. Scharfenberg's Daphnidenarbeit (Internation. Revue d. g. Hydrob. u. Hydrogr., 1910, Bd. III, Biol.-Suppl.-Heft 2.



produkten wirkte, wie ich bereits oben erwähnte, keineswegs auf die Knospung ein, so dass Exemplare mit aufgetriebener, von Planulen, Larven, Eiern und Spermatozoen erfüllter Bruthöhle keineswegs weniger Knospen trugen als Individuen ohne Geschlechtsprodukte. Somit bildete die Knospung hier eine zweckmäßige Einrichtung zur Erzeugung einer möglichst großen Anzahl von Individuen in möglichst kurzer Zeit, um die so günstigen Nahrungsbedingungen gänzlich auszunützen.

Was nun die Stelle anbetrifft, wo die Knospung stattfindet, so liegt die Erklärung des Unterschiedes zwischen der Knospung bei den Margeliden (am Manubrium) und bei *Eleutheria* (am Glockenrande) in der Lebensweise der Tiere. Die ersteren schwimmen infolge der Kontraktion der Glocke und die Knospen am Rande der letzteren würden die Fortbewegung stark hindern. Am Manubrium unter der Glocke befinden sich die Knospen außerdem in großer Sicherheit. Bei der kriechenden *Eleutheria* hat dagegen die Glocke ihre Funktion als Schwimorgan eingebüßt und die zwischen den beweglichen, an einem Ast mit einem Knopf aus Nesselzellen versehenen Tentakeln<sup>17)</sup> sitzenden Knospen befinden sich in völliger Sicherheit und hindern nicht die Bewegungen des Tieres.

Bergen, September 1911.

#### Figurenerklärung.

Fig. 1. Die Knospen von *Eleutheria dichotoma* (Quatrefages); Schnitt  $\times 500$ . *a* = die Knospe der ersten Ordnung, *b* = die Anlage der Knospe der zweiten Ordnung, *Gk.* = die Glockenkernanlage, *Kh.* = Knospenhöhle, *Rh.* = Radialkanalhöhle, *Jh.* = Interradialkanalhöhle.

Fig. 2. Idem. Schnitt  $\times 500$ .

Fig. 3. Der Anfang der Knospenausstülpung. Schnitt  $\times 500$ .

Fig. 4. Späteres Stadium der Knospenbildung. Typische Einschlüsse in den Entodermzellen verschwinden allmählich in den höheren Teile der Knospe. Schnitt  $\times 500$ .

Fig. 5 *a.* Eizelle von *Eleutheria dichotoma* mit der Richtungsspindel im Prophasestadium. Schnitt  $\times 500$ . *b* Idem. Schnitt  $\times 1900$ . Richtungsspindel mit typischen Chromosomenfiguren.

Fig. 6. Eizelle von *Eleutheria dichotoma* mit der Richtungsspindel im Metaphasestadium. Schnitt  $\times 500$ .

Fig. 7 *a.* Befruchtungsstadium von *Eleutheria dichotoma*. Schnitt  $\times 500$ . *b* Idem. Schnitt  $\times 1000$ . *Rk.* = Richtungskörper; *Ek.* = Eikern; *Sk.* Spermakern.

## Zur Untersuchung des Farbensinnes.

Von Dr. Eduard Uhlenhuth.

Graber fällt das Verdienst zu, als erster den Versuch gemacht zu haben, das Verhalten der Tiere gegenüber Farbe und Intensität des Lichtes methodisch zu untersuchen und zu zeigen, wie

17) Über die Bewegung dieser Tentakeln vgl. Krumbach, 1907, „Beiträge u. s. w.“

der Lichtsinn der Tiere einer zahlenmäßigen Bestimmung zugänglich gemacht werden könne. Freilich kamen seine Experimente nicht über eine annähernde Bestimmung des Helligkeitssinnes der Tiere hinaus, während sie die Frage nach dem Farbensinn nur anzuregen aber nicht zu lösen vermochten.

Zur Grundlage diente ihm bei allen seinen Versuchen die Feststellung des Helligkeitssinnes. Es wird z. B. festgestellt, dass ein Tier dunkelliebend ist, was dann der Fall ist, wenn es von zwei verschiedenen intensiven Weißlichtern das weniger intensive vorzieht. Für einen bestimmten Helligkeitsquotienten (Verhältnis der Intensitäten beider Lichter) lässt sich nun der Reaktionsquotient, das Verhältnis der Frequenzzahl in beiden Lichtern, berechnen, wobei unter Frequenzzahl die in jedem Lichte befindliche Zahl der Versuchstiere zu verstehen ist. Verwendet man nun statt des dunkleren Weißlichtes ein Rotlicht von gleicher Intensität, so müsste der Reaktionsquotient derselbe bleiben, falls nur die Helligkeit ausschlaggebend wäre. Handelt es sich aber außerdem um eine Wirkung der Farbe, so wird die Frequenzzahl für Rot z. B. eine relative Zunahme erfahren, wenn die Tiere rotliebend sind.

Dazu ist zu bemerken, dass die Intensitätsbestimmung der Farblichter nicht nach einwandfreien Methoden gemacht wurde, und dass ein Farblicht, welches für uns dieselbe Intensität wie ein bestimmtes Weißlicht besitzt, nicht auch für die betreffenden Tiere dieselbe Intensität besitzen muss. Es ist im obigen Fall daher möglich, dass die erhöhte Frequenzzahl darauf zurückzuführen ist, dass das Rot für das Versuchstier einen höheren Intensitätswert hatte als für das menschliche Auge. Dann wird es auch ins Rot gehen, wenn es farbenblind ist.

Graber verwendete auch die von ihm so benannte Methode des übermerklichen Helligkeitsunterschiedes. Bevorzugt ein hellliebender Fisch gegenüber einem für uns 200mal dunkleren Rot das Blau, so muss das noch nicht eine Folge seiner Vorliebe für Blau sein, es kann auch auf Dunkelscheu beruhen. Wird nun umgekehrt das Rot 200000mal heller gemacht als das Blau und dennoch letzteres weiter bevorzugt, so muss diese Reaktion auf Rot-scheu zurückgeführt werden. Denn wäre nur die Intensität maßgebend, so müsste jetzt Rot bevorzugt werden.

Dagegen hat man den berechtigten Einwand erhoben, dass die Intensitätssteigerung des Rot sich nur auf das menschliche Auge beziehe, womit noch nicht gesagt ist, dass nunmehr auch dem Fischauge das Rot heller erscheinen müsse. Ferner kann es möglich sein, dass die Retina für langwellige Lichtstrahlen überhaupt nicht empfindlich ist, so dass selbst ein noch helleres Rot, als das verwendete, den Tieren noch immer dunkler erscheinen muss als das dunkelste Blau.

Wir sehen, dass es mit Hilfe dieser Methode nicht möglich war, die Frage nach dem Farbensinn zu lösen.

In neuerer Zeit hat sich C. Hess um die Erforschung des Farbunterscheidungsvermögens der Tiere besondere Verdienste er-

worben. Seine Untersuchungen bei Fischen führten ihn zu dem Ergebnisse, dass die Fische total farbenblind seien.

Auch er begann seine Experimente mit der Feststellung des Helligkeitssinnes und fand, dass die von ihm berücksichtigten Fische immer nach der für uns hellsten Stelle schwammen, dass sie also positiv phototropisch seien. Daraufhin wurden sie in ein objektives Spektrum gebracht. Sie schwammen stets nach dem Grün, verhielten sich also so wie ein total Farbenblinder, dem die Aufgabe gestellt würde, in einem objektiven Spektrum die hellste Stelle zu suchen. Auch die Berechnung von Helligkeitsgleichungen führte zu einer auffallenden Übereinstimmung der Fische mit einem total Farbenblinden. Hess meint nun, dass die Spektralabschnitte für die Fische auch einen ähnlichen Farbwert haben wie für einen total Farbenblinden, da sie doch auch einen ähnlichen Helligkeitswert haben. Die Fische würden demnach die Welt der Farben so sehen, wie ein total farbenblinder Mensch.

Aber auch diese geistreiche und sinnvolle Methode ist nicht ausreichend, um die Frage nach dem Farbensinn einer endgültigen Lösung zuzuführen. Denn es ist nicht ohne weiteres statthaft, vom Helligkeitssinn auf den Farbensinn zu schließen. Es muss die Möglichkeit zugegeben werden, dass selbst bei ähnlichem Helligkeitssinn verschiedener Farbensinn vorliegen kann. Die Helligkeit kann sich für uns ändern, wenn wir nur die Qualität (Farbe) ändern oder, wenn wir nur die Quantität (Intensität) ändern und die andere der beiden Komponenten unverändert lassen. Einer Veränderung der Helligkeit muss also nicht eine Veränderung der Farbe parallel gehen und einem veränderten Helligkeitssinn nicht ein veränderter Farbensinn.

Im wesentlichen finden wir überall, wo man den Farbensinn einer Prüfung unterzog, den gleichen Fehler; immer war man geneigt, sei es bewusst oder unbewusst, aus dem Helligkeitssehen auf das Farbensehen zu schließen.

Neuerlich hat V. Bauer versucht, das Problem des Farbensinnes zu lösen und unter anderem gefunden, dass Fische aus der blauen Hälfte eines Aquariums auch dann nicht in die rote Hälfte gehen, wenn erstere ganz verdunkelt wird. Dieser Versuch würde einen einwandfreien Beweis darstellen, wenn nicht Hess, der sehr genau und mit großer Findigkeit gearbeitet hat, gerade das Gegenteil angeben würde, nämlich, man brauche nur die Helligkeit des Rot so zu erhöhen, dass es von einem total Farbenblinden heller als alle anderen Spektralabschnitte gesehen werde, und man hat alle Fische sofort im Rot; andererseits verteilen sie sich gleichmäßig im ganzen Aquarium, wenn mit Ausnahme von Rot alles verdunkelt wird.

Besonders ist zu betonen, dass unsere Aufmerksamkeit bei der Untersuchung des Farbensinnes der Tiere vorläufig darauf gerichtet sein muss, ob die Tiere überhaupt Farben unterscheiden, oder besser, ob Licht von verschiedener Wellenlänge verschiedene Reaktionen auslöst, nicht aber, wie die Tiere eine Farbe sehen. Darum trifft

es nicht den Kernpunkt, wenn Hess gelegentlich äußert, aus der von Graber gefundenen Tatsache, dass hellliebende Fische aus einem helleren Rot ins dunklere Blau gehen, könne man nicht entnehmen, wie sie das Blau sehen. Während wir mit der Untersuchung des Verhaltens gegen verschiedene Wellenlängen auf physiologischem Gebiete bleiben, kommen wir mit der Frage nach dem „wie“ in die Psychologie. Ganz davon abgesehen, dass wir schwerlich jemals mit Aussicht an die Untersuchung, wie ein Fisch das Blau sieht, werden herangehen können, müssten wir jedenfalls zunächst wissen, ob er es überhaupt sieht; das heisst für uns vorläufig nichts anderes, als ob er bei dieser bestimmten Wellenlänge eine charakteristische Reaktion zeigt. Solange wir das nicht wissen, ist die andere Frage nicht diskutabel und das fortwährende Hereinziehen psychologischer Gesichtspunkte und Begriffe hat eine nicht genug zu beklagende Verschleierung des eigentlichen Problems im Gefolge gehabt. Ein deutlicher Beweis dafür ist z. B. die unklare Stellung, die seit jeher der Begriff „Helligkeit“ eingenommen hat. Helligkeit ist ein Begriff, der viel mehr in die Psychologie als in die Physiologie gehört. Dort bezeichnet er eine Empfindung, aber was sollen wir hier damit anfangen, wo wir es nicht mit Empfindungen, sondern mit Reaktionen zu tun haben? Wahrscheinlich ist, dass die Helligkeitsempfindung gewissermaßen als Resultierende von Intensität und Farbe zu betrachten ist, aber sicher ist, dass es sich für die Erforschung des Farbensinnes der Tiere als ganz unbrauchbar erweist, wenn man der Farbe immer die Helligkeit statt der Intensität entgegenstellt. Helligkeiten können wir auf objektivem Wege weder erzeugen noch bestimmen, während wir Wellenlängen und Intensitäten nach objektiven Maßen berechnen können. Nur, wenn wir bei allen Versuchen auf diesen beiden Begriffen basieren, wird eine klare Fragestellung möglich sein.

Mittels einer Methode, durch welche sich der Faktor Helligkeit so gut wie ausschalten ließ, gelang es K. v. Frisch<sup>1)</sup>, endgültig die Frage nach dem Farbensinn, wenigstens für die Fische und soweit wir überhaupt an eine Lösung denken konnten, zum Abschluss zu bringen.

Die Ellritze (*Phoxinus phoxinus*) besitzt die Fähigkeit, bei wechselnder Helligkeit des Untergrundes die Helligkeit, bei wechselnder Farbe des Untergrundes die Farbe des Körpers dem Untergrunde anzupassen; ersteres nach einigen Sekunden, letzteres nach einigen Stunden. Da blinde Ellritzen dies nicht können, so liegt der Beweis vor, dass diese Pigmentierungsänderungen durch die Netzhaut vermittelt werden.

Bringt man von zwei gleich hellen Tieren das eine auf Grau, das andere auf Gelb, so kann man die dazu verwendeten Papiere in ihrer Helligkeit so wählen, dass die Helligkeit beider Ellritzen sich nicht ändert, auch wenn sie vertauscht werden. Mit anderen

1) Über den Farbensinn der Fische; in: Verhandlungen d. Deutschen Zool. Ges., 1911.

Worten, die beiden Papiere haben für die Ellritze gleichen Helligkeitswert und es fällt infolgedessen für die weitere Untersuchung der Faktor Helligkeit aus.

Während die auf grauem Papier befindliche Ellritze ihre Farbe nie ändert, bekommt die über gelbem bald (nach Stunden) einen gelben Stich, ein Beweis dafür, dass die Papiere außer dem Helligkeitswert auch noch einen Farbwert für die Fischnetzhaute haben.

v. Frisch schließt daher mit Bezug auf Hess: „... Vielleicht aber trifft man das Richtige, wenn man den Fischen einen Farbensinn zuschreibt, der in bezug auf die Helligkeit, in welcher die Spektralfarben erscheinen, von dem des Menschen abweicht.“

Jedenfalls ist damit bewiesen, dass neben der Intensität der Farbe die Farbe selbst als solche eine Wirkung auf die Netzhaut ausübt, die sich von der Wirkung der Intensität unterscheidet.

Da die Chromatophorentätigkeit durch die Netzhaut geregelt wird, so steht die Wirkung verschiedener Wellenlänge des Lichtes auf die Fischnetzhaute außer allem Zweifel. Sollte man dieses differente Verhalten der Netzhaut gegenüber Licht nicht als Farbensinn gelten lassen, so schließt man damit die Möglichkeit aus, über diese Frage überhaupt zu disputieren. Denn ob die Tiere bei den oben besprochenen Phänomenen bewusst oder unbewusst reagieren, ob sie verschiedene Farbenempfindungen haben, d. h. ob den verschiedenen Reaktionen nicht nur verschiedene Empfindungen überhaupt, sondern verschiedene Farbenempfindungen entsprechen, ist ganz belanglos; diese Fragen können wir überhaupt nicht in Erwägung ziehen, da wir in das Bewusstseinsleben der Tiere nur auf indirektem Wege, durch Vermittlung ihrer Reaktionen, Einblick bekommen, und wir müssen auf jeden Fall das differente Verhalten gegenüber verschiedenen Wellenlängen, sobald es eindeutig bewiesen ist, als Farbensinn bezeichnen, ohne darauf Rücksicht zu nehmen, ob diesem verschiedenen Verhalten verschiedene Bewusstseinsvorgänge, und ob ihnen überhaupt Bewusstseinsvorgänge parallel gehen.

Ich glaube also, niemand wird sich mehr der Erkenntnis verschließen können, dass die Fische tatsächlich Farbensinn besitzen, nachdem v. Frisch in eindeutiger Weise eine auf Farbänderung erfolgende Reaktion festgestellt hat.

---

## Das Wesen der Bergkrankheit und ein seltener Fall derselben.

Mitgeteilt von H. Kronecker (Bern).

Jourdanet fand im Jahre 1863, dass die Bewohner der über 2000 m hohen Plateaus von Südamerika an „Anoxyhémie hypoglobulaire“ oder an „Anoxyhémie barométrique“ leiden. Bei letzterer Affektion schwäche der verminderte Sauerstoffdruck die Verbindung dieses Gases mit den roten Blutzellen. Paul Bert suchte 1878 Jourdanet's Anschauung experimentell zu begründen. Am Schlusse

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [31](#)

Autor(en)/Author(s): Nekrassov [Nekrassoff] Alexis

Artikel/Article: [Zur Frage u<sup>l</sup>ber die Beziehungen zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, auf Grund von Beobachtungen an Hydromedusen. 759-771](#)