heit wohl im Wasser, nicht aber in der Luft ohne besondere Stützvorrichtungen sich halten könnten. Und die Kiemenblätter müssen ja unter allen Umständen dünne und zarte Lamellen bleiben, wenn der Gasaustausch mit Leichtigkeit stattfinden soll. Dadurch aber, dass die Lungenblätter der Spinnen sich jetzt anders entwickeln als die Kiemenblätter von *Limulus*, sind sie hier ab origine an drei Seiten befestigt und gestützt, während nur der hintere Rand noch frei bleibt.

Die embryologischen Untersuchungen bestätigen, wie wir gesehen haben, die theoretischen Ansichten von Kingsley. Aus dem Vorhergehenden ist zu ersehen, wie kleine Veränderungen an den Kiemen nötig sind, um Verhältnisse zu schaffen, wie sie bei den Arachnoideen existieren: es ist hierzu nur notwendig, dass sich die Zellen, welche die Wände der embryonalen Kiemenblätter bilden, in einer anderen Richtung vermehren.

Es mag dazu bemerkt werden, dass die Art der ersten Faltenbildung an embryonalen Extremitäten bei dem japanischen *Limulus* noch mehr Ähnlichkeit mit den entsprechenden Vorgängen der Arachnoideen hat, wie es Purcell auf Grund der Beschreibung von Kishinouye schließt.

Kingsley, 1885, lenkt noch die Aufmerksamkeit darauf, dass die embryonalen Beine bei *Pholcus* nach Emerton, 1872, breit und lamellenartig sind, also so etwa, wie die Kiemenbeine von *Limulus*. Die abdominalen Beine von *Scorpio* erscheinen nach Brauer, 1895, ebenfalls in der Form von länglichen Wülsten, die in bezug auf die Längsachse des Körpers quer stehen. Demnach, wenn diese embryonalen Anlagen auswüchsen, so würden sie eine Extremität hervorbringen, die den Kiemenbeinen von *Limulus* vollkommen ähnlich wäre. (Bei den Embryonen von *Attus floricola* ist das Bein nur am distalen Ende in der Richtung der Querachse des Embryo breiter als von vorn nach hinten.) (Schluss folgt.)

(Die Figurenerklärung folgt am Schlusse des Artikels.)

Über die beschleunigende Einwirkung des Hungerns auf die Metamorphose.

Von Jar. Kríženecký, Prag (Kgl. Weinberge).

(Mit 3 Figuren.)

Die Einwirkung des Hungerns auf die Lebewesen ist verschiedenartig. Abgesehen von den rein physiologischen Einwirkungen auf den Stoffwechsel, welche sich am typischsten bei den Vertebraten durch Abnahme des Glykogengehaltes der Leber und Verminderung der Galenproduktion manifestieren und eingehend studiert wurden (vgl. darüber Luciani, 1906; Hermann, 1910 und Bardier), ist besonders die Einwirkung, welche das Hungern auf das Wachstum und morphogenetische Vorgänge überall ausübt, am besten bekannt.

Die einfachsten von diesen Phänomen sind die Reduktionen, welche, wie bei den niederen, so auch bei den höheren Tieren, ja auch Vertebraten (vgl. z. B. Kammerer's Versuche an *Proteus anguinus*, 1912) beobachtet wurden. In dieser Hinsicht nähert sich das Hungern in seiner Einwirkung der Regeneration, wie unlängst von Nußbaum und Oxner (1912) bei den Nemertinen gezeigt wurde. Die Reduktion geschieht mittels sogen. „Wanderzellen" und führt nicht nur zur quantitativen, sondern auch zu einer qualitativen Rückbildung des Organismus in der Richtung der ontogenetischen Entwickelung; sie ist nämlich von einer Verjüngung des ganzen Organismus begleitet, welche Erscheinung besonders von Schultz in seinen Abhandlungen „Über Reduktionen" eingehend studiert wurde.

Anders kann das Hungern als ein positiv-katalytischer Faktor bei Wachstum tätig sein. Morgulis (1912) hat nämlich unlängst an *Triton cristatus* gezeigt, dass, wenn die Tiere nach einem Aushungern wieder ad libitum gefüttert werden, die nicht nur die während des Hungerns erlittene Abnahme ersetzen, sondern auch im Gewichte bald den regelmäßig gefütterten Kontrolltieren zuvorkommen. Aber wie bei den Reduktionen, so manifestiert sich auch beim Wachsen die Wirkung des Hungerns außer der quantitativen auch auf qualitative Art und Weise. Es können nämlich die morphogenetischen Vorgänge beschleunigt sein, so dass das Hungern als ein förderndes Prinzip in den Verlauf eingreift.

Als förderndes Prinzip wurde das Hungern zum ersten Male von D. Barfurth im Jahre 1887 bezeichnet, als dieser Forscher bewies, dass die normale Metamorphose von Kaulquappen durch das Hungern beschleunigt werden kann. Barfurth erklärt diese Beschleunigung dadurch, dass damit die Resorption der überflüssigen Gewebe schneller ermöglicht wird, als beim Füttern. Nach ihm wird also die Metamorphose nicht direkt durch das Hungern beschleunigt, sondern nur die bei ihr vorkommenden Resorptionsprozesse.

Es ist ist interessant, dass sich die Natur selbst des Hungerns bei Metamorphose bedient. Schon Barfurth hat auf diesen Umstand aufmerksam gemacht, indem er anführt, dass Marie von Chauvin bei den Urodelen gefunden hat, „dass sie während der Metamorphose normalerweise fasten". Neuerdings wurde von Powers (1903) bewiesen, dass die Metamorphose des Axolotls nur dann erfolgt, wenn auf gute Ernährung plötzlicher Nahrungsentzug folgt, wobei die Änderung des Mediums von keinem Einflusse war: brachte man den Axolotl unter ungünstige äußere Bedingungen (beim Mangel an Wasser) oder züchtete man ihn unter den günstigsten Wasserbedingungen, immer wurde die Metamorphose durch eine reichliche Fütterung gehindert, durch Hungern beschleunigt.

Auch für die Insekten ist bekannt, dass sie sich während ihrer Metamorphose durch das Hungern helfen. Weismann (1866) gibt z. B. für *Corethra flumicornis* an, dass ihre Larven, nachdem sie vollständig ausgewachsen sind, einige Zeit vor der Verpuppung keine Nahrung mehr aufnehmen, womit sie, Weismann's Ansicht nach, die Histolyse der inneren Gewebe ermöglichen. Diese Angabe kann ich auf Grund meiner Beobachtungen an *Tenebrio*-Larven nur betästigen. Auch diese Larven hören, einige Tage vor der Verpuppung auf. Nahrung einzunehmen, werden unbeweglich, nehmen eine bogenförmige Gestalt an und in diesem Zustande bleiben sie bis zur Verpuppung.

Weil auch bei den Insekten ähnliche Resorptionsvorgänge wie bei den Amphibien während ihrer Metamorphose zustande kommen, erhebt sich die Frage, ob nicht auch bei ihnen diese durch das Hungern beschleunigt sein kann. Schon aus demselben Jahre, in welchem Barfurth seine Versuche publiziert hatte, besitzen wir eine Angabe, welche dafür spricht, dass ähnliche Erscheinungen auch bei den Insekten vorkommen können. Keller (1887) beobachtete nämlich an *Phylloxera rastatrix*, dass bei ihr der Entzug von Nahrung die noch nicht ausgewachsenen Rebläuse zur Verwandlung in geflügelte Tiere veranlassen kann.

Eingehendere Untersuchungen unternahmen darüber in neuerer Zeit zwei Forscher, aber mit ganz verschiedenen Resultaten.

Der erste von ihnen, Pictet (1904), experimentierte mit Raupen von *Vanessa* sp. und fand bei ihnen eine Beschleunigung des Verpuppens durch das Hungern. Dabei führte die Überernährung zu melanotischen, Hungern zu albinotischen Formen. Kellog und Bell (1904) konnten aber dem entgegen bei den Raupen von *Bombyx mori* keine Beschleunigung der Metamorphose durch das Hungern der Raupen herbeiführen. Worin man die Ursache der so verschiedenartigen Erfolge bei fast mit gleichem Materiale ausgeführten Versuche suchen muss, ist mir nicht möglich zu sagen, weil ich die Originalabhandlungen nicht gelesen habe[1]), und was ich darüber weiß, führt Driesch in seinem großen Referate über die Entwickelungsphysiologie von 1902—1905 an. Ich wiederhole aber mit Driesch (S. 707), dass „künftige Forschungen zeigen müssen, ob hier wirklich Widersprüche vorliegen". Daher fühle ich mich veranlasst, über einige von mir in dieser Richtung unternommene Versuche in folgendem eine Mitteilung zu machen.

Zur Kenntnis, dass das Hungern auf die Metamorphose der Insekten von Einwirkung sein kann, kam ich ganz zufällig, ohne die oben erwähnten Arbeiten von Keller, Pictet und Kellogg-Bell zu kennen. Im heurigen Winter führte ich einige Regene-

1) Nämlich deswegen, weil mir nicht möglich war, die Publikationen, wo die betreffenden Arbeiten erschienen, mir zu besorgen.

rationsexperimente an *Tenebrio*-Larven aus, bei welchen es nötig war, die Larven hungern zu lassen. Um festzustellen, was bei diesen Versuchen auf Rechnung des Hungerns und was auf Rechnung der Regeneration kam, welche Vorgänge in ihrer Einwirkung auf das Tier sehr ähnlich sind, wie Nußbaum und Oxner (1912) bewiesen haben, stellte ich eine besondere Serie von Larven ein, welche mir als Kontrolltiere dienen sollten. Dazu nahm ich 100 mittleren Alters, gesunde Larven, welche ein Gesamtgewicht von 13 g hatten, so dass auf jede durchschnittlich 0,13 g kam. Diese Larven gab ich nun in ein Gefäß und setzte sie totalem Hungern aus.

Dabei zeigte sich eine interessante Erscheinung. Obschon die Larven fast desselben Alters waren mit jenen, welche ich zu meinen anderen Versuchen als Material in einem größeren Gefäße züchtete, kam ein augenscheinlicher Unterschied zwischen dem Metamorphoseverlaufe der gefütterten und der hungernden Larven zutage. Die Hungerserie wurde am 19. Januar 1913 angestellt und am 1. Februar hat sich eine Larve verpuppt. Am 5. Februar verpuppte sich wieder eine und am 6. Februar kamen zwei neue dazu. Am nächsten Tage (7. Februar) haben sich sechs Larven in Puppen verwandelt und über Nacht wieder eine neue. Am 9. Februar haben sich wieder drei Larven verpuppt. Während dieser Zeit zeigten die gefütterten Larven keine Veränderung. Erst am 10. Februar kam bei ihnen die erste Puppe zur Beobachtung. Nach dieser kamen am 11. Februar zwei neue und dann hat sich fast jeden Tag eine verpuppt.

Die hungernden Larven beobachtete ich von dieser Zeit nicht mehr, weil mir die bisherigen Beobachtungen genügten, einen Zusammenhang zwischen dem Hungern der Larven und der Beschleunigung der Verpuppung zu sehen. Die Beschleunigung der Metamorphose durch das Hungern war hier augenscheinlich, wenn man nur betrachtet, dass in beiden Serien, der gefütterten und auch der hungernden, fast gleich alte Larven waren und dass unter den hungernden die erste Puppe um 22 Tage früher zutage kam als unter den gefütterten und dass in kurzem Zeitraume andere folgten. Im ganzen verpuppten sich während diesen 22 Tagen 13 hungernden Larven früher als die erste von den gefütterten Larven.

Um diese Erscheinung eingehender zu erforschen, stellte ich eine Reihe von Versuchen an, bei welchen ich eine Serie ad libitum fütterte und die andere hungern ließ. Während diesen Versuchen hat meine erste zufällige Beobachtung eine Bestätigung gefunden und deswegen will ich die Resultate dieser meiner Versuche, obzwar ich sie nicht als definitive und genügende betrachte, im folgenden mitteilen.

Von allen Versuchen, welche ich in dieser Richtung ausgeführt habe, seien nur drei, bei welchen sich die beschleunigende Einwir-

kung des Hungerns am klarsten zeigte, erwähnt. Bei allen drei Experimenten, von welchen ich das erste am 13. Februar, das zweite am 14. April und das dritte am 7. Juni dieses Jahres (1913) angestellt habe, benützte ich dieselbe Methode: Ich suchte aus meinen, als Material dienenden Larven immer zwei gleich alt aussehende Larven aus; eine von ihnen gab ich in das Gefäß für hungernde, die andere in das Gefäß für gefütterte Tiere. In der ersten und letzten Serie verwandte ich je 100 Larven, so dass immer 50 Larven hungerten und 50 gefüttert wurden. In der zweiten Serie benützte ich 80 Larven, von welchen ich 40 gefüttert habe und 40 hungern ließ.

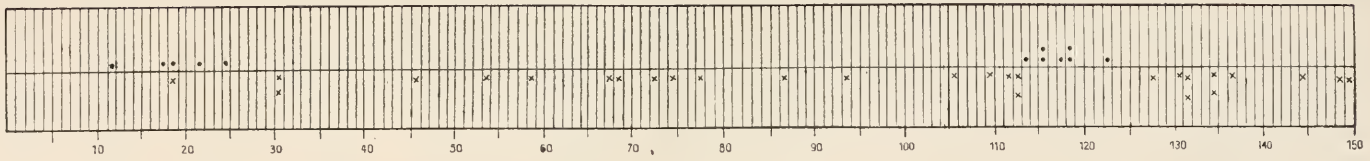
Wegen der Genauigkeit muss noch bemerkt werden, dass sich von einem totalen und absoluten Hungern hier nicht reden lässt. Es kam nämlich vor, dass eine Larve von den anderen überfallen und gefressen wurde. Es lässt sich aber auch nicht sagen, dass die Larven dabei eine erhebliche Fütterung gefunden hätten, erstens deswegen, weil solche Fälle nur selten vorkamen und dann, weil ich die Versuche mehrere Male am Tage revidierte und manchmal, wenn ich dazu Gelegenheit hatte, auch in der Nacht, wobei ich jede solche überfallene Larve entfernt habe, so dass die übrigen eigentlich nicht Zeit zum Auffressen gehabt haben. Und noch einen weiteren Grund dafür, dass solche Erscheinungen auf den Verlauf unserer Versuche nicht störend einwirkten, sehe ich darin, dass solche Kannibalismusfälle nicht nur bei den hungernden, sondern auch bei gefütterten Larven vorkamen, so dass die beiden Serien in dieser Hinsicht gleich waren und nur mit Rücksicht auf ihre normale Nahrung (Mehl, Kleie und ähnliche Pflanzenstoffe) sich unterscheiden.

In allen drei Serien zeigte sich nun eine Beschleunigung der Verwandlung in Puppen unter den hungernden Larven im Vergleich zu den gefütterten. In der ersten Serie machte diese Beschleunigung 7 Tage, in der zweiten 9 Tage aus; in der dritten Serie waren die Verhältnisse ein wenig komplizierter, doch konnte man auch bei ihr eine Beschleunigung der Metamorphose bei hungernden Larven gut erkennen.

Um nun diese Beschleunigung recht klar zu machen, benützte ich dazu die graphische Methode, welche uns mehr sagen wird, als lange Beschreibung der einzelnen Versuche. Die graphische Darstellung des Verlaufes unserer Experimente findet man in den Diagrammen auf S. 51. Die einzelnen kleinen Abteilungen bedeuten die Tage von Beginn eines jeden Versuches. Was also in der ersten Abteilung bemerkt ist, dies gilt für den ersten Tag, was sich in der fünften Abteilung befindet, dies gilt für den fünften Tag, was in der 30., dies gilt für den 30. Tag . . . u. s. w. Diese Abteilungen sind nun mittels einer Querlinie in zwei Etagen geteilt,

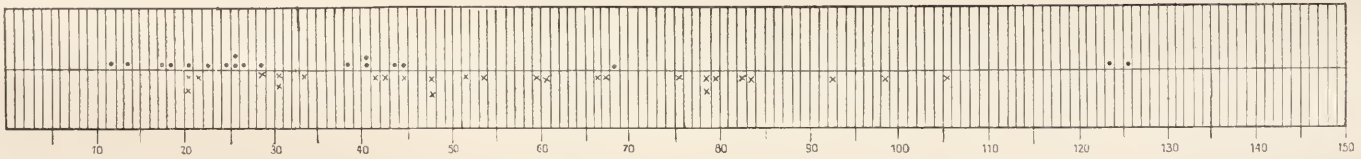
I. Diagramm.

Anfang des Versuches am 13. II. 13.



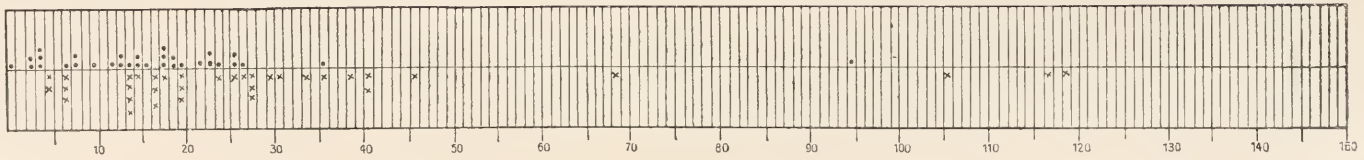
II. Diagramm.

Anfang des Versuches am 14. IV. 13.



III. Diagramm.

Anfang des Versuches am 7. VI. 13.



von welchen die obere zur Darstellung des Verlaufes der hungernden Serie, die untere für die gefütterte Serie dient. In diese Diagramme habe ich nun die Verpuppungen mittels zwei verschiedener Bezeichnungen eingezeichnet: die Puppen aus den gefütterten Serien sind mittels kleiner Kreuzchen (×) bezeichnet, die Puppen aus den hungernden Serien mit Punkten. Die Zahlen der einzelnen Zeichnungen bedeuten dann, wieviel Larven sich jenes Tages verpuppt haben[2]).

Nach diesen kurzen einleitenden Bemerkungen, glaube ich, werden schon jedem die Diagramme klar sein und deswegen können wir uns zur kurzen Besprechung der einzelnen Versuche wenden.

Den ersten Versuch, dessen graphische Darstellung man an dem Diagramme I findet, habe ich am 13. Februar 1913 angestellt. Schon beim ersten Blicke sieht man, dass die schwarzen Punkte, welche uns die Verpuppungen der hungernden Larven darstellen, viel früher an der linken Seite vorkommen als die Kreuzchen, welche die Verpuppungen von gefütterten Larven bedeuten. Die erste Puppe von den hungernden erschien am 12. Tag nach dem Anfange des Experimentes, die erste von den gefütterten erst nach 19 Tagen. Nach der ersten H.-Puppe[3]) kamen im Laufe von 13 Tagen noch vier neue, die F.-Puppe blieb aber allein und erst 12 Tage nach ihr erschienen zwei neue F.-Puppen. Nach diesen ging dann die Verpuppung unter den gefütterten Larven auf regelmäßige Weise vor sich.

Aber unter den hungernden Larven fand die Verpuppung nunmehr eine Unterbrechung. Die nächste H.-Puppe nach den fünf ersteren erschien erst nach 114 Tagen, worauf während der folgenden 9 Tage sechs neue folgten. Man sieht hier also, dass ein Teil der H.-Larven, welche während dieses Versuches zur Verpuppung gelangten, eine Beschleunigung ihrer Metamorphose, die anderen eine Verspätung erfahren haben. Eine ähnliche Erscheinung trat auch während des zweiten Versuches zutage.

Den zweiten Versuch begann ich am 14. April 1913 mit 80 Larven, von welchen ich 40 hungern ließ und 40 gefüttert habe. Wie uns das Diagramm II zeigt, erschien die erste H.-Puppe nach 12 Tagen, ihr folgten in den nächsten 17 Tagen im ganzen zehn weitere H.-Puppen. Die ersten zwei F.-Puppen erschienen am 21. Tage und weitere am folgenden Tage. Auch in diesem Falle zeigten die H.-

---

2) Im Vorkommen der einzelnen Abhäutungen konnte ich während meiner Versuche keinen Einfluss vom Hungern konstatieren und deswegen habe ich sie beiseite gelassen.

3) Im folgenden werde ich nun wegen Ersparung des Platzes und besserem Verständnisses die Puppen, welche aus hungernden Larven stammen, als H.-Puppe, jene, welche von gefütterten, als F.-Puppe bezeichnen.

Larven eine Beschleunigung ihrer Metamorphose, welche gegen die Metamorphose der gefütterten Larven 9 Tage beträgt.

10 Tage nach der letzten H.-Puppe erschienen während 7 Tagen fünf neue. Während nun die gefütterten Larven eine regelmäßige Verpuppung aufwiesen, trat bei den hungernden eine Unterbrechung in der Verpuppung ein. Außer einer H.-Larve, welche am 69. Tage zur Verpuppung gelangte, erschienen zwei neue H.-Puppen erst am 124. und 126. Tage, also nach einem Intervalle von 79 Tagen. Es waren also auch hier einige Larven in ihrer Metamorphose durch das Hungern beschleunigt, andere wieder verspätet.

Wie schon oben bemerkt wurde, kommen bei der dritten Serie ein wenig kompliziertere Verhältnisse vor, was vielleicht dadurch verursacht wurde, dass ich bei dieser Serie verhältnismäßig ältere Larven im Vergleich zu den ersten zwei Versuchen benützt habe. Wenn man die graphische Darstellung dieser Serie (Diagramm III) überblickt, so sieht man, dass, wie die Kreuzchen, so auch die Punkte sehr an der linken Seite angehäuft sind. Schon am ersten Tage erschien eine F.-Puppe und eine H.-Puppe. In diesem Falle kann man also von einer wörtlichen Beschleunigung der Metamorphose der hungernden Larven nicht sprechen, nämlich nicht im Sinne, dass die H.-Puppen früher als F.-Puppen vorkämen. Doch lässt sich auch hier eine Beschleunigung der Metamorphose durch das Hungern der Larven beweisen, nämlich dadurch, wenn man die Zahl der H.-Larven mit der Zahl der F.-Larven, welche in bestimmten Perioden sich in Puppen verwandelten, vergleicht. Führt man dies für fünftägige Perioden durch, so sieht man:

In ersten	fünf	Tagen	erschienen	3	F.-Puppen	und	6	H.-Puppen
„ zweiten	„	„	„	3	„	„	4	„
„ dritten	„	„	„	5	„	„	6	„
„ vierten	„	„	„	7	„	„	7	„
„ fünften	„	„	„	1	„	„	4	„
„ sechsten	„	„	„	3	„	„	6	„

Aus dieser Übersicht erkennt man, dass während der ersten 30 Tage in jeden 5 Tagen fast immer (bis auf einmal) mehr H.-Puppen erschienen als F.-Puppen, so dass diese Differenz nach 30 Tagen 11 Puppen betrug. Es zeigte sich also auch während dieses Versuches eine Beschleunigung der Metamorphose.

Fasst man nun die Ergebnisse aller drei Experimente zusammen, so sieht man, dass in allen die Verpuppung der hungernden Larven früher begann als die der gefütterten. Während nun bei den gefütterten Larven der Verpuppungsrhythmus ein ziemlich regelmäßiger ist, sieht man bei den hungernden Larven, wie besonders aus dem Diagramm I gut ersichtlich ist, dass bei ihnen erst nach 1 Woche häufigere Verpuppungen stattfinden, welche aber nach

2 Wochen zu Ende gehen. Dann erschien eine lange, verpuppungslose Periode, welche annähernd 80 Tage dauerte.

Oben habe ich schon darauf hingewiesen, dass die Verteilung der H.-Puppen auf zwei Gruppen, von welchen die eine beschleunigt, die andere verspätet ist, darauf hinweist, dass bei einigen Larven unsere Versuchsserie das Hungern, was die Geschwindigkeit ihrer Metamorphose betrifft, eine positiv-katalytische, bei den anderen eine negativ-katalytische Einwirkung ausübt. Beachtet man nun, dass wir bei unseren Versuchen mit Larven experimentierten, welche im Alter differierten, wenn nicht erhebend, so lässt sich, glaube ich, die verschiedenartige Wirkung des Hungerns dadurch erklären, dass es in der Larvenentwickelung einen kritischen Punkt gibt; setzt man nun in die Hungerkultur Larven, welche diesen Punkt schon erreicht event. überschritten haben, dann wird ihre Metamorphose beschleunigt. Bei den Larven aber, welche diesen Punkt noch nicht erreicht haben, führt das Hungern nicht zur Beschleunigung, sondern zur Verspätung, bei noch jüngeren Larven zur totalen Verhinderung der Metamorphose, welche Larven dann zugrunde gehen.

Es scheint, dass ein solcher kritischer Punkt nicht nur bei der Metamorphose der Insekten eine Rolle spielt, sondern auch bei den anderen metamorphosierenden Tieren, z. B. Amphibien, bei welchen sich ebenso die Einwirkung der Nahrung vom Alter der Larven abhängig zu sein zeigte. Dies geht wenigstens aus den neuesten Versuchen Laufberger's (1913) hervor: dieser Forscher hatte gefunden, dass die Larven von Axolotl (*Amblystoma mexicanum*), welche sich schon über 10 Jahre als neotenische Formen im Aquarium fortpflanzten, durch den Genuss von Schilddrüse zur normalen Metamorphose veranlasst sein können. Dabei zeigte sich aber, dass die Wirkung der Schilddrüse nicht in jedem Stadium gleich günstig wirkte, sondern ein Optimum und ein Minimum zeigte, so dass sich Laufberger zum Schlusse seiner Abhandlung fragt: „in welchem Alter die Metamorphose (nämlich die durch den Genuss von Schilddrüse hervorgerufene) die leichteste ist?“ (S. 239).

Diese Annahme eines kritischen Punktes in der postembryonalen Entwickelung der Insekten, von dessen Erreichung das Resultat der Hungerwirkung und Ernährung auf die Metamorphose und morphogenetische Vorgänge abhängt, ist eine bloße Hypothese, ich glaube, aber eine gute Arbeitshypothese, weil sie einer exakten experimentellen Forschung zugänglich ist und sicher auch unterzogen sein wird. Ich selbst werde meine Versuche in dieser Richtung weiter fortsetzen, sobald ich geneigtes Material dazu bekommen werde.

Aber die Tatsache steht fest, dass die Metamorphose der Insekten durch das Hungern ihrer Larven beschleunigt

sein kann. Damit haben also die Angaben Pictet's eine Bestätigung entgegen den negativen Befunden von Kellog und Bell gefunden.

Eine ähnliche und interessante Parallele zu meinen Befunden bietet uns eine Angabe von Dewitz (1901). Dieser Forscher beobachtete, wenn man die Larven von *Lucilia caesar* und *Musca vomitora*, welche kurz vor der Verpuppung stehen, in Sauerstoffmangel setzt, dass bei diesen sich eine Verspätung der Verpuppung zeigt. Vergleicht man diese Versuche mit unseren Hungerversuchen, so sieht man, dass in beiden Fällen die Larven hungerten, aber mit dem Unterschiede, dass im ersteren Falle dieses Hungern unter Sauerstoffmangel geschah, im zweiten unter freier Luftzufuhr. Weil nun alle morphogenetischen Vorgänge während der Insektenmetamorphose im Zusammenhange mit dem Stoffwechsel stehen, muss man diesen auch bei den Inanitionserscheinungen berücksichtigen. „Da die einzige Stoffaufnahme beim Hungern in dem eingeatmeten Sauerstoff besteht, welcher in der ausgeatmeten Kohlensäure größtenteils wieder erscheint" (Hermann, 1910, S. 664), ist die Beschleunigung der Metamorphose nicht nur von dem Hungern abhängig, sondern auch von genügender Zufuhr von Sauerstoff, mittels welchen sich die morphogenetischen Vorgänge vollziehen. Setzt man nun die Larven in Sauerstoffmangel, so werden die morphogenetischen Vorgänge in ihrem Verlaufe zurückgehalten, was eine Verspätung der ganzen Metamorphose zur Folge hat.

Wie schon oben bemerkt wurde, führt Barfurth die beschleunigende Einwirkung, welche das Hungern auf die Metamorphose ausübt, auf Beschleunigung der bei ihr vorkommenden Resorptionen der Gewebe zurück. Seine Ausführungen sind die folgenden (S. 28—29):

„Betrachtet man die Bauchseite einer Froschlarve einige Tage, nachdem die Hinterglieder vollständig entwickelt waren, so bemerkt man mit bloßem Auge oder der Lupe in der Gegend der Kiemenhöhle jederseits einen Hautwulst, unter dem beim Zappeln des Tieres eine lebhafte Bewegung stattfindet. Diese letztere geht aus von den Stummeln der Vorderg liedern, die die Haut vor sich her treiben und spannen. In weiteren Stadien sieht man dann beide Vorderglieder mit Füßen und Zehen vollständig entwickelt unter der Haut liegen. Zugleich ist die darüber gespannte Haut immer dünner geworden und überzieht schließlich die Vorderglieder nur noch wie ein zarter Schleier, der endlich von den Gliedern in früher beschriebener Weise durchbrochen wird. Aus diesen Beobachtungen folgt, dass die Glieder schon einige Zeit vollständig fertig sind, ehe sie die bedeckende Haut durchbrechen können. Dieser Durchbruch kann nun um so eher erfolgen, je schneller die Haut dünn wird und ihre Widerstandskraft verliert. Letzteres ge-

schieht nun dadurch, dass die Elemente der Cutis resorbiert werden, und weil diese Resorption bei fastenden Tieren naturgemäß schneller vor sich geht, so ist der Hunger die Ursache, dass die letzten Stadien der Verwandlung abgekürzt werden. So erklärt sich in einfachster Weise das Resultat meiner Versuche und die paradoxe Tatsache, dass der Hunger fördernd wirken kann."

Es scheint aber, dass der Vorgang dieser Beschleunigung nicht so einfach sein wird, wie Barfurth annimmt. Man muss betrachten, dass hier nicht nur eine Beschleunigung der Entwickelung äußerer morphologischer Merkmale, sondern auch der Entwickelung des ganzen Tieres, welche sich nicht in letzter Reihe durch Erreichung der Geschlechtsreife auszeichnet, stattfindet. Ob sich dies bei den Amphibien beobachten lässt, will ich nicht behaupten, aber bei den Insekten ist dies nötig anzunehmen, weil bei ihnen nach Przibram (1907 mit Werber) der erwachsene und vollkommene Zustand, welchen uns hier die Puppen und Imagen repräsentieren, immer mit der Geschlechtsreife in einem engen Zusammenhange steht. Deswegen findet hier nicht nur eine Beschleunigung der Metamorphose in rein morphologischem Sinne, sondern auch der Geschlechtsreife statt. Besonders klar war dieser Umstand bei den Versuchen Keller's (1887) an *Phylloxera vastatrix*, aus welchen hervorging, „dass eine systematische Hungerkur einen allgemeinen Übergang der noch nicht ausgewachsenen Wurzelläuse zur Folge hat, und das Auftreten der sexuierten Generation beschleunigt wird"[4]). Anders lässt sich diese Tatsache dadurch ausdrücken, dass das Hungern die Produktion der Geschlechtszellen früher anregt als es unter normalen Bedingungen der Fall ist.

Wenn wir nun die Beschleunigung der Metamorphose durch das Hungern in dieser Weise auffassen, dann finden wir zu dieser Erscheinung Parallelen und Analogien nicht nur unter den anderen, nicht-metamorphosierenden Tieren, sondern auch bei den Bakterien, Protozoen und Pilzen; endlich auch bei den höheren Pflanzen wurde von Klebs (1903) gezeigt, dass sich bei ihnen die Art der Fortpflanzung durch die Fütterung regulieren lässt.

Bei seinen Experimenten über Reduktionen konnte Schultz bei *Hydra* für die Geschlechtszellen nachweisen, „dass sie nicht nur bei voller Reduktion erhalten blieben, sondern sich sogar mächtig entwickelten, reife Samenzellen bildeten, und dies zu einer Zeit, als in der freien Natur die Individuen sich noch durch Knospung fortpflanzten. Hunger und Reduktion scheinen also nicht nur eine

4) Um dem möglichen Einwand, dass hier nur sterile Kunstprodukte erzeugt wurden, zu begegnen, bemerkt Keller ausdrücklich, dass dieser Einwand dadurch hinfällig wird, „dass in den Zuchtgefäßen bereits die Eier der Geschlechtsgeneration abgelegt wurden, welche sich vollkommen entwickelungsfähig erwiesen" (S. 587).

Reifung zu ermöglichen, sondern sie sogar anzuregen" (Schultz, 1908, S. 21—22). Zu diesem Befunde besitzen wir analoge Erscheinungen auch unter den höheren Tieren, nämlich den Vertebraten; als Beispiel kann nach Schultz „der normale monatelange Hunger des Lachses während der Reifung seiner Geschlechtszellen, die auf Kosten der Muskeln geschieht, der Parallele in Gadus saida zu haben scheint", angeführt werden. Weiterhin macht Schultz darauf aufmerksam, „dass die Brunstzeit fast aller Tiere auf das Frühjahr fällt, respektiv auf die Regenzeit, also nachdem die Tiere während des Winters- oder Trockenschlafes mehr oder weniger stark gehungert hatten" (S. 22).

Ähnliche Erscheinungen kann man auch bei den Bakterien beobachten. Es ist allgemein bekannt, dass bei ihnen die Sporenbildung „unter Bedingungen, die das vegetative Wachstum verlangsamen oder ganz hemmen", stattfindet. Es lässt sich deswegen die Sporenbildung „auch experimentell durch eine Verpflanzung der Bakterien von einem nahrungsreichen auf ein nahrungsarmes Substrat" hervorrufen (Child, 1911, S. 78). Auch die freilebenden Protozoen bilden die Sporen, „sobald die äußeren Bedingungen dem Wachstum ungünstig werden" (Child, S. 79).

Sehr interessante Versuche hat in dieser Richtung Klebs (1903) bei den Pilzen und auch höheren blühenden Pflanzen ausgeführt. Erstens stellte er für verschiedene, auf flüssigem Substrate wachsenden Pilzen fest, dass bei ihnen die Abnahme der organischen Nahrung die Bildung der Sporen zur Folge hat. Ähnliches zeigte sich auch bei den Pilzen, z. B. bei *Saprolegnia*. Später untersuchte Klebs, ob sich ähnliche Erscheinungen auch bei den höheren Pflanzen beweisen lassen. Seine Versuche blieben nicht erfolglos. Es gelang ihm zu finden, dass auch bei diesen die Art der Fortpflanzung nur von der Ernährung abhängt: bei schlecht gefütterten Exemplaren zeigte sich die Blüte früher als gewöhnlich, durch reichliche Ernährung konnte bei ihr die Blütenbildung gehindert und die Pflanzen zur vegetativen Fortpflanzung gezwungen werden. Ja auch die schon angelegten Fortpflanzungsorgane zur Geschlechtsvermehrung können durch Wiederzufuhr von Nahrung „zur Rückbildung gezwungen werden, und auch Blütentriebe kann man wieder zum Rückschlag in Vegetation veranlassen" (Driesch, 1905, S. 706).

Wenn man nun alle angeführten Tatsachen betrachtet, so überzeugt man sich, dass sie nicht durch so einfache Vorgänge, wie die Resorption oder ähnliches, erklärt werden können. Die Resorption kann bei einigen von ihnen — Barfurth hat dies wenigstens für die Kaulquappen sehr überzeugend gezeigt — eine Rolle mit spielen, aber der gemeinsame Grund für solche Erscheinungen, wie bei den Tieren, so auch bei den Bakterien, Pilzen und Pflanzen wird sicher tiefer liegen.

Aus den angeführten Tatsachen geht hervor, dass die Bildung der Geschlechtszellen dann stattfindet, wenn die äußeren Bedingungen dem Wachstum oder breiter gefasst, dem normalen Stoffwechsel ungünstig sind. Weil nun mittels des regelmäßigen Stoffwechsels das Leben des Individuums bedingt ist, kann man sagen, dass die Produktion von Geschlechtszellen unter solchen Bedingungen hervorgerufen wird, welche das Leben des Individuums bedrohen.

In jedem Lebewesen gibt es zwei Grundinstinkte: erstens sich selbst zu erhalten, zweitens die Art zu erhalten. Zur Selbsterhaltung dient dem Organismus die Ernährung und der daran anschließende Stoffwechsel, zur Erhaltung der Art die Produktion von Geschlechtszellen, seien dies Sporen oder Spermatozoiden und Eier. Die Selbsterhaltung dient dem Organismus zur Erfüllung seiner persönlichen Aufgabe. Der Begriff „persönliche Aufgabe des Organismus ist in keinem metaphysisch-teleologischen Sinne zu verstehen; ich meine damit etwas ähnliches wie die Wirkung, welche der Organismus auf die umgebende Außenwelt ausübt, seine Funktion als eines Differentialen im Wesen des Ganzen. Ob solche Funktion des Organismus einer rein mechanischen oder vitalisch-zweckmäßigen Natur ist, ist eine andere Frage.

Außer der Erfüllung seiner persönlichen Aufgabe hat jeder Organismus noch die Aufgabe, Nachkommen zu produzieren. Die Erfüllung der persönlichen Aufgabe hat für den Organismus nur individuelle Bedeutung, die Produzierung der Nachkommenschaft aber Bedeutung für die ganze Art.

Wird durch ungünstige Bedingungen, wie z. B. Hungern, das Leben des Individuums bedroht, so tritt die zweite Aufgabe in den Vordergrund, durch Entwickelung und Reife der Geschlechtsprodukte, um die Existenz der Art zu sichern. Von diesem Gesichtspunkt aus erweist sich die Beschleunigung der Metamorphose und damit auch der Geschlechtsreife durch das Hungern als eine zweckmäßige Reaktion des Organismus im Interesse der Erhaltung der Art.

Im Oktober 1913.

Literaturverzeichnis.

Bardier, E.: Inanition. Dans „Dictionnaire de physiologie" par Charles Richet. Premier fascicule du tome IX. — Paris, F. Alcan.

Barfurth, D.: Versuche über die Verwandlung der Froschlarven. — Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 29. **1887.**

— Der Hunger als förderndes Prinzip in der Natur. — Ebenda. **1887.**

Dewitz, J.: Verhinderung der Verpuppung bei Insektenlarven. — Arch. f. Entw.-Mech. d. Org. Bd. 11. **1901.**

Driesch, H.: Die Entwickelungsphysiologie von 1902—1905. Sonderabdruck aus „Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte", herausgeg. von F. Merkel und R. Bonnet. XIV. Bd. Wiesbaden, J. F. Bergmann. **1905.**

Hermann, L.: Lehrbuch der Physiologie. 14., umgearbeitete und vermehrte Auflage. Berlin **1910**.
von Chauvin, Marie: Über Verwandlung der mexikanischen Axolotl in Amblystoma. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 27. **1876**.
Child, Ch. M.: Die physiologische Isolation von Teilen des Organismus als Auslösungsfaktor der Bildung neuer Lebewesen und der Restitution. — Vortr. u. Aufsätze über Entw.-Mech. d. Organ. Heft XI Leipzig, Engelmann. **1911**.
Kammerer, P.: Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei *Proteus anguinus* Laur. — Arch. f. Entw.-Mech. d. Organ. Bd. 33. **1912**.
Keller, C.: Die Wirkung des Nahrungsentzuges auf *Phylloxera vastatrix*. — Zoolog. Anzeiger. Bd. 10. **1887**.
Kellog, V. L. Bell, R G.: Notes on Insect Bionomics. — Journ. of exper. Zoologie. 1. **1904**.
Klebs, G.: Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen. Jena **1903**.
Laufberger, V.: O vzbuzení metamorfosy axolotlů krmením zlazou štítnou. — Biologiché Listy. Roč. II. **1913**.
Luciani, L.: Physiologie des Menschen. Deutsche Ausgabe. II. Bd. Jena, Fischer. **1906**.
Morgulis, Serg.: Studien über Inanition in ihrer Bedeutung für das Wachstumsproblem. II. Experimente an *Triton cristatus*. — Arch. f. Entw.-Mech d. Organ. Bd. 34. **1912**.
Nußbaum, J. und Oxner, M.: Studien über Einwirkung des Hungers auf den Organismus der Nemertinen. I. Teil. — Arch. f. Entw.-Mech. d. Organ. Bd. 34. **1912**.
Pictet, A.: Des Variations des Papillons provenant des changements d'alimentation de leurs chenilles et de l'humidité. Comt. rendu. VI. Kongr. intern. de Zoologie. Genève. **1904**.
Powers, J. H.: The causes of acceleration and retard in the metamorphosis of *Amblystoma tigrinum*; a preliminary report. — American Maturalist. 37. **1903**.
Przibram, H. und Weber, E. J.: Regenerationsversuche allgemeinerer Bedeutung bei Borstenschwänzen (*Lepismatidae*). — Arch. f. Entw.-Mech. d. Organ. Bd. 23. **1907**.
Schultz, Eug.: Über umkehrbare Entwickelungsprozesse und ihre Bedeutung für eine Theorie der Vererbung. — Vortr. u. Aufsätze über Entw.-Mech. d. Organ. Heft IV. Leipzig, Engelmann. **1908**.
Weismann, Aug.: Die Metamorphose von *Corethra plumicornis*. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 16. **1866**.

Formica fusca picea eine Moorameise.

Von **W. Bönner S. J.** (Charlottenlund, Dänemark).

Mit Schlussbemerkung

von **E. Wasmann S. J.** (Valkenburg, Holland).

(Mit 6 Figuren.)

Am 9. September 1912 fand ich im Torfmoor (Sphagnum) des Lyngbysees, 2 Stunden von Kopenhagen, eine mir bis dahin unbekannte Ameise mit eigentümlichen Nestbau, die ich nach André als *Formica gayates* bestimmte. Am 28. Juli 1913 besuchte ich das Moor abermals in Begleitung von P. Wasmann, dem ich im Jahr zuvor einige Arbeiterinnen und Königinnen zugeschickt hatte.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: 34

Autor(en)/Author(s): Krizenecky Jar.

Artikel/Article: Über die beschleunigende Einwirkung des Hungerns auf die Metamorphose. 46-59