

# Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig  
Professor der Botanik Professor der Zoologie  
in München

herausgegeben von

**Dr. E. Weinland**

Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

**37. Band**

**März 1917**

**Nr. 3**

ausgegeben am 28. März

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark  
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen

Inhalt: W. Verhoeff, Zur Kenntnis der Atmung und der Atmungsorgane der *Isopoda-Oniscoidea*.  
B. Dürken, Über Entwicklungskorrelationen und Lokalrassen bei *Rana fusca*.  
H. de Vries, Über monohybride Mutationen.  
V. Franz, Die Zeiträume der Phylogenesis.

Referate: O. Hertwig, Das Werden der Organismen. — Aus dem Leben und Wirken von Arnold Lang. — Neuerschienene Bücher.

## Zur Kenntnis der Atmung und der Atmungsorgane der Isopoda-Oniscoidea.

(Über Isopoden 20. Aufsatz.)

Von Karl W. Verhoeff in Pasing bei München.

Die Landasseln sind in verschiedener Hinsicht so hervorragend merkwürdige und zum Teil sogar einzigartige Lebewesen, daß man meinen sollte, sie wären bereits der Gegenstand sehr ausgedehnter und zahlreicher Untersuchungen geworden, zumal eine ganze Reihe deutscher Arten sehr leicht zu beschaffen ist. In der Tat hat das Interesse für dieselben in den beiden letzten Jahrzehnten erheblich zugenommen, wenn auch nicht in dem Maße, wie es diese merkwürdigen Tiere verdienen.

Zu den originellsten Erscheinungen in der Organisation und im Leben der Landasseln gehören die Atmungsorgane und die Atmung derselben, einerseits weil viele Formen Kiemen und Trachealsysteme zugleich besitzen, andererseits weil die vielen Abstufungen dieser Organe uns eine vortreffliche Handhabe dazu

bieten, uns über die allmähliche Umbildung von Meerestieren zu Landtieren genauer zu unterrichten.

Träger der Atmungsorgane sind bekanntlich die Spaltbeine oder Pleopoden des Hinterleibes oder Pleons und zwar sind die Innenäste oder Endopodite meistens als Kiemen ausgebildet, während sich die Außenäste oder Exopodite verschiedenartiger betätigen, indem sie bisweilen auch teilweise als Kiemen in Betracht kommen, in der Hauptsache aber als die Träger der verzweigten, luftenthaltenden Trachealsysteme.

Diese erinnern uns nach Bau und Leistung in hohem Grade an die Trachealsysteme der Insekten, Chilopoden und Diplopoden. So verschieden bei diesen Klassen auch die Ausbildung der Tracheensysteme ist, so treten sie uns doch selbst bei den primitivsten Gruppen derselben als scharf abgesetzte und fast immer mit paarigen Öffnungen am Rumpfe mündende Kanalsysteme entgegen, die auch meistens durch spiralige Wandverdickungen ausgezeichnet sind.

Bei den Landasseln dagegen ist die Verzweigung viel unregelmäßiger, spiralige Wandverdickungen treten niemals auf, die Mündungen besitzen niemals Verschlusseinrichtungen und die Zahl der Öffnungen ist nach Gattungen, Arten und bisweilen sogar Segmenten und Individuen eine verschiedene. Alle diese Umstände im Verein mit der verschiedenartigen Ausprägung der Trachealsysteme nach Größe und Zahl weisen uns darauf hin, daß diese Organe phylogenetisch noch jung sind und eben deshalb eine gute Aussicht eröffnen, in die allmähliche Entstehung derselben Einblicke zu gewinnen.

Es sind jetzt ungefähr hundert Jahre verflossen, seit Latreille als erster über „Die weißen Körper“ an den Exopoditen der Landasseln berichtet und sie auch richtig als Atmungsorgane aufgefaßt hat, wenn er natürlich auch nur oberflächlich über sie unterrichtet war.

Obwohl eine Reihe von Forschern in demselben Sinne sich geäußert haben und unsere Kenntnisse der Atmungsorgane vermehrt, wie Lereboullet, v. Siebold, Leydig, Wagner und Weber, so hat sich doch H. Beppler in seiner Arbeit „Über die Atmung der Oniscoideen“ (Greifswalder Dissertation 1909) zu der Behauptung verstiegen: (S. 49) „Die weißen Körper haben keinerlei Bedeutung für die Atmung.“

In seinen „Beiträgen zur Anatomie und Physiologie einiger Land-Isopoden“, Zool. Jahrbücher, 55. Bd., 4. H., 1913, hat sich Herold dagegen ausgesprochen und erklärt (S. 522) „Ich halte die weißen Körper für das Luftatmungsorgan der Landasseln, neben dem sie noch mehr oder weniger gut entwickelte (aus der Zeit ihres Wasserlebens ererbte) Kiemen besitzen.“ Da aber Herold

selbst von einem „Versagen des direkten Nachweises“ spricht, so hat man jetzt allen Grund zu fragen, was ist das Richtige, sind die „weißen Körper“ Trachealorgane oder nicht? —

Diese immer noch herrschende Ungewißheit, sowie der Umstand, daß ich von verschiedenen sonstigen Mitteilungen, über die Pleopoden der Oniscoideen bei mehreren Forschern durchaus nicht befriedigt war, veranlaßten mich zu einer näheren Beschäftigung mit der Atmung und den Atmungsorganen jener. Hierbei legte ich den Hauptwert einerseits auf physiologische Versuche, andererseits auf verschiedene bisher unberücksichtigt gebliebene Bauverhältnisse der Pleopoden. Sodann aber ergaben sich verschiedene ganz neue Gesichtspunkte, namentlich durch die Entdeckung des Wasserleitungssystems, womit zugleich manchen bisherigen Unklarheiten ein Ende gemacht werden konnte. Meine eingehendere Arbeit (nebst Tafeln) wird in der Zeitschr. f. wiss. Zool. veröffentlicht, doch will ich über einen Teil meiner Untersuchungen das Folgende berichten:

**Bewegungen der Pleopoden im Wasser.** Die bisherigen Kenntnisse von den Bewegungen der Pleopoden sind so kümmerlich, daß sie sich fast allein auf die falsche Annahme beschränken, jede ins Wasser gebrachte Landassel setze ihre Pleopoden in fächernde Bewegungen, ähnlich dem *Asellus aquaticus*. Daß ein solches Fächeln zum Zwecke der Kiemenatmung bei den meisten Formen stattfindet, ist allerdings richtig, aber meine Versuche ergaben, daß sich die verschiedenen Oniscoideen-Gattungen höchst verschieden verhalten, ein Umstand, welcher für die Beurteilung der Kiemenatmung von größter Wichtigkeit ist.

Wenn bei *Ligidium* oder *Hyloniscus* das Pleopodenfächeln im Wasser aufgehört hat, dann sind diese Asseln stets als tot zu betrachten.

Bei *Oniscus* dagegen und allen mit Trachealsystemen ausgerüsteten Formen tritt nach dem Aufhören des Fächelns eine mehrstündige Ohnmachtsperiode ein, innerhalb welcher die auf Fließpapier gebrachten Tiere sich meistens wieder erholen.

Vor allen Dingen zeigt aber das Pleopodenfächeln selbst sehr große Verschiedenheiten, denn die Zahl der Schwingungen in einer Minute ist sowohl nach den Arten als auch nach der Dauer des Wasseraufenthaltes verschieden. Ich will nur erwähnen, daß ich an *Porcellio scaber* bei 14° R. nach 2—3 $\frac{1}{2}$ stündigem Wasseraufenthalt 60 Pleopodenschwingungen, nach 6 $\frac{3}{4}$ stündigem dagegen nur noch 40 in einer Minute beobachtete. Die Armadillidien zeigen im Vergleich mit *Oniscus* und *Porcellio* viel langsamere und kürzer dauernde Pleopodenschwingungen. So zählte ich an *A. portofinense* Verh. bei 14° R. während des Anfangs des Wasseraufenthaltes in einer Minute nur 6 Pleopodenschwingungen. Endlich bei *Arma-*

*dillo officinalis* finden im Wasser überhaupt keine Pleopodenbewegungen mehr statt, entsprechend dem recht eigenartigen Bau der Pleopoden.

Gegen das Wasser verhalten sich die Oniscoideen aber auch insofern sehr verschiedenartig, als Kugler wie *Cylisticus* und *Armadillidium*, wenigstens so lange sie eingerollt sind, an der Wasseroberfläche schwimmen, während *Armadillo* stets wie ein Stein untersinkt. Sehr verschiedenartig ist die Menge der Luftbläschen, welche die einsinkenden Asseln mit sich nehmen. Während man an den Ligidien kaum Luftbläschen bemerkt und ihre Zahl bei *Oniscus* bescheiden bleibt, wird von *Armadillidium* und *Armadillo* und auch von *Porcellio scaber* und *picus* ein so beträchtliches Quantum Luft mitgenommen, daß diese Asseln im Wasser meistens umherflottieren, also zeitweise ungefähr das spezifische Gewicht des Wassers besitzen.

**Bewegungen der Pleopoden in der Luft.** Da den Pleopodenbewegungen im Wasser die Bedeutung zukommt, durch fortgesetztes Schlagen immer frische, gelöste Luft enthaltende Wasserteilchen den Kiemen zuzuführen, so könnte man vielleicht zur Annahme geneigt sein, solche Bewegungen wären innerhalb der Luft überflüssig. In der Tat wird man an Landasseln, namentlich wenn sie ruhig dasitzen, in der Regel keine Pleopodenbewegungen wahrnehmen können. Trotzdem finden solche statt und zwar einmal namentlich bei Ortsveränderungen durch Drehungen des ganzen Pleons oder der hinteren Segmente desselben, sodann infolge von Wasseraufnahme, welche die natürlichen Verhältnisse verursachen, sei es die Nässe des Untergrundes oder der Pflanzen, oder Tautropfen oder Regengüsse. Bei Wasseraufnahme gelangen die Pleopoden wieder in Verhältnisse, welche denen des Aufenthalts im Wasser ähnlich sind.

Setzt man einer Landassel, z. B. einem *Porcellio*, mit einem spitzen Pinsel einen Wassertropfen auf den Rücken, so kann man in kurzer Zeit, also etwa nach einer Minute, beobachten, auch wenn das Wasser am vordersten Trunkustergit abgesetzt wurde, daß es plötzlich zwischen den Pleopoden angelangt ist und diese zu schwingenden Bewegungen veranlaßt. Ist der Sauerstoff des Wassertropfens verbraucht, dann wird derselbe beseitigt und zwar teilweise durch Aufnahme in den Enddarm, der sich bekanntlich zwischen den Uropodenpropoditen öffnet, teilweise durch die Uropodenendopodite, welche unter wiederholten wippenden Bewegungen des Pleons kleine Tröpfchen an den Untergrund abgeben, wobei sie selbst dicht zusammengelegt gehalten werden.

Um festzustellen, ob auch aktiv von den Landasseln selbst Wasser aufgenommen werden kann, brachte ich mehrere *Porcellio scaber* 12 Stunden lang in eine trockene Glaskapsel, damit

sie für Feuchtigkeit empfänglich würden. Als sie dann am andern Tage auf Fließpapier gesetzt wurden, welches durch einige Wassertropfen reichlich befeuchtet war, sogen sie das Wasser begierig auf und zwar nicht etwa mit den Mundwerkzeugen, sondern vermittelst der zusammengelegten Uropodenendopodite, welche unter wippenden Pleonbewegungen ihre Enden oftmals in die Feuchtigkeit eintauchten. Als Folge dieser Aufsaugung des Wassers trat dann nach kurzer Zeit wieder ein schwingendes Wogen der Pleopoden ein.

Die genannte Tätigkeit der Uropoden ist für das Leben der meisten Landasseln eine so wichtige, daß man ruhig sagen kann, so lange diese physiologische Bedeutung derselben unbekannt war, mußte ein beträchtlicher Teil der Lebenserscheinungen der Asseln rätselhaft bleiben und es mußten dann Urteile zustande kommen, wie dasjenige Beplers a. a. O. S. 19: „Eine direkte Aufnahme von Wasser von außen halte ich für gänzlich ausgeschlossen.“ Ebenso falsch ist die Meinung: „Ähnliches gilt für den Aufenthalt der Tiere im Freien, wo man sie niemals (!) an eigentlich nassen Stellen sitzen sieht.“ — Schon durch die Literatur hätte Bepler vor solch irrigen Äußerungen bewahrt werden können, hat doch schon Carl in seinen schweizerischen Isopoden mitgeteilt, daß „*Trichoniscus pusillus* mit lebenden Insektenlarven im Bachwasser unter einem Stein gefunden wurde“. —

**Leben der Landasseln im Wasser.** Mehrere Autoren machten bereits Versuche über den Aufenthalt der Landasseln im Wasser, erzielten aber durchaus keine befriedigenden Ergebnisse, aus Gründen, über welche ich bereits in meiner ausführlicheren Arbeit gesprochen habe. Bepler machte namentlich den Fehler, daß er die Tiere vorwiegend in unnatürliche Verhältnisse versetzte. Auf verschiedene Vorsichtsmaßregeln habe ich an anderer Stelle ebenfalls hingewiesen.

Aus meinen Experimenten ergab sich, daß wir die Ligiiden und Trichonisciden als amphibische Isopoden von den eigentlichen Landasseln zu unterscheiden haben, denn die Angehörigen dieser Familien können eine oder gar mehrere Wochen im Wasser aushalten, ohne mit der Luft in Berührung kommen zu müssen. Alle wirklichen Landasseln dagegen bringen es noch nicht auf drei Tage Wasserleben, doch können sie sämtlich (*Oniscus*, *Porcellio*, *Cylisticus*, *Armadillidium* und *Armadillo*) wenigstens zehn Stunden im Wasser aushalten ohne zu sterben. Somit besitzen alle Landasseln, einerlei ob ihnen echte Kiemen zukommen oder nicht, die Fähigkeit, sich aus stehendem oder langsam fließendem Wasser auch bei mehrstündigem Aufenthalt in demselben, leicht wieder in die Luft emporzuarbeiten.

Stärker bewegtes Wasser dagegen ist den Oniscoideen verderblich, weil sie keine Organe besitzen, um sich gegen Strö-

mungen halten zu können. Deshalb trifft man sie auch selten in sandigen und kiesigen Ufergebieten der Flüsse und Bäche.

Versuche, welche ich mit einer von Wasser umgebenen Steininsel unternahm, ergaben, daß Ligidien ohne Scheu das Wasser aufsuchten und wiederholt Wasser und Land wechselten, während *Armadillidium* und *Cylisticus* dauernd auf der Insel blieben und *Armadillo* nur im Anfang, also vorübergehend und auch nur teilweise ins Wasser marschierte.

**Pleopodenamputationen.** Auch Pleopodenamputationen sind von verschiedenen Forschern unternommen worden, um dadurch ein Mittel zu gewinnen zur Beurteilung der Bedeutung der Exopodite für die Atmung.

Schon Duvernoy und Lereboullet waren in dieser Hinsicht zu wichtigen Ergebnissen gekommen, worüber Gerstäcker 1882 in Bronn's Klassen u. O. d. Tierreichs (4.,—6. Lief.) also berichtet: „Werden die vier vorderen mit den weißen Körpern versehenen Decklamellen einem *Porcellio* abgeschnitten, so erfolgt stets sehr bald der Tod. Einen geringeren Einfluß hat die Wegnahme der drei hinteren Paare der Decklamellen, während die beiden mit den Luftkammern versehenen vorderen erhalten bleiben.“

Neuere von Bepler und Herold unternommene Amputationsversuche haben keinen Fortschritt gebracht, im Gegenteil eher Zweifel erweckt, ob die älteren Angaben richtig seien. Die Versuche sind weder in der genügenden Anzahl noch mit der notwendigen Vorsicht ausgeführt worden. Über die Amputationsweise und einige Vorsichtsmaßregeln bei meinen Versuchen findet man Näheres in der eingehenderen Arbeit.

Die Stärke der bei den Amputationen der Exopodite eintretenden Blutung ist sehr verschieden. Im allgemeinen konnte ich feststellen, daß, je breiter die Exopodite angewachsen sind, desto mehr Leibesflüssigkeit aus der Wunde hervorquillt und zugleich, daß die Exopodite um so breiter angewachsen sind, je stärker bei der betreffenden Form die Trachealsysteme entwickelt sind.

Während bisher nur von *Porcellio* im allgemeinen oder von *Porcellio scaber* allein die Rede gewesen ist, haben meine Experimente den Beweis erbracht, daß sich innerhalb der bisherigen Gattung *Porcellio* sehr große Gegensätze vorfinden. Während nämlich meine Versuche mit *Porcellio scaber* die vollständige Übereinstimmung mit Duvernoy und Lereboullet ergaben, zeigte sich *P. balticus* sehr abweichend. Bei *Porcellio scaber* hat auch nach meinen Versuchen die Entfernung der 1. und 2. Exopodite stets den Tod zur Folge, beweist also die wesentliche Bedeutung der Trachealsysteme für das Leben dieser Asseln. Dagegen kann man bei *Oniscus murarius* und *Porcellio balticus* sämtliche Exopodite entfernen, ohne daß sich eine Benachteiligung der Tiere wahrnehmen ließe. Viel-

mehr habe ich solche Operierte monatelang beobachtet und vollkommen gesund gefunden. Da *Porcellio balticus* fünf, *scaber* aber nur zwei Paar Trachealsysteme besitzt, scheint hier ein rätselhafter Widerspruch vorzuliegen. In meiner Hauptarbeit habe ich jedoch durch die Besprechung der Unterschiede im Bau der Pleopoden beider Arten gezeigt, daß dieser Widerspruch nur ein scheinbarer ist, der sich durch die verschiedene Beschaffenheit der Exo- und Endopodite vollkommen erklären läßt.

Durch eine Reihe von Experimenten habe ich ferner bewiesen, daß der Tod, welcher bei bestimmten Arten wie *P. scaber* nach Entfernung der 1. und 2. Exopodite eintritt, nicht auf die starke Blutung zurückgeführt werden kann. Amputationen von *Armadillidium portofincuse* ergaben im wesentlichen dasselbe wie bei *Porcellio scaber*. *Armadillo officinalis* ist bemerkenswert, weil diese Assel im Gegensatz zu den übrigen die bei einer Amputation ausquellende Leibesflüssigkeit mit den Mundwerkzeugen aufschlüpft. Dagegen hatte eine zweimalige Blutung, die ebenso stark war wie bei *P. scaber* nach Entfernung der 1. und 2. Exopodite, keine vitale Schädigung zur Folge, so lange noch zwei (von den fünf) Paar Trachealsystemen erhalten blieben.

**Das Wasserleitungssystem.** Nichts ist für die Atmung und die Atmungsorgane der Landasseln bezeichnender als derjenige Komplex von Einrichtungen, welchen ich unter der Bezeichnung Wasserleitungssystem zusammengefaßt habe. Merkwürdigerweise sind aber gerade diese Zusammenhänge allen bisherigen Forschern so völlig verborgen geblieben, daß sich schon daraus einige grundfalsche bisherige Anschauungen leicht erklären lassen. Es gibt ein höchst einfaches Mittel, um das Wasserleitungssystem sozusagen ad oculos zu demonstrieren. Man bringe nämlich mit einem spitzen Pinsel einige kleine Tröpfchen einer roten Flüssigkeit auf die vordersten Trunkustergite und zwar möglichst an die Grenze des 1. und 2. Tergites und man wird meistens schon nach einer Minute beobachten können, wie die Flüssigkeit zwischen den Tergiten einsinkt und bald darauf zwischen den Pleopoden angelangt diese zum Fächeln veranlaßt. Hat man nun das Beobachtungsobjekt auf den Boden einer Glaskapsel gesetzt und betrachtet diese von unten her, dann ergibt sich das merkwürdige Schauspiel, daß z. B. bei einem *Porcellio* nicht nur die Pleopoden gerötet sind, sondern auch zwei Längsstreifen, welche sich neben den Gelenken der sieben Beinpaare unten am ganzen Trunkus entlang ziehen. Dasselbe Schauspiel ergibt sich bei *Oniscus* und *Armadillidium*.

Wie kann eine am 1. und 2. Tergit angebrachte Flüssigkeit nach so kurzer Zeit sich an den Pleopoden befinden? —

Auf den Seitenteilen der Trunkussternite ziehen sich zwischen den Grundgelenken der *Basalia* der sieben Beinpaare eigentümliche Streifen hin, die ich in ihrer mehr oder weniger starken Ausprägung bei zahlreichen Landasseln beobachtet habe und für *Armadillo officinalis* zum ersten Male auf S. 383 in meinem 15. Isopoden-Aufsatz erwähnte (Archiv f. Biontologie, Bd. II, Berlin 1908). Auf die in diesen Streifen stehenden Blättchenreihen von *Armadillo* habe ich das pfeifende Sausen dieser Kugler zurückgeführt. Bei *Armadillo* haben wir es jedoch mit einer sekundären Verwertung der Streifen-Blättchenreihen und überhaupt mit einer Ausnahme-Funktion zu tun, während die primäre Hauptbedeutung derselben erst jetzt durch das Wasserleitungssystem klargestellt wird.

Zwischen sämtlichen Einlenkungsstellen der *Basalia* treten bei den Landasseln Längsrinnen auf, welche ich als **interbasale** bezeichnen will. Sie werden im allgemeinen von vorn nach hinten länger, sind also in den Seitenteilen des 5. bis 7. Sternites am stärksten ausgeprägt. Jede Längsrinne stellt aber nicht nur eine Vertiefung vor, sondern sie wird jederseits von einem aus zahlreichen Kutikularfortsätzen gebildeten Längsfelde flankiert. (Abbildungen findet man in meiner Hauptarbeit.) Das innere Längsfeld besteht größtenteils aus Blättchenreihen und zwar ist die innen dicht an der Längsrinne entlang ziehende Blättchenreihe die wichtigste, da sie aus länglichen, zungenförmigen Fortsätzen besteht, welche so angeordnet sind, daß sie mit ihren schmalen Seitenrändern sich dicht aneinderschließen. Weiter nach innen folgen noch mehrere Reihen kürzerer und nach innen immer kürzer werdender, schuppenähnlicher Fortsätze, die schließlich in eine wellige Struktur übergehen. Die zungenförmigen Fortsätze (Zungenblättchen) der größten Blättchenreihe sind so dicht angeordnet, daß sie sich mit ihren Rändern berühren oder oft auch noch etwas übereinandergreifen. Die Längsrinnen selbst, welche sich nach vorn verengen und nach hinten allmählich erweitern, sind teilweise durch bogige Querriefen ausgezeichnet.

Das äußere, die Längsrinnen begleitende Längsfeld enthält keine regelmäßigen Blättchenreihen, sondern besteht aus zahlreichen zerstreuten Spitzchen und Höckerchen, welche nicht die Größe der Zungenblättchen erreichen.

An einem mit roter Flüssigkeit behandelten *Oniscus* oder *Porcellio* läßt sich leicht feststellen, daß dieselbe überall von den Längsfeldern und besonders den Blättchenreihen aufgesogen worden ist, während die Nachbarschaft außen und innen nicht imstande ist, die Flüssigkeit aufzunehmen. Da die Längsfelder und Blättchenreihen vorn und hinten bis an die intersegmentalen Falten und an die Beingelenke reichen und

die äußeren Längsfelder sich auch noch um die Beingelenke fortsetzen, so entstehen zwei die intersegmentalen Falten verbindende Längsfluren. Jede intersegmentale Falte, in welcher die Flüssigkeit aufgenommen wird, wirkt als gebogene Kapillarröhre, während von diesen aus die Längsfelder und namentlich die Blättchenreihen durch Adhäsion die Flüssigkeit in sich aufsaugen, unterstützt durch die in ihren Gelenken sich drehenden Beine.

Die Flüssigkeit geht aber von den Gelenken des 7. Beinpaars auf die Pleopoden über und wird von deren Zwischenräumen, welche ebenfalls kapillare Spalten darstellen, aufgesogen.

Somit bilden die intersegmentalen Falten, die Längsfelder und die Pleopoden ein einziges zusammenhängendes Kapillarsystem oder eine Wasserleitung für die Tropfen, mit welchen die Asseln bei irgendeiner Gelegenheit behaftet werden. Dieses kapillare Wasserleitungssystem dient teils der Abführung des unerwünschten Wassers, teils der Nutzbarmachung desselben zu vorübergehender Kiemenatmung.

Die ab- und zuführende Tätigkeit der wassersaugenden, innen abgeflachten oder ausgehöhlten und durch ihr Zusammentreten ebenfalls eine Kapillarröhre bildenden Uropodenendopodite wurde schon besprochen. Eine vermittelnde Rolle zwischen den 5. Pleopoden- und den Uropodenendopoditen einerseits, sowie dem aufsaugenden Enddarm anderseits bilden die behaarten Ränder der Uropodenpropodite.

Behaftet man Landasseln, welche Trachealsysteme besitzen, mit roter Flüssigkeit, dann heben sich diese auch bei starker Bepinselung der Tergite stets rein weiß von dem übrigen unten roten Pleon scharf ab, ein Beweis dafür, daß die Flüssigkeit die Eingänge der Luftkanäle nicht erreicht.

Wird auf dem Rücken eine größere rote Flüssigkeitsmenge angebracht, dann tritt nicht nur ein starkes Pleopodenfächeln ein, sondern die Flüssigkeit gelangt auch an die Mundwerkzeuge und da auch diese rhythmische Bewegungen vollführen, wird ein Teil der Flüssigkeit durch Mund und After aufgenommen.

Für Kiemenatmung ist die im Wasser gelöste Luft maßgebend, deren Menge aber von der reichlichen Durchlüftung des Wassers abhängig ist. Das Wasserleitungssystem bewirkt nun vermittelt der Längsfluren durch die Stäbchenreihen eine reichliche Berührung von Wasser- und Luftteilchen und ist somit auch imstande, die geringe Wassermenge, welche sich zwischen den Pleopoden bewegen kann, an Sauerstoff zu bereichern und damit die Abnutzung dieses Wasserquantums zu verzögern.

Das im Vorigen besprochene Wasserleitungssystem kommt nur solchen Landasseln zu, welche mit leitungsfähigen Uropodenendopoditen versehen sind, es fehlt daher den Ligiiden und Trichonisciden, weil diese Asseln, die schon als amphibische hervorgehoben wurden, stets in so feuchten Gebieten leben, daß sie einer besonderen Einrichtung zur Wasseraufnahme nicht bedürfen.

Aber auch die Gattung *Armadillo* verhält sich abweichend. Bei ihr beruht das jedoch nicht auf ihrem Leben in feuchter Umgebung, sondern sie kann im Gegenteil an recht trockenen Orten existieren. Meine wiederholten Versuche mit *Armadillo officinalis*, an den Tergiten abgesetzte rote Tröpfchen an die Pleopoden gelangen zu lassen, hatten stets ein negatives Ergebnis, denn die Flüssigkeit wird von den intersegmentalen Spalten überhaupt nicht aufgenommen. Daß auch bei *Armadillo* interbasale Längsfelder und Stäbchenreihen vorkommen, erwähnte ich schon. Wenn also die Flüssigkeit trotzdem nicht fortgeleitet wird, so liegt das an besonderen, die Aufsaugung verhindernden Strukturverhältnissen der Tergite. Dem Mangel des Wasserleitungssystems bei *Armadillo* entsprechen aber verschiedene wichtige Verhältnisse, nämlich die Dicke des Hautskelettes, welche die Austrocknung verhindert, aber das Sinken im Wasser bewirkt, ferner die schwache Ausbildung der Uropodenendopodite und schließlich die besonders reichliche Entwicklung der an allen Exopoditen vorkommenden Trachealsysteme, welche eine so ausgiebige Atmung verbürgen, daß auf die Kiemenatmung ganz verzichtet werden konnte. Die *Armadillos* sind also der vollendete Typus ausgesprochenster, reiner Landasseln.

Trotzdem kommen auch ihnen wie allen Oniscoideen an den 3. bis 5. Pleopoden gut entwickelte Endopodite zu. Da diese aber normalerweise mit Wasser nicht mehr in Berührung kommen, so bilden sie Blutsäcke, welche den Sauerstoff der Luft dieser unmittelbar entnehmen wie die Coxalsäcke der Tracheaten.

Bepler, welcher das Wasser sozusagen als ein Gift für die Pleopoden der Landasseln betrachtete, war damit von der richtigen Auffassung der Atmung derselben unter allen Autoren am weitesten entfernt. Nach ihm sollte der Sauerstoff lediglich durch den Saft der Pleopodendrüsen den Atmungsorganen „in gelöster Form zugeführt“ werden. Wenn auch die fortgeschrittene Kenntnis der Trachealsysteme und die Entdeckung der Wasserleitung die beste Ablehnung der Anschauungen Bepler's sind, so muß doch zugleich betont werden, daß der ölartige Saft der Pleopodendrüsen, welcher nur als ein zeitweiser Schutz der zartesten Pleopodenteile dienen kann, überhaupt in einem viel zu spärlichen Quantum abgesondert wird, um die ihm zgedachte Rolle spielen zu können.

Die Kräfte, welche bei der Wasserleitung der Landasseln mitwirken, sind also

1. die Schwerkraft, welche das auf die Tergite gelangende Wasser in die Intersegmentalspalten einsickern läßt. Viel wichtiger aber sind
2. Adhäsion und Kapillarität, indem sie das Wasser zur schnellen Verteilung bringen, während
3. die Muskelkraft der Pleopoden und Uropoden für Zu- oder Ableitung und Ausnutzung des Wassers sorgt,
4. die aufsaugende Tätigkeit des Enddarms und eventuell auch der Mundwerkzeuge, die bei Bedarf einen Teil des Wassers aufnimmt.

**Die Reusen der 5. Exopodite.** An der oberen (inneren) Fläche der 5. Exopodite treten eigentümliche zerschlitzte Kutikulargebilde auf, welche in eine quere Flur angeordnet sind. Herold, welcher diese „Schuppen mit härchenartigen Fortsätzen“ zuerst beobachtete, hielt sie für einen „Reusenapparat gegenüber den Exkrementen“.

Auch nach meinen Untersuchungen sind diese aus Strahlenhaaren zusammengesetzten Schranken fraglos Reusen, jedoch nicht oder wenigstens nicht in erster Linie zur Abhaltung von Kotteilchen, zumal ja die Fäces bekanntlich in großen, festen Stückchen abgegeben werden, sondern zur Durchsiebung des von hinten nach vorn fließenden Atemwassers, welches namentlich vom Boden her kleine Fremdkörperchen enthalten könnte, die den zarten Pleopodenteilen schädlich sind.

Da sich also diese Reusen ebenfalls als ein notwendiger Bestandteil des Wasserleitungssystems herausgestellt haben, folgt schon daraus, daß ihre Ausbildung nach den Arten eine recht verschiedene sein muß, wie ich tatsächlich festgestellt habe. Genauer findet man in meiner eingehenderen Abhandlung, doch will ich wenigstens so viel hervorheben, daß die Reusen sowohl den amphibischen Isopoden als auch *Armadillo* vollständig fehlen, desgleichen dem xerothermischen *Porcellio pruinosus* B. L., während sie z. B. bei *Oniscus* und *Porcellio ratzeburgii* sehr schön und langstrahlig ausgeprägt sind. Durch ihre verschiedenartige Ausprägung werden die Reusen geradezu ein Maßstab für die Beurteilung des Feuchtigkeitsbedürfnisses der einzelnen Arten der Landasseln.

**Über die *Oniscus*-Exopodite.** Zwischen den Formen ohne Trachealsysteme und denjenigen, bei welchen sie gut ausgeprägt sind, nehmen die *Oniscus* insofern eine interessante Mittelstellung ein, als an ihren Exopoditen Gebilde auftreten, welche ich als die primitivste Vorstufe zu Trachealröhren anspreche. Stoller glaubte in seiner Arbeit „On the organs of respiration of the *Oniscidae*“ (Biblioth. zool. Vol. 10, II. 25, 1899) wirkliche Luftkanäle

in den Exopoditen des *Oniscus murarius* aufgefunden zu haben. Mit Beppler und Herold stimme ich jedoch darin überein, daß sich Stoller geirrt hat und wirkliche Luftkanäle nicht vorhanden sind. Trotzdem sind die „lebhaft silbern glänzenden Streifen“ der Exopodite nicht lediglich „Reflex flacher, aber kantiger Rippen der Kutikula“, sondern der Ausdruck von radiär angeordneten, mit Wülsten abwechselnden Furchen, an der Oberlamelle der Außenlappen, durch welche die Luft an den Blutstrom der Exopodite näher herangeführt wird. Die Luft haftet in diesen Furchen so beträchtlich, daß sie auch an in Wasser getauchten Individuen noch etwa 5 Minuten lang beobachtet werden kann. Diese luftführenden Furchen der *Oniscus* betrachte ich als eine phylogenetische Vorstufe zu den Außenlappen-Trachealröhren, welche bei den Porcellionien mit fünf Paar Trachealsystemen vorkommen.

**Anpassungen der Exopodite an die Endopodite.** Während bei den amphibischen Oniscoideen des Landes auffallende Anpassungen der Exopodite an die Endopodite nicht zu bemerken sind, trifft man sie um so deutlicher bei allen Formen mit Wasserleitung und es ergibt sich hieraus wiederum der Schluß, daß auch diese Anpassungen mit dem Wasserleitungssystem zusammenhängen. Man hätte sie zwar schon längst berücksichtigen sollen, aber tatsächlich sind sie bisher ebensowenig beobachtet worden wie die Wasserleitung erkannt wurde. Die physiologische Bedeutung der Anpassungen der Exo- an die Endopodite liegt darin, daß beide möglichst nahe aneinander gedrängt werden und dadurch die Austrocknung möglichst verhindert wird, auch wenn sich die betreffenden Formen nicht an besonders feuchten Orten aufhalten.

Bei den Formen mit Wasserleitung bemerkt man an den 3. bis 5. Exopoditen, wenn man sie von oben (innen) her betrachtet, leicht, daß sie ein mehr oder weniger breites Stück weiter nach außen reichen als die Endopodite. Sie sind nämlich oben zur Aufnahme des Endopodit tellerartig ausgehöhlt, während die äußere Grenze dieser Aushöhlung von einer gebogenen Kante gebildet wird, die ich Muldenfalte nenne. Die Muldenfalte legt sich also an den Außenrand des Endopodit und teilt das Exopodit in zwei Abschnitte. Der größere innere ist ausgehöhlt durch die Kiemenmulde, während der größere äußere oder Außenlappen stets eine höhere Lage einnimmt.

Bei den Porcellionien mit fünf Paar Trachealsystemen und zwar in der Hauptgruppe der mit *rathkei* verwandten Formen treten an den 3. bis 5. Exopoditen oben (innen) zweierlei Leisten auf, von welchen die inneren Muldenfalten sind, die äußeren dagegen als Trachealfeldleisten zu unterscheiden sind, weil sie die innere Grenze jener Gebiete der Außenlappen bilden, innerhalb

welcher stets die Trachealsysteme münden und welche ich deshalb als Trachealfelder bezeichne. Die Unterscheidung von Muldenfalten und Trachealfeldleisten ist vergleichend-morphologisch schon deshalb wichtig, weil sie uns ermöglicht, die an den 1. und 2. Exopoditen (denen bekanntlich bei Porcellioniden keine Kiemenendopodite zugesellt sind) allein auftretenden treppigen Absetzungen mit Sicherheit als Trachealleisten anzusprechen.

**Zwei Arten von Atemöffnungen.** Diejenigen Mündungen der Trachealsysteme, welche bisher allein bekannt geworden sind, befinden sich (wenn wir von *Tylos* und *Syspustus* absehen) stets unter den eben genannten Trachealfeldleisten und zwar handelt es sich um den breiten Austritt des Schaftes der baumartig verzweigten Atmungskanäle, wobei an jedem Exopodit nur eine derartige Mündung vorkommt, wie z. B. bei *Porcellio scaber*, oder mehrere wie bei den *Armadillidium*-Arten. Grundsätzlich verschieden hiervon sind Ausmündungen der Trachealsysteme, welche ich bei den mit fünf Paaren derselben ausgerüsteten *Porcellio*-Gruppen nachgewiesen habe. Hier öffnet sich das einzelne Trachealsystem nicht mit dem aus der Vereinigung der einzelnen Verzweigungen entstehenden Hauptrohr unter der Trachealfeldleiste, sondern es ziehen mehr oder weniger feine Trachealrohre quer durch die Außenlappen ganz bis an deren Außenrand und münden hier in sehr kleinen Mikrostomata, die ich sowohl mikroskopisch als auch experimentell, d. h. durch direkte Austreibung der Luft nachgewiesen habe. Die Mikrostomata und ihre Ausführöhrchen lassen sich mit Sicherheit nur an frisch amputierten Exopoditen nachweisen. Die Wandungen sind so überaus zart, daß sie an konservierten Objekten um so weniger bemerkt werden, als die Beobachtung durch Gewebe, Blutkörperchen und Struktur des Trachealfeldes u. a. behindert wird.

Die Zahl der Mikrostomata, deren ich z. B. an den 1. Exopoditen von *Porcellio balticus* Verh. 12—13 beobachtete, ist nicht nur nach den Pleopodensegmenten, sondern auch nach Arten recht verschieden.

Während die bisher bekannten Atemöffnungen der Landasseln den Charakter von zentralen Organmündungen haben, müssen die Mikrostomata der Porcellionen mit fünf Paar Trachealsystemen als peripherische Öffnungen aufgefaßt werden.

Die *Armadillidium*-Arten schließen sich hinsichtlich der Mündungen der Trachealsysteme an die Porcellionen mit zwei Paaren derselben. Während aber diese mit den letzteren auch in der Zahl der Systeme übereinstimmen, besitzt *Armadillo* wieder fünf Paar Trachealsysteme, die in tiefen, taschenartigen Spalten der Außenbezirke münden. Trotzdem entsprechen die Mündungen derselben denen von *Armadillidium*.

**Die Entstehung der Landasseln.** Nach ihren Atmungsorganen zerfallen die *Oniscoidea* in drei natürliche Superfamilien, nämlich 1. *Hypotracheata* (*Tylos* und *Sypastus*) mit frei in der Unterlamelle der Exopodite mündenden Trachealsystemen, 2. *Atracheata* (die amphibischen Asseln) ohne Trachealsysteme und ohne Wasserleitung und 3. *Pleurotracheata* mit Wasserleitungssystem und meistens auch mit Trachealorganen.

Diese drei Hauptgruppen sind alle unter denjenigen vertreten, welche ich als *Halopetrophile* zusammenfasse und für welche ich als Vertreter nenne die Gattungen *Ligia*, *Tylos*, *Stenophiloscia*, *Halophiloscia*, *Armadilloniscus*, *Stenoniscus*, *Parustenoniscus* u. a. Die Halopetrophilen, d. h. die nur an felsigen Meeresgestaden, an vom Meere bespülten oder wenigstens befeuchteten Orten vorkommenden Oniscoideen betrachte ich als die phylogenetische oder biologische Vorstufe für die zahlreichen vom Meere emanzipierten amphibischen oder echten Landasseln.

Eine Ausnahme macht die Gattung *Tylos* insofern, als sie die einzige halopetrophile ist, welche Trachealsysteme besitzt. Da sie nun auch durch ihr Kugelvermögen sich scharf von den übrigen Halopetrophilen unterscheidet, so betrachte ich sie als eine von Landformen abstammende Gruppe von Rückwanderern, deren Entstehung man sich als durch sinkende Inselgruppen begünstigt vorstellen kann.

In den Halopetrophilen haben wir es also mit amphibischen Meeresküstenbewohnern zu tun, die sich zwar mehr oder weniger auf dem Lande bewegen und wie *Ligia* und *Halophiloscia* sogar zeitweise im Sonnenschein tummeln können, von der feuchten salzigen Seeluft und der Meereswasser-nässe aber trotzdem so abhängig sind, daß sie sich nicht in die von Landpflanzen besiedelten Gebiete hineinwagen. Durch ihr teilweises Landleben liefern sie aber die natürliche Grundlage zur Entstehung wirklich terrestrischer Isopoden und bilden daher die biologischen Übergangsformen vom Meeresleben zum Landleben. Das Auftreten mehrerer Gattungen der Pleurotracheaten unter den Halopetrophilen, die aber sämtlich der Trachealsysteme entbehren (auch *Armadilloniscus* besitzt dieselben durchaus nicht und Budde-Lunds gegenteilige Angabe beruht auf einem Irrtum), führt zu dem Schlusse, daß die Wasserleitung bereits an den Meeresküsten entstanden ist und lange vor dem Auftreten der echten Trachealsysteme sich als wertvoll erwiesen hat.

Auf die amphibischen Halopetrophilen lassen sich zwar die amphibischen Landasseln zurückführen, aber es ist kein Zweifel, daß ohne den vorherigen Erwerb der Wasserleitung wohl nur wenige echte Landasselgattungen wie *Sypastus* entstanden sein

würden. Auch *Armadillo* ist nur denkbar unter der Voraussetzung einer Ableitung von Formen mit Wasserleitung, die bei diesen sekundär in Wegfall kam. So sehr nun die Oniscoideen mit Wasserleitung durch diese für ein Landleben begünstigt worden sind, so muß ein wirklicher Übergang zu demselben dennoch erschwert gewesen sein, da wir unter den Arten der genannten halopetrophilen Gattungen keine einzige kennen, welche ganz terrestrisch geworden wäre. Dagegen sind umgekehrt Formen bekannt, welche wie z. B. *Trichoniscus ombrae* Verh. zu ausgesprochen amphibischen Landgattungen gehören und trotzdem halopetrophile Lebensweise besitzen.

Wichtig ist es ferner, daß wir eine Anzahl von Landasseln kennen, welche zwar die eigentlichen Strandzonen und die direkte Berührung mit dem Meere vermeiden, aber die ihnen zunächst benachbarten, also noch vom Salzgehalt der Luft beeinflussten Küstengebiete mit oder ohne Landpflanzen aufsuchen, wie namentlich mehrere Arten der *Porcellio*-Untergattung *Nasigerio* Verh. so *Porcellio moebiusii*, *rhinozeros* und *gerstückeri* Verh., die man schon als parhalopetrophile unterscheiden kann.

## Über Entwicklungskorrelationen und Lokalrassen bei *Rana fusca*.

Von Bernhard Dürken (Göttingen).

In den Jahren 1909—1916 habe ich eine Anzahl von Abhandlungen veröffentlicht, welche sich mit Entwicklungskorrelationen bei *Rana fusca* Rösel befassen. Gegen einen Teil der darin enthaltenen Ergebnisse hat A. Luther (1916) Einsprüche erhoben. Dieser Einspruch geht zurück auf eine ungenaue Kenntnis meiner Arbeiten und auf die Betrachtung eines isolierten, aus dem Zusammenhang gerissenen Ergebnisses, das zudem unzutreffend formuliert ist, wie schon aus Luther's Überschrift „Über die angebliche ‚echte Entwicklungskorrelation‘ zwischen Auge und Extremitäten bei den Anuren . . .“ erhellt.

Zum Verständnis des folgenden dürfte ein kurzer Bericht über die in Frage kommenden Arbeiten am Platze sein.

Die erste Untersuchung (1911) ging aus von der Frage nach der Gleichwertigkeit des Kleinhirns bei den verschiedenen Wirbeltiergruppen (vgl. auch Referat in Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 79, 1912). Bei den Säugern ist das Kleinhirn mächtig entwickelt und funktioniert als Koordinationsorgan für die Bewegung der Extremitäten. Sehen wir hier ab von allen anderen Wirbeltieren und betrachten wir der Kürze halber nur die Verhältnisse bei den Anuren. Bei diesen ist das Kleinhirn nur eine kleine Platte, seine Ausbildung steht in gar keinem Verhältnis zur Bedeutung der Extremitäten.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Verhoeff Karl Wilhelm [Carl]

Artikel/Article: [Zur Kenntnis der Atmung und der Atmungsorgane der Isopoda-Oniscoidea. 113-127](#)