

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Herausgegeben von

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

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

40. Band

Juli 1920

Nr. 7

ausgegeben am 1. Juli 1920

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

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, Alte Akademie, alle übrigen (nach vorheriger Anfrage) an Herrn Prof. Dr. K. Goebel, München, Menzingerstr 15, einzusenden zu wollen.

Inhalt: W. Lipps, Experimentelle Untersuchungen über den Fortpflanzungswechsel bei *Stylaria Lacustris*. S. 289.

J. G. Schaefer, Die Totenstarre und ihre Beziehung zur Kontraktion. S. 316.

S. Galaat, Ein Kratzreflex des geköpften *Carabus auratus*. S. 335.

Experimentelle Untersuchungen

über den Fortpflanzungswechsel bei *Stylaria Lacustris*.

Von Walter Lipps, Zoolog. Institut München.

Material und Methoden.

Die Aufgabe, die ich in nachfolgenden Untersuchungen bearbeitet habe, ist die Ermittlung der Faktoren, die bei *Stylaria lacustris* die Bildung von Geschlechtsorganen hervorrufen.

Ich habe zu diesem Zwecke sowohl Beobachtungen im Freien gemacht, als auch eine größere Zahl von Kulturen angesetzt, in denen ich die Tiere längere Zeit unter bestimmten bekannten Existenzbedingungen gezüchtet habe.

Als Zuchtgefäße verwendete ich teilweise kleine Einmachgläser, doch das nur in den Fällen, wo es sich um Massenkulturen handelte und nicht auf eine genaue Kontrolle sämtlicher Individuen ankam. In allen anderen Fällen nahm ich kleine Glasdosen, in denen ich die Tiere dann meistens einzeln züchtete und die außer dem Wasser nur ein kleines Stückchen veralgtes Schilfblatt als Futter enthielten, so daß eine ganz exakte Beobachtung möglich war. Natürlich mußte ich in diesen kleinen Gefäßen das Wasser alle 2—3 Tage wechseln und ich habe bei dieser Gelegenheit auch immer allen Detritus entfernt, so daß nie Schlamm den Boden bedeckte, durch den Tiere der Beobachtung hätten entgehen können. Um mit dem Futter nicht Eier oder Schädlinge einzuschleppen, habe ich es einem besonders zu diesem Zweck gehaltenen Aquarium entnommen,

in dem ich faulende Schilfblätter und andere Pflanzenteile der Vergalung aussetzte und wo ich einwandfrei feststellen konnte, daß es weder Naiden noch irgend welche Schädlinge enthielt. Während ich anfangs bei Beginn einer Kultur gleich eine größere Menge Futter in die Glasdose gab, habe ich späterhin nur mehr soviel zugegeben, daß es nach 2—3 Tagen aufgezehrt war und es dann gleichzeitig mit dem Wasserwechsel durch neues ersetzt, da sonst der Überschuß an Futter den Tieren leicht als Schlupfwinkel hätte dienen können.

Von Versuchen über den Einfluß verschiedener Fütterungsgrade ließ ich bald ab, da Maßbestimmungen bei der rein vegetabilischen Nahrung von *Stylaria* schwer durchzuführen waren und sich außerdem vor allen Dingen kleine Exemplare sehr empfindlich gegen Nahrungsmangel zeigten. Soweit aber meine Feststellungen reichen, glaube ich nicht, daß Qualität oder Quantität der Nahrung ein für die Fortpflanzungsart ausschlaggebender Faktor sind.

Außer mit dieser Versuchsanordnung legte ich auch noch Kulturen vegetativer Individuen in großen Glasschalen an, bei denen ich täglich mit der Pipette einige Zentimeter Wasser entnahm, um so eine allmähliche Verringerung des Wasserstandes zu erzielen, die einer sich über Wochen hinziehenden langsamen Verdunstung gleichkam. Auch diese Versuche zeitigten kein Ergebnis, sondern die Tiere blieben rein vegetativ und wiesen auch sonst keine Veränderungen auf.

So habe ich mich in der Hauptsache auf Wärme- und Kältekulturen beschränkt und glaube auch in der Temperatur das für den Fortpflanzungswechsel entscheidende Moment gefunden zu haben.

Das Material, das ich verwendet habe, in vegetativer Vermehrung begriffene Tiere, stammte aus Tümpeln am Starnberger- und Ammersee und wurde entweder für jede neu anzulegende Kultur frisch aus diesen Fangplätzen entnommen, oder es wurden dazu vegetative Abkömmlinge einer Kultur verwendet, die schon eine oder mehrere Generationen hindurch unter bekannten Bedingungen gezüchtet worden waren.

Ich bin mir bewußt, daß ich so von keinem gleichartigen Material in meinen Kulturen ausgegangen bin, und habe diesen Übelstand durch genaue ständige Kontrolle des Materials am Fangort und gleichzeitige Anlegung von Parallelkulturen bei andern Temperaturen auszugleichen gesucht.

Junge Individuen aus Eiern zu ziehen gelang mir nicht. Das negative Ergebnis dieser Versuche glaube ich jedoch damit erklären zu können, daß die Eier von *Stylaria* nach ihrer Ablage eine längere Zeit der Ruhe durchmachen müssen. Ja vielleicht ist sogar ein kurzes Austrocknen oder Ausfrieren zu ihrer weiteren Entwicklung erforderlich.

So blieb mir nichts weiter übrig, als bei meinen Versuchen, die darauf hinielten, Geschlechtstiere hervorzurufen, immer von schon in vegetativer Fortpflanzung befindlichen Tieren auszugehen.

Als erstes will ich nun auf meine über diese Fortpflanzungsart gemachten Beobachtungen zu sprechen kommen.

Ungeschlechtliche Vermehrung bei *Stylaria lacustris*.

Die ungeschlechtliche Vermehrung von *Stylaria lacustris* bietet im Gegensatz zu der anderer nahestehender Oligochaeten, ja sogar Vertretern der engverwandten Gattung *Nais*, bemerkenswerte Unterschiede, die schon Anlaß zu einer Reihe von Untersuchungen gewesen sind. So wies als erster O. F. Müller darauf hin, daß man es bei diesem Tier mit zwei Arten von ungeschlechtlicher Fortpflanzung zu tun habe, einer Teilung ungefähr in der Mitte des einfachen Tieres und einer zweiten, weitaus häufigeren, die durch Neubildung aus dem „Aftergelenk“ des Muttertieres eingeleitet wird. Meines Wissens war es dann Schultze, der die genauen Vorgänge bei diesen Teilungen in der Folgezeit untersuchte und dabei die Feststellungen machte, daß bei den „Zeugungen aus dem Aftergelenk“ jeweils ein ganzes Segment des Muttertieres von dem Tochtertier übernommen wird, und so ersteres mit jeder Teilung um ein Segment verkürzt wird, während O. F. Müller noch der Meinung war, daß nur ein kleiner Teil des letzten mütterlichen Segments bei der Teilung an das Tochtertier überginge. Doch auch er hatte schon, so wie Schultze, die Beobachtung gemacht, daß von Zeit zu Zeit durch Wachstum des Afterendes bei dem Muttertier wieder eine Vermehrung der Segmente erzielt werden könne. Diesen Vorgang beschreibt er an einem mit einem Tochtertier versehenen Individuum, das, ohne daß die Ablösung stattgefunden hätte, durch Wachstum des Hinterendes eine Vermehrung um 5 Segmente erfahren hatte.

All diese Beobachtungen werden weiterhin auch von Tauber und Minor bestätigt und in kleineren Einzelheiten erweitert. Ich will hier nur kurz noch einmal den Verlauf der vegetativen Fortpflanzung schildern, wie ich ihn an meinem Material festzustellen des öfteren Gelegenheit hatte.

Als erstes Auftreten der vegetativen Fortpflanzung macht sich ungefähr in der Mitte des Individuums zwischen zwei Segmenten ein dunkler Querstrich als erster optischer Ausdruck für die beginnende Einschnürung bemerkbar. Vor und hinter diesem Querstrich geht nun eine starke Zellvermehrung vor sich, die an der nach vorn gewandten Seite neue Aftersegmente, an der nach hinten gewandten die Kopfsegmente des Tochtertieres entstehen läßt. Bevor nun noch diese Bildung neuer Segmente deutlich zu erkennen ist, tritt eine zweite Teilstelle am Muttertier auf, die kurz vor der ersten zwischen dem letzten und vorletzten der ursprünglich vorhandenen Segmente liegt, so daß nun nicht nur die neu entstehenden Aftersegmente zur Bildung eines zweiten Tochtertiers vom Muttertier getrennt werden, sondern auch das letzte alte Segment des Muttertiers zu dieser Neubildung herangezogen wird. Auf diese Weise wird die Segmentzahl des Muttertiers noch um ein weiteres Segment vermindert. Noch ehe die Abschnürung des ersten Tochtertiers beendet ist, können ein oder zwei Teilstellen zwischen dem jeweils letzten und vorletzten Segment des Muttertiers auftreten, was zu einer Kette von Individuen führt, in der das jeweils am weitesten

hinten gelegene Tier das älteste ist und normalerweise als erstes abgeschnürt wird. So wie O. F. Müller hatte auch ich oft zu beobachten Gelegenheit, daß, ehe noch die Abtrennung des ersten Tochtertiers eintritt, auch an diesen schon wieder die ungeschlechtliche Vermehrung ihren Anfang nimmt, und zwar wie bei der ersten Teilung des Muttertiers, mit einer Teilstelle, die in der Mitte des Tieres sich zwischen zwei Segmenten zu erkennen gibt.

Nimmt man also eine regelmäßige Zählung der Segmente und eine ständige Kontrolle über ihre Zugehörigkeit zu den einzelnen Kettengliedern vor, so ergibt sich ein Bild wie vorliegendes. Es handelt sich hierbei um eine bei Beginn der Aufzeichnung zweigliedrige Kette von insgesamt 34 Segmenten, von denen 19 auf das Muttertier, 15 auf das noch nicht abgeschnürte Tochtertier treffen. Daß die Abschnürung noch nicht stattgefunden hat, deute ich durch ein + Zeichen zwischen den Segmentzahlen der Teilstücke an. Das Muttertier bezeichne ich mit a, das in der Kultur als erstes abgeschnürte Tochtertier mit b und die weiterhin von dem Muttertier sich direkt ablösenden Tochtertiere mit den fortlaufenden Buchstaben des Alphabets. Die in meiner Aufzeichnung am 9. Tage durch Teilung des noch nicht abgeschnürten Tochtertiers b entstehenden Glieder habe ich mit b_1 und b_2 , die am 21. Tage aus einer Teilung von b_1 entstehenden Glieder mit b_1 und b_2 benannt.

1. Tag	a b 19 + 15.	3. Tag	a c b 18 + 1 + 24.
4. Tag	a c b 18 + 6 + 26.	8. Tag	a c b 18 + 14 + 32.
9. Tag	a c b_1 b_2 18 + 17 + 23 + 14.	11. Tag	a d c b_1 b_2 17 + 1 + 21; 23 + 18.
15. Tag	a d c b_1 b_2 17 + 9 + 26; 23 + 19.	16. Tag	a d c b_1 b_2 17 + 12 + 30; 23 + 19.
18. Tag	a d c_1 c_2 b_1 b_2 17 + 16 + 25 + 10; 23 + 19.	21. Tag	a c d c_1 c_2 b_1 b_2 b_2 16 + 1 + 22; 25 + 15; 22 + 6 + 19.

Sind diese Teilungen so eine Zeitlang vor sich gegangen und ist damit die Länge des Muttertieres um ein bedeutendes herabgemindert, so tritt durch Wachstumsvorgänge im Afterende eine Regeneration der verloren gegangenen Segmente ein, meist nachdem vorher die Teilungsvorgänge zum Stillstand gekommen sind. Erst nachdem das Muttertier wieder eine Länge von 30—40 Segmenten erreicht hat, treten diese durch eine Teilung in der Mitte von neuem in Erscheinung. In meinen Beobachtungen über die ungeschlechtliche Fortpflanzung kann ich mich also früheren Veröffentlichungen anschließen und will jetzt zu meinen Versuchen zur Erzielung geschlechtlicher Fortpflanzung übergehen.

Einfluß von Temperaturveränderungen auf die Bildung von Geschlechtsorganen.

Nachdem sich die eingangs geschilderten Versuche, durch Nahrungsmangel oder Verringerung des Wasserstandes Einfluß auf die Fortpflanzungsart bei *Stylaria lacustris* zu erzielen, als aussichtslos erwiesen hatten,

ging ich, angeregt durch entsprechende Experimente anderer Autoren an Hydren und Daphniden, daran, die Wirkung hoher und tiefer Temperaturen auf die Art der Fortpflanzung zu untersuchen.

Zu meinen ersten Versuchen benützte ich Material aus einem Weiher in der Nähe von Starnberg, den ich ständig unter Kontrolle behielt und dabei feststellen konnte, daß sich vom 8. 10. 17, wo ich nur vegetative Stadien und diese in großer Menge antraf, bis zum 1. 4. 18, wo der Bestand bis auf ganz wenige Exemplare zurückgegangen war, kein Übergang zur Geschlechtlichkeit bei irgend einem der untersuchten Exemplare beobachten ließ.

Ich brachte einen Teil der im Oktober gefangenen Tiere sogleich vom Fangort in eine konstante Temperatur von 22° , während ich einen anderen Teil im ungeheizten Zimmer bei ca. 11° beließ. Nach 4 Wochen zeigte sich in der Wärmekultur bei mehreren Exemplaren der Beginn von Geschlechtlichkeit, der sich durch Anlage von Samenblasen und Ovarien zu erkennen gab. In der Kältekultur, die ich daraufhin und auch des späteren noch öfters untersuchte, trat während der ganzen Dauer der Beobachtung kein einziges Individuum auf, das zur Anlage von Geschlechtsorganen Neigung zeigte. Hingegen nahmen die Geschlechtstiere in der Wärmekultur an Zahl bedeutend zu, wenn auch die Weiterentwicklung der Geschlechtsorgane des Einzeltiers sehr langsam vor sich ging, so daß ich erst nach weiteren zwei Wochen die ersten reifen Geschlechtstiere beobachten konnte. Diesen Versuch habe ich späterhin zu den verschiedensten Jahreszeiten und mit Material von den verschiedensten Fängen wiederholt und bin immer zu den gleichen Resultaten gekommen. Dabei war es nicht notwendig eine Temperatur von 22° anzuwenden, sondern auch Temperaturen bis herunter zu 18° hatten die gleiche Wirkung. Auch spielt die Konstanz der Temperatur keine ausschlaggebende Rolle, denn ich konnte im Winter im geheizten Zimmer, wo die Temperatur zwischen 14 und 20° schwankte, die gleichen Ergebnisse erzielen.

Alle diese Versuche, von denen ich später einige genauer beschreiben werde, zeigten in ihren Resultaten eine erstaunliche Gesetzmäßigkeit, so daß sich also jetzt schon sagen läßt, daß ein Ansteigen der Temperatur über 18° in Kulturen von *Stylaria lacustris* stets ein Auftreten von Geschlechtstieren zur Folge hat. Ich kann mich somit in der Hauptsache S e m p e r anschließen, wenn er sagt, daß die Knospung bei *Stylaria* aufhört, sobald die Eiablage beginnt.

Was nun meine Beobachtungen im Freien anbetrifft, so habe ich im Juli an zwei verschiedenen Fangorten neben einzelnen noch ungeschlechtlichen auch Geschlechtstiere gefunden und konnte bei ihnen feststellen, daß sie sich gerade im Übergang von der ungeschlechtlichen zur geschlechtlichen Fortpflanzung befanden. Es ging das aus den bei der Mehrzahl der untersuchten Exemplare noch ganz unentwickeltem Geschlechtsapparat hervor, dessen Fertigstellung ich nach 14—20 Tagen, sowohl in Kulturen als im Freien, beobachten konnte. An einem dritten

Fangort hatte ich Ende September und an einem weiteren Mitte Oktober Gelegenheit, Geschlechtstiere von *Stylaria lacustris* aufzufinden, doch unterschieden sich diese von den ersteren dadurch, daß der Geschlechtsapparat bereits in voller Funktion war und ich unter sämtlichen untersuchten Individuen kein einziges ungeschlechtliches auffinden konnte.

Dieser letzte Befund scheint nun mit meinen Beobachtungen in Kulturen, wie auch mit den im Juli im Freien gemachten Feststellungen im Widerspruch zu stehen, nach denen ich den Übergang zur Geschlechtlichkeit von der eintretenden höheren Temperatur abhängig gemacht habe. Dieser Widerspruch ist aber nur ein scheinbarer und erklärt sich aus der später noch genauer zu besprechenden Tatsache, daß die einmal in der Anlage des Geschlechtsapparates begriffenen Individuen, auch durch tiefe Temperatur, keinen Wechsel in ihrer Fortpflanzung mehr erfahren und ganz allgemein die geschlechtliche Periode sich über mehrere Monate hinzieht. Es würde sich demnach bei diesen im Oktober aufgefundenen Geschlechtstieren um Individuen handeln, die schon im Sommer ihre Geschlechtsorgane angelegt haben und bei denen nun, nachdem der Anstoß zur Bildung des Geschlechtsapparates durch hohe Temperatur gegeben worden war, die Funktion desselben auch in tiefer Temperatur vor sich geht.

Die wenigen Angaben in der Literatur stimmen teilweise mit meinem Befund überein. So schreibt Schultze von *Stylaria lacustris*: „...Die vorstehenden Beobachtungen über die Fortpflanzung durch Teilung wurden im Mai und Juni an Individuen gemacht, welche wie alle damals gefundenen, keine Spur von Geschlechtsteilen enthielten. Im Juli fand ich in demselben Graben, aus welchem ich bisher das sehr reichliche Material geschöpft hatte, neben wenigen geschlechtslosen viele geschlechtlich entwickelte Tiere und die Zahl der letzteren nahm immer mehr zu im Verhältnis zu der der geschlechtslosen.“ Abweichend davon sind die Angaben von Vejdovsky und Semper. Ersterer hat nie in den Sommermonaten Geschlechtstiere von *Stylaria* beobachten können, doch gibt er selber an, daß bei den in den Herbstmonaten aufgefundenen Tieren, von denen die Mehrzahl geschlechtlich war, diese Art der Fortpflanzung schon in voller Ausbildung bestand. Semper dagegen hat im Juni Geschlechtstiere von *Stylaria lacustris* und *Nais barbata* beobachtet, doch führt er weiterhin aus: „Dieselben Arten habe ich aber auch im Oktober, September und November geschlechtlich werden sehen.“ Diese Angabe ist meines Wissens die einzige über ein „Geschlechtlichwerden“ von *Stylaria lacustris* erst in der kalten Jahreszeit. Diese Beobachtung bildet somit eine Ausnahme gegenüber den Feststellungen, wonach der Übergang zur Geschlechtlichkeit nur unter dem Einfluß höherer Temperatur vor sich geht. Vereinzelt finden sich auch Bemerkungen genannter Autoren über Auffindung geschlechtlicher Individuen in den Herbst- und Wintermonaten. So schreibt Semper von *Stylaria lacustris*, die er im Dezember und Januar unter dem Eis in ungeschlechtlicher Fortpflanzung zu beobachten Gelegenheit hatte, und auch Vej-

do vsky gibt an, im Herbst solche angetroffen zu haben. Ich selber habe *Stylaria lacustris* Mitte Oktober in einem Weiher beobachtet, wo sämtliche Individuen ohne Geschlechtsorgane waren und es auch bis Anfang April, wo der ganze Bestand am Fangort einging, blieben. In diesem Falle nun konnte ich einwandfrei feststellen, daß der Weiher bis Ende September trocken gelegen hatte und erst dann durch Öffnung von Schleußen unter Wasser gesetzt worden war. Da ich in dem den Weiher speisenden Bach *Stylaria* weder vorher noch nachher antraf, darf ich annehmen, daß im vorliegenden Falle die beobachteten ungeschlechtlichen Tiere erst nach Ende der warmen Jahreszeit aus bis dahin im ausgetrockneten Weiher ruhenden Eiern ausgeschlüpft waren. Wenn solche Umstände vielleicht auch öfter, als man anzunehmen geneigt ist, eine Erklärung für das Auftreten vegetativer Stadien im Herbst geben, so soll damit nicht gesagt sein, daß nicht auch noch andere Gründe dafür bestehen könnten. So wäre es unter anderm ja auch denkbar, daß es sich hierbei schon um Jungtiere handelt, die aus den im Spätsommer abgelegten Eiern geschlüpft sind¹⁾. Wie es sich mit den teilweise überraschenden Beobachtungen von Vejdovsky und Semper verhält, läßt sich für den einzelnen Fall natürlich nicht mehr nachweisen, doch ist im Freien der normale Verlauf durch eine Reihe von Faktoren, wie Austrocknung und Überschwemmung und die verschiedenen Witterungsverhältnisse, so oft gestört, daß es schwer ist unter solchen Umständen eindeutige Beobachtungen zu machen.

Wenn so zwar für *Stylaria lacustris* eine Abhängigkeit der Fortpflanzung von Temperaturverhältnissen, was die Beobachtungen im Freien anbetrifft, nicht ausgeschlossen erscheint und durch solche in Kulturen bestätigt wird, so kann dies doch auf die übrigen Naiden, soweit bis jetzt Untersuchungen vorliegen, nicht allgemein ausgedehnt werden. Semper, der für diese auch eine Abhängigkeit von der Temperatur in Erwägung zieht, wendet sich an der Hand des ihm vorliegenden Materials vor allem gegen die Anschauung, als ob tiefe Temperatur für die Bildung der Geschlechtsorgane bei Naididen von ausschlaggebender Bedeutung sein könne, und verallgemeinert seine Schlußfolgerungen in dem Satze: „... daß bei den Naididen die geschlechtliche und ungeschlechtliche Vermehrungsweise ziemlich unabhängig von den Einflüssen der jährlichen Temperaturschwankungen sein dürften.“ Ebenso zeigt sich Vejdovsky gegen die Annahme von Temperatureinflüssen auf die Fortpflanzungsart ziemlich abweisend, nachdem er die über Naididen vorliegenden Angaben einer kritischen Betrachtung unterzogen hat.

Im nachfolgenden bringe ich die spärlichen Angaben, welche darüber

1) Anmerkung: Immerhin erscheint mir eine solche Annahme nicht wahrscheinlich, denn es ist eher zu vermuten, daß die Eier erst eine längere Zeit der Ruhe durchmachen müssen, ehe die Furchungsteilungen ihren Verlauf nehmen. Auch spricht gegen obige Annahme die Beobachtung, die ich in einem schon Anfang September mit reifen Geschlechts-T. besetzten Weiher machte, in dem ich Ende November noch kein einziges neu ausgeschlüpftes veget. Individuum aufzufinden vermöchte.

vorliegen, in welcher Weise sich das Auftreten von Geschlechtstieren auf die verschiedenen Jahreszeiten verteilt, doch will ich damit nur zeigen, wie wenig Beobachtungen zur Klärung dieser Fragen noch zusammengetragen sind, so daß aus ihnen der Beweis für irgendeine Gesetzmäßigkeit nicht erbracht werden kann. Immerhin geht aber daraus nichts hervor, was gegen die von mir für *Stylaria lacustris* gemachte Annahme eines Temperatureinflusses sprechen würde. Was *Chaetogaster* anbetrifft, so scheinen bei diesem, so weit man nach folgender Zusammenstellung und einem noch zu erwähnenden Experiment schließen kann, die Verhältnisse umgekehrt zu liegen und gerade tiefe Temperatur begünstigend auf die Entwicklung der Geschlechtsorgane zu wirken, doch wäre zu einem endgültigen Entscheid noch eine Reihe ausführlicher Versuche unerlässlich.

Nachstehende Tabelle bringt für einige Naididen die Zusammenstellung der Jahreszeiten in denen das Auftreten von Geschlechtstieren durch die in Klammer beigefügten Autoren beobachtet wurde.

<i>Stylaria lacustris</i>	Juni (Gruithuisen, Semper), Juli (Schultze, Lipps), September, Oktober, November (Semper, Vejdovsky, Leidy, Lipps)
<i>Nais barbata</i>	Juni, September, Oktober, November (Semper)
<i>Nais elinguis</i>	September (Gruithuisen), Herbst (Vejdovsky)
<i>Nais serpentina</i>	Juni (Lankester)
<i>Chaetogaster diaphanus</i>	von November ab (Vejdovsky) Herbst (Tauber)
<i>Chaetog. diastrophus</i>	Februar (Vejdovsky), Herbst (Tauber).

Nicht unerwähnt möchte ich zum Schlusse noch zwei Versuche lassen, die Vejdovsky zur Klärung der Frage des Temperatureinflusses auf die Fortpflanzungsart angestellt hat.

Der erste, den er mit *Nais barbata* ausführte, bestand darin, daß er „durchaus geschlechtslose Ketten“ dieser Art in einem seichten, mit Wasser gefüllten Teller züchtete, „dessen Boden mit einer schwachen Sandschicht ausgestattet und die Wasseroberfläche von spärlicher Lemna bedeckt war. Dieses improvisierte Aquarium wurde täglich vom 16.—19. Juli auf etwa 2 Stunden den Sonnenstrahlen ausgesetzt, so daß vornehmlich in dieser Zeit das Wasser stark verdunstete. Die Tiere, welche sich anfangs vornehmlich am Grunde des Tellers im Sande aufhielten, verließen diese Wohnstätte und befanden sich später lediglich dicht am Wasserrande; sie hörten in dieser Zeit auf sich zu teilen, ihre gelbrote Blutflüssigkeit wurde lebhaft rot, und in 2—3 Tagen fand ich sehr viele Geschlechtstiere, die bald eine große Menge der je mit einem Ei versehenen Kokons absetzten. Nur die viel kleineren und offenbar jungen Tiere waren geschlechtslos.“

So wie ich diesen Versuch auffasse, will Vejdovsky damit den Beweis führen, daß eine allmähliche Verringerung des Wasserstandes auf *Nais barbata* einen zur Anlage von Geschlechtsorganen führenden Ein-

fluß ausübt, doch glaube ich mit demselben Recht für das Ergebnis dieser Versuchsanordnung den Einfluß erhöhter Temperatur verantwortlich machen zu dürfen, da diese geringe Wassermenge bei täglicher Bestrahlung mit Julisonne, wenigstens während dieser 2 Stunden, sicher eine Temperatur von über 20° aufwies. Weitaus überraschender bei diesem Versuch ist mir die ungeheure Schnelligkeit, mit der diese Wirkung in Erscheinung tritt, so daß in der Zeit von 2—3 Tagen sowohl ein Aufhören der Teilungen, als auch ein Auftreten zahlreicher Geschlechtstiere zu beobachten war. Da ich an *Nais barbata* selbst keine Versuche angestellt habe, darf ich mir an vorstehendem eine Kritik nicht erlauben und kann nur auf die bei *Stylaria lacustris* beobachteten Zeiträume bei Übergang von einer Fortpflanzungsart zur anderen hinweisen, die, wie ich weiter unten ausführen werde, über das Zehnfache der von Vejdovsky für *Nais barbata* angegebenen Zeit ausmachen.

Der zweite Versuch wurde von ihm an *Chaetogaster diaphanus* angestellt und nahm folgenden Verlauf: Vegetative Individuen, die von November bis Januar bei 15° gezüchtet worden waren und dabei starke Vermehrung zeigten, wurden nach Ablauf dieser Zeit in eine Temperatur von 0° gebracht. Bereits am nachfolgenden Tage konnte Vejdovsky an den größeren Exemplaren „die ziemlich weit fortgeschrittenen Anlagen der Geschlechtsdrüsen“ konstatieren. „Am dritten Tage war der Gürtel vollständig mit den Geschlechtsborsten vorhanden, die Samentaschen mit Spermatozoen gefüllt und die großen noch in der Entwicklung begriffenen Eier flottierten in der Leibeshöhle.“ Auch bei diesem Versuch überrascht die große Schnelligkeit, mit der die Anlage der Geschlechtsorgane vor sich geht. Um aber voll beweiskräftig zu wirken, wäre er einer öfteren Wiederholung bedürftig, da in dem doch wohl größeren und nach Vejdovsky's Angabe mit Schlamm versehenen Zuchtgefäß ein Übersehen vorher schon geschlechtlicher Tiere zu leicht möglich war. Immerhin ist es aber keineswegs ausgeschlossen, daß auf *Chaetogaster* gerade tiefe Temperatur die Wirkung ausübt, die bei *Stylaria lacustris* durch hohe Temperatur erzielt wird, denn es ist wohl als sicher anzunehmen, daß auch bei nahe verwandten Arten die Bedingungen für die eine oder andere Fortpflanzungsart in keiner Weise die gleichen sind.

Nach diesem Überblick will ich nun auf die genaueren Einzelheiten des durch Wärme hervorgerufenen Fortpflanzungswechsels bei *Stylaria lacustris* zurückkommen.

Genauere Einzelheiten bei dem Fortpflanzungswechsel von *Stylaria lacustris* in Wärme.

Nachdem ich, wie aus dem vorausgehenden hervorgeht, eine Abhängigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung von Wärme hatte feststellen können, war mir vor allen Dingen die Frage von Interesse, ob schon das in Wärme gebrachte „Stammtier“ imstande ist, Geschlechtsorgane zu bilden, oder ob dieses unter allen Umständen ungeschlechtlich bleibt und erst die von ihm erzeugten Knospen zur geschlechtlichen

Fortpflanzung übergehen. Im zweiten Falle hätten wir die Berechtigung von einem Generationswechsel zu sprechen.

Zur Lösung dieser Frage waren die vorher angestellten Massenkulturen nicht geeignet. Ich nahm daher ein frisch gefangenes rein vegetatives Exemplar und brachte es in eine kleine Glasdose mit reichlich Futter unter konstante Temperatur von 22° , was einem Ansteigen der Temperatur um ca. 10° entsprach. Von diesem Tier, das ich als Stammtier bezeichnen will, trennte ich nun sorgfältig jedes neu abgeschnürte Tochtertier und züchtete es in Einzelkultur weiter. Diese Kulturen will ich, im Gegensatz zu der des Stammtiers, mit den der Aufeinanderfolge ihrer Abschnürung entsprechenden fortlaufenden Nummern 1, 2, 3... bezeichnen, wobei also 1 das erste und älteste Tochtertier wäre. In gleicher Weise züchtete ich auch die Nachkommen der Tochtertiere in genau bezeichneten Einzelkulturen weiter. Die einwandfreie Unterscheidung von Stammtier und Tochtertier, Tochtertier und Enkeltier etc. gelang mir nach kurzer Zeit ohne Mühe, da das Tochtertier weniger dick und meist kleiner ist als das Tier, von dem es abgeschnürt wurde, das Hinterende von diesem und das Vorderende des Tochtertiers außerdem die erste Zeit nach der Abschnürung charakteristische Formen aufweisen und schließlich auch die Zahl der Segmente, sofern ich sie vor der Abschnürung festgestellt hatte, sichere Anhaltspunkte gab. Doch gilt dies alles natürlich nur für die ersten 1—2 Tage, nachdem sich die Tiere getrennt haben, und es war deshalb nötig, jede Kultur — und bei dieser hohen Temperatur war die Vermehrung der Tiere und damit auch der Kulturen eine sehr rege — alle 2—4 Tage genau zu untersuchen und den Zustand jedes Tieres mikroskopisch festzustellen, da das einmalige Übersehen eines abgeschnürten Tochtertieres die Aufstellung eines genauen Stammbaums hinfällig gemacht hatte.

An dieser ersten so geführten Kultur konnte ich nun folgende Beobachtungen machen:

Das Stammtier, das am 24. 10. 17 aus dem oben genannten Weiher bei Starnberg entnommen wurde, und an dem eine sich 5 Tage später abschnürende Teilstelle zu erkennen war, wurde bis zum 22. 12. mit allen Nachkommen bei 22° kultiviert und zeigte bis zu diesem Termin keine Anfänge der Anlage von Geschlechtsorganen. Es schnürte in dieser Zeit 5 Tochtertiere ab und ging nach Ablauf der 59 Tage ein.

Das Tochtertier 1, das nach 5 Tagen abgeschnürt wurde, setzte am 5. 11., 8. 11. und 12. 11. je ein Tochtertier ab und ging am 1. 12. ein. Auch dieses Tier blieb während der 32 Tage ungeschlechtlich und zeigte keine Spur einer Anlage von Samenblasen und Ovarien.

Das Tochtertier 2 wurde am 10. Tage der Kultur, also am 3. 11. vom Stammtier abgeschnürt, schnürte wenige Tage darauf selber ein Tochtertier ab und zeigte nach weiteren 19 Tagen, also am 29. Tag der Kultur die beginnende Bildung von Geschlechtsorganen.

Die Tochtertiere 3 und 4 benützte ich damals zu anderen Versuchen und kann so über sie nichts aussagen.

Das Tochtertier 5, das am 7. 12. abgeschnürt wurde und am 17. 12. die erste Teilung durchmachte, legte am 22. 12., also nach 15 Tagen, ebenfalls Geschlechtsorgane an.

Die ungeschlechtlich erzeugten Nachkommen der Tochtertiere 1, 2 und 5 waren bei Abschluß der Kultur am 22. 12., soweit sie schon längere Zeit abgeschnürt waren, auch in Anlage der Geschlechtsorgane begriffen, während an den erst in den letzten Tagen selbständig gewordenen Individuen von einer solchen nichts zu bemerken war; doch wäre diese bei Fortsetzung der Kultur sicher erfolgt, wie aus späteren Versuchen hervorgeht.

Es war also in diesem Falle Stamtier und das vor Überführung in Wärmekultur schon angelegte Tochtertier 1 ungeschlechtlich geblieben und zwar weit über den Zeitpunkt hinaus, in welchem die Tochtertiere 2 und 5, ihre Nachkommen und die des Tochtertiers 1 Geschlechtsorgane anlegten.

Gleichzeitig mit dieser Kultur hatte ich mit Material von demselben Fangort auch eine Kältekultur bei 12° angesetzt. In dieser trat während der 2 Monate, die sie kontrolliert wurde, kein einziger Fall von Geschlechtlichkeit auf. Ebenso war am Fangort bis Ende März, wo durch Austrocknen der Bestand einging, trotz genauer Beobachtung kein einziges Geschlechtstier aufzufinden.

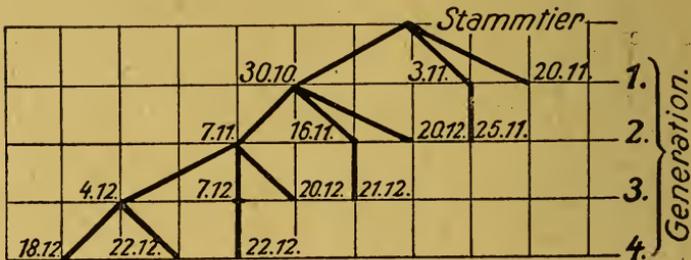
Mit diesem Befund scheint mir die Einwirkung höherer Temperatur auf die Fortpflanzungsart außer Frage gestellt zu sein. Immerhin aber könnte man mir den Einwand machen, daß es sich bei dieser Einwirkung nur um eine indirekte insofern handle, als das eigentlich ausschlaggebende Moment für Eintritt der Geschlechtlichkeit die Zahl der vorausgegangenen Knospen sei und daß eben in Wärme diese Knospungen beschleunigt würden und damit schneller als in Kälte, der Zeitpunkt einträte, wo Geschlechtstiere erzeugt würden. Hiergegen sprechen aber verschiedene Tatsachen. So habe ich in meinen Wärmekulturen, zu denen ich jedesmal Exemplare als Stamtiere verwendete, die ich frisch dem Fangort entnommen hatte und die doch sicher eine ganz verschiedene Zahl von Teilungen hinter sich hatten, die Geschlechtlichkeit stets schon beim 2. oder — worauf ich noch zu sprechen komme — gar beim ersten Tochtertier erstmalig auftreten sehen. Außerdem ist der Ablauf der Teilungen in Kälte nicht so stark gehemmt, daß ich nicht schließlich auch in der schon erwähnten Kälte-Parallelkultur das Auftreten von Geschlechtstieren hätte beobachten müssen. Ich will zum Beweis des Gesagten diese hier noch genauer anführen.

Kältekultur²⁾). Das am 24. 10. zur Kultur verwendete Stamtier war dem Fangort frisch entnommen und zeigte eine einfache Teil-

2) Anmerkung: Ich habe im Laufe meiner Untersuchungen eine ganze Reihe von Kältekulturen geführt und diese bis über 4 Monate ausgedehnt. Doch habe ich dann meistens keine genaue Kontrolle der Abschnürungszeitpunkte vorgenommen, sondern mir an der Tatsache genügen lassen, daß keines der entstehenden Tiere Anlage der Geschlechtsorgane zeigte.

stelle. Es schnürte am 30. 10. das erste, am 3. 11. das zweite und am 20. 11. das dritte Tochttertier ab und ging am 1. 12. ein.

Bis zur Beendigung der Kultur am 22. 12. ergab sich so nachstehender Stammbaum, bei dem ich den Zeitpunkt der Abschnürung neben den einzelnen Gliedern in Klammern vermerkt habe. Eine Anlage von Geschlechtsorganen war bei keinem der kultivierten Tiere zu beobachten.



Gegen die Abhängigkeit des Eintritts der Geschlechtlichkeit von der Zahl der vorausgegangenen Knospen spricht ferner auch meine bis Ende März ausgedehnte Beobachtung am Fangort. Trotz der langen Beobachtungszeit habe ich dort Geschlechtstiere nie auffinden können. Daß sie sich durch Verkriechen der Beobachtung entzogen hätten, ist unwahrscheinlich, da ich sowohl in Kultur wie im Freien nie ein derartiges Verhalten habe beobachten können.

Auf das weitere Verhalten der geschlechtlich werdenden Tochttertiere und ihrer, in dieser Zeit noch vegetativ erzeugten Nachkommen, werde ich an anderer Stelle zu sprechen kommen, hier interessierte mich nun vor allen Dingen das Ungeschlechtlichbleiben des Stammtiers und ersten Tochttertiers. Um in der Reihe vegetativer Nachkommen das erste Auftreten von Geschlechtstieren zu ermitteln, legte ich sowohl bei Zimmertemperatur von 15—20°, wie auch bei 22° eine größere Anzahl Kulturen an, in denen ich besonders auf Stammtier und erstes Tochttertier mein Augenmerk richtete. Dabei ergab sich folgendes:

Stammtier. Bei dem Stammtier zeigte sich nach Überführung in 22° bei im übrigen gleichbleibenden Kulturbedingungen, in der ersten Zeit eine auffallende Beschleunigung der Teilungen, vor allen Dingen derjenigen, die schon vorher angelegt waren. Zwar wurden auch in den späteren Wochen noch vegetativ Tochttertiere erzeugt, doch zeigte sich nach ungefähr einem Monat, oft auch schon früher, meist eine starke Hemmung der ganzen Wachstums- und Lebenserscheinungen. Die Futteraufnahme war, soweit sich das feststellen läßt, nur mehr gering, die Teilungen hörten auf, die dann normalerweise auftretende Regeneration der bei der Teilung verbrauchten Segmente trat nur schwach, oft auch gar nicht mehr ein, oder die neu entstandenen Segmente lösten sich schon nach 1—2 Tagen wieder ab. In diesen Fällen zeigte dann das Hinterende des Tieres nicht die charakteristische Verjüngung der Segmente und Ab-

nahme der Länge der Borsten, sondern es machte den Eindruck, als ob künstlich die ganzen letzten Segmente des Tieres entfernt worden seien und man nur den vorderen Teil einer *Stylaria* vor sich habe. Manchmal bildete sich auch noch an solchen Exemplaren, ungefähr in der Mitte, wieder eine neue Teilungsstelle, doch waren dann, wenn die Durchschnürung überhaupt noch erfolgte, die beiden Individuen nicht mehr lebensfähig.

Aus diesen Gründen ist es mir nie gelungen, eine Beobachtung über 60 Tage hinaus auszudehnen, da schon vor dieser Zeit das Tier stets Degenerationserscheinungen zeigte, denen es dann bald zum Opfer fiel. Während dieser Zeit aber konnte ich in sämtlichen 8 Kulturen, die ich in den verschiedenen Jahreszeiten und mit Material aus den verschiedensten Fangorten ansetzte, nie ein Geschlechtlichwerden des Stammtiers feststellen. Da ich aber bei den, von diesen abgeschnürten, geschlechtlich werdenden Tochtertieren, selbst in den extremsten Fällen, nie einen längeren Zeitraum als 3—4 Wochen bis zur Anlage der Geschlechtsorgane beobachten konnte, so scheint mir diese Zeit der Kultur ausreichend zu der Feststellung, daß man in den in niedriger Temperatur entstandenen und dort zur vegetativen Fortpflanzung übergegangenen Individuen von *Stylaria* Formen vor sich hat, die zu einer späteren Anlage von Geschlechtsorganen unter keinen Umständen mehr befähigt sind. Bleibt diese Form unter den Bedingungen, unter denen sie entstanden ist, also einer Temperatur bis zu 14, 15°, so pflanzt sie sich weiterhin auch in ihren Nachkommen rein vegetativ fort. Wird sie aber unter höhere Temperatur gebracht, so bringt sie vegetativ eine zweite, von ihr insofern verschiedene Form hervor, als diese nun zur Anlage von Geschlechtsorganen befähigt ist und sie nach 10—20 Tagen anlegt.

Nach vorausgehendem könnte man der Meinung sein, daß es sich bei dieser ersten Form um frisch aus dem Ei gekrochene Tiere handle und daß diese unter allen Umständen unfähig zu einer Anlage von Geschlechtsorganen seien. Wie ich in der Einleitung erwähnt habe, gelang es mir nicht Tiere aus Eiern aufzuziehen, und ich kann so darüber nichts aussagen, ob solche Erstlingstiere unter allen Umständen ungeschlechtlich bleiben. Daß aber das Ungeschlechtlichbleiben der Stammtiere nicht durch die Annahme erklärt werden kann, daß es sich bei ihnen um solche Erstlingstiere handle, geht einwandfrei daraus hervor, daß ich für Wärmekulturen auch die in meinen Kältekulturen in zweiter und dritter Generation abgeschnürten Tochtertiere als Ausgangsmaterial nahm und dabei gleiche Resultate erzielte.

Es scheint nun als ob die rein vegetative Form unter den die Geschlechtsform hervorbringenden Bedingungen auf die Dauer nicht lebensfähig ist und so, nachdem sie durch Hervorbringung einiger Geschlechtstiere für die Erhaltung der Art gesorgt hat, zugrunde geht. Damit wäre auch die mit den Resultaten meiner Experimente scheinbar im Widerspruch stehende Beobachtung erklärt, daß ich im Freien nie beide Zustände der Fortpflanzung in ein und demselben Tümpel nebeneinander

fand, sondern stets alle untersuchten Exemplare eines Fangorts entweder vegetativ oder geschlechtlich waren. In den Fällen, wo ich beide Formen nebeneinander vorfand, konnte ich durch fortgesetzte Beobachtung feststellen, daß es sich hierbei um den Übergang von der einen Fortpflanzungsart zu der anderen handelte.

So ergibt sich aus diesen Versuchen die Tatsache, daß bei *Stylaria* ein Unterschied zwischen zwei physiologisch verschiedenen Formen, was die Art der Fortpflanzung anbetrifft, besteht, einer Form, bei der die Vermehrung ausschließlich ungeschlechtlich ist und einer zweiten, die durch die Befähigung zur geschlechtlichen Fortpflanzung ausgezeichnet ist. Die erste Form der Fortpflanzung wird vertreten durch das bis jetzt als Stammtier bezeichnete Individuum. Dieses unterscheidet sich von allen seinen Nachkommen dadurch, daß es, bevor es in hohe Temperatur überführt wurde, in tiefer Temperatur entstanden ist und in ihr eine Zeit seines Lebens verbracht hat. Wie lang diese Zeit war, scheint ohne Einfluß, denn ich habe bei der Auswahl der zur Kultur genommenen Stammtiere keine weitere Rücksicht, was Größe und Zeitpunkt der Abschnürung betrifft, genommen, so daß ich also sagen darf, daß jedes bei tiefer Temperatur vegetativ von einem vegetativen Muttertier entstandene Tochtertier sich als zur ersten, dauernd vegetativen Form gehörig erweist. Daß die Temperatur der ausschlaggebende Faktor dafür ist, ob diese oder jene Fortpflanzungsform entsteht, habe ich im vorausgehenden darzulegen versucht. Nun ergibt sich aber die Frage zu einem wie frühen Zeitpunkt in der Entwicklung des Tochtertieres die Wärme bereits einwirken muß, um ein Geschlechtlichwerden hervorzurufen. Hierüber mußten die Kulturen der ersten Tochtertiere Aufschluß geben. Wie ich später zeigen werde, pflanzt sich das nachher geschlechtlich werdende Tier vorher meist vegetativ fort und es können die Teilungen auch dann noch stattfinden, wenn die Geschlechtsorgane schon fast fertig gebildet sind.

1. Tochtertier. Als erstes Tochtertier habe ich schon früher dasjenige Tier bezeichnet, das als erstes von dem in Wärmekultur gebrachten vegetativen Stammtier abgeschnürt wurde. Die Zeit, die bis zu der Abschnürung dieses Tieres verstreicht, kann je nach dem vorherigen Zustand des Stammtiers eine sehr verschiedene sein. Ich habe sowohl Exemplare ohne jede Teilungsstelle, bis zu solchen mit 3 und 4 als Stammtiere zur Kultur gesetzt und je nach den Zeiten von vielen Tagen bis zu wenigen Stunden erhalten. Dementsprechend war nun auch das Ergebnis der Kultur ein sehr verschiedenes. Teilweise legten die ersten Tochtertiere Geschlechtsorgane an, teilweise blieben sie dauernd in ungeschlechtlicher Fortpflanzung und in letzterem Falle traten dann erst bei den Nachkommen Geschlechtstiere auf. Auch konnte ich bei diesen Versuchen keinen direkten Zusammenhang zwischen der Zeit, die bis zur Abschnürung verstrich, und der Fortpflanzungsart, zu der sich das Tier dann zugehörig erwies, konstatieren. So war z. B. das nach 5 Tagen abgesetzte Tochtertier der S. 298 genau beschriebenen Kultur noch rein vegetativ, während ich in einem anderen Falle, bei einem schon nach

2 Tagen abgeschnürten Tochttertier, Anlage von Geschlechtsorganen beobachten konnte. Dies kann nun auch insofern nicht wundernehmen, als der Moment der Ablösung kein ganz zuverlässiges Kriterium für den Entwicklungszustand des Tochttertieres ist, da er sich aus irgendwelchen äußerlichen Gründen verzögern kann, während umgekehrt durch irgendwelche mechanische Ursachen, so vor allem auch bei der mikroskopischen Untersuchung, ein Abreißen stattfinden kann, wo normalerweise die Loslösung erst nach Tagen erfolgt wäre. Soviel läßt sich immerhin vermuten, daß die Wahrscheinlichkeit für ein Ungeschlechtlichbleiben des ersten Tochttertieres eine um so höhere ist, je weiter seine Entwicklung bei Beginn der Wärmeeinwirkung schon fortgeschritten war und daß man es in diesem Falle mit einem insofern dem Stamtier gleichwertigen Individuum zu tun hat, als es selbst vegetativ bleibt und erst seine Tochtertiere Geschlechtsorgane bilden.

Die weiteren Tochtertiere. Was das zweite und die späteren in solcher Wärmekultur abgeschnürten Tochtertiere betrifft, so war in allen daraufhin angesetzten Kulturen nach spätestens 3 Wochen ein Anfang der Anlage von Geschlechtsorganen zu beobachten. Dazu ist zu bemerken, daß mit auffallender Regelmäßigkeit sich das zweite Tochtertier am lebensfähigsten erwies und der Zeitraum bis zur ersten sichtbaren Anlage der Geschlechtsorgane bei ihm meist der kürzeste war. Die späteren Tochtertiere waren, dem sich dann meist schon verschlechternden Zustand des Stamtieres entsprechend, weniger kräftig, legten ihre Geschlechtsorgane meist erst nach längerer Zeit (ca. 20 Tagen) an und zeigten eine relativ große Sterblichkeit.

Geschlechtstiere³⁾. Im Gegensatz zu dem stets vegetativ bleibenden Stamtier verstehe ich unter Geschlechtstier solche, die vegetativ erzeugt wurden, aber unter Bedingungen, die sie befähigen, selbst schon Geschlechtsorgane zu entwickeln. Die Bestimmung darüber, ob eine Knospe dauernd vegetativ bleiben oder später zur geschlechtlichen Fortpflanzung schreiten wird, findet, wie aus meinen Versuchen am ersten Tochttertier hervorgeht, in einem frühen Entwicklungszustand, lange vor der Abschnürung statt. Man kann aber den sich abschnürenden Knospen nicht ansehen, ob sie den einen oder anderen Entwicklungsgang einschlagen werden. Diese Unterscheidung wird dadurch erschwert, daß auch die geschlechtlich prädestinierte Knospe ihre Geschlechtsorgane nicht sofort nach der Abschnürung anlegt, sondern daß in der Mehrzahl der Fälle eine Zeit von 2—4 Wochen verstreicht, ehe an ihr die Anfänge der Anlage von Geschlechtsorganen zu erkennen sind. In diese Zeit fällt zwar bei geschlechtlich prädestinierten Formen die von Vejdovsky beschriebene Degeneration der Exkretionsorgane des 5. und 6. Segments. Aber dieser Unterschied von dem vegetativ bleibenden Tier ist am lebenden Individuum nicht zu

3) Anmerkung: Der Umstand, daß der Anlage von G.-Org. oft noch eine Anzahl von veget. Teilen vorangehen kann, scheint mir deshalb kein Hindernis für die Bezeichnung „Geschlechtstier“ zu sein, als früher oder später auf jeden Fall die Anlage von G.-Org. am selben Individuum auftritt.

erkennen, da die zum Nachweis nötige starke Vergrößerung nicht anwendbar ist.

Wie gering die Unterschiede zwischen den beiden Knospen sind, geht weiterhin daraus hervor, daß beim „Geschlechtstier“ genau wie beim vegetativ bleibenden, kurz nach der Abschnürung die vegetative Fortpflanzung einsetzt und mehrere Wochen unvermindert andauern kann. So erhielt ich z. B. von einem am 1. 12. vom Stamtier abgeschnürten Tochtertier am 3. 12., 12. 12. und 19. 12. je ein Tochtertier, und erst nach dieser Periode begann am 22. 12. die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei dem bisher in vegetativer Fortpflanzung begriffenen Tochtertier sowohl beim Tochtertier selbst, als auch bei den von ihm stammenden Knospen. Daraus geht hervor, daß mit Eintritt der Geschlechtlichkeit die vegetative Fortpflanzung nicht ohne weiteres erlischt. Doch machen sich hierbei Änderungen gegenüber dem vegetativ bleibenden Tier bemerkbar, die ich zusammenfassend weiter unten besprechen will.

Als erstes sichtbares Zeichen für die Anlage der Hoden im 5. und die der Ovarien im 6. Segment machen sich kleine, stärker lichtbrechende Körnchen bemerkbar. Diese wachsen allmählich zu der normalen Größe heran und erst dann ist am lebenden Tier der Eiersack als ein großes, sich über mehrere Segmente erstreckendes Gebilde zu erkennen, worauf als letztes die Anlage des Clitellums erfolgt.

Der Zeitraum, der zwischen der ersten sichtbaren Anlage und der Fertigstellung der Organe liegt, kann oft ein sehr großer sein. Ich habe dafür eine Dauer von 12—45 Tagen beobachten können.

In diese Periode fällt nun der Übergang von der bisher noch andauernden ungeschlechtlichen Fortpflanzung zur ausschließlich geschlechtlichen. Da sich dabei eine Reihe interessanter Erscheinungen abspielen, will ich hier genauer darauf eingehen.

Nebeneinander von ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung.

Wie ich schon erwähnt habe, hält bei den „Geschlechtstieren“, solange von einer Entwicklung der Geschlechtsorgane noch nichts zu bemerken ist, die ungeschlechtliche Vermehrung unverändert an. Dies ändert sich nun ziemlich rasch, sobald die Entstehung des Geschlechtsapparats ihren Anfang nimmt. Erstens folgen dann die Bildungen von Knospen nicht mehr so rasch aufeinander, so daß in diesem Stadium die Tiere meist nur noch eine oder zwei Teilstellen angelegt zeigen, und zweitens gehen die Abschnürungen selbst nicht mehr so rasch vor sich. Es ist also die Entwicklung des Tochtertiers am Muttertier eine langsamere geworden. Dieses langsame Aufhören der vegetativen Fortpflanzung, mit zunehmender Ausbildung der Geschlechtsorgane, ist unter allen Umständen bei *Stylaria* zu beobachten, doch sind hierbei Unterschiede für hohe und tiefe Temperatur zu bemerken. Wie bei rein vegetativen Tieren die Abschnürungen, die in tieferer Temperatur 8—10 Tage in Anspruch nehmen, in Wärme (22°) schon in 3—5 Tagen durchgeführt werden, so ist auch

bei dem eben erwähnten, sich noch vegetativ vermehrenden Geschlechtstier in Wärme eine Beschleunigung der Teilungen gegenüber dem in Kälte befindlichen zu konstatieren. Das Wärme-Geschlechtstier kann während der Bildung des Geschlechtsapparats noch 3 oder 4 Tochtertiere abschnüren, wohingegen vom Kälte-Geschlechtstier in dieser Zeit 1 oder höchstens 2 Tochtertiere gebildet werden. Verstärkt wird dieser Gegensatz noch dadurch, daß die Teilungen beim Kältetier meist schon lange vor Fertigstellung des Geschlechtsapparats zum Stillstand kommen, während beim Wärmetier, wenn auch nicht oft, noch kurz vor dem Funktionsbeginn der Geschlechtsorgane eine Teilstelle auftreten kann.

Mit dem Aufhören der ungeschlechtlichen Fortpflanzung hört die der Teilung zugrunde liegende Vermehrungsfähigkeit der Zellen noch nicht auf. Ihr Fortbestehen ist Ursache, daß bei Geschlechtstieren ein verhältnismäßig starkes Längenwachstum eintritt. Daher habe ich immer Gelegenheit gehabt, in meinen Kulturen einen ziemlichen Größenunterschied zwischen Geschlechtstieren und vegetativen Tieren zu beobachten. Auch im Freien fiel mir dieser Unterschied manchmal auf, doch nie in solchem Maße, was ich der reichlichen Fütterung zuschreibe, die ich meinen Kulturen zukommen ließ. In Kultur erreichten diese Tiere des öfteren 2 cm (Michaelsen gibt 0,8 cm für das Einzeltier an), ja in einem extremen Falle konnte ich bei einem Geschlechtstier sogar die Größe von 3 cm feststellen, wobei die Segmentzahl 105 betrug.

Mit der Ablage der ersten Kokons ist die Teilfähigkeit dann erloschen und man kann höchstens noch Tiere beobachten, die eine schon vor längerer Zeit angelegte Teilstelle noch nicht durchgeschnürt haben; eine Neuanlage von Teilstücken findet in diesem Stadium normalerweise nicht mehr statt. Trotzdem gelang es mir in drei Fällen durch Anwendung außerordentlich hoher Temperaturen (22—25°) bei großen Individuen, nach Ablage der ersten Kokons und nachdem schon mehrere Wochen keine Teilungen mehr eingetreten waren, diese wenigstens noch einmal hervorzurufen. In dem einen Falle, den ich gleich näher beschreiben werde, ging das Tier bald nach Anlage der Teilstelle, wohl infolge der anormalen Verhältnisse, ein. In den anderen beiden Fällen wurde das Tochtertier zwar in richtiger Weise abgeschnürt, doch ging der Prozeß trotz der höheren Temperatur ungeheuer langsam vor sich und es verstrich bis zur endgültigen Durchschnürung der Teilstelle ein Zeitraum von über 3 Wochen, während sie sonst bei gleicher Temperatur nach 4—5 Tagen erfolgte.

Zusammenfassend läßt sich über die vegetative Vermehrung bei Geschlechtstieren folgendes sagen: In der ersten Zeit, wo eine Anlage der Geschlechtsorgane noch nicht zu erkennen ist, geht sie ungehemmt wie bei vegetativ bleibenden Individuen vor sich. Mit Beginn der Entwicklung der Geschlechtsorgane macht sich eine allmähliche Abnahme der Teilungen bemerkbar, die noch vor Eintritt der geschlechtlichen Reife zu ihrem vollständigen Stillstand führt. Aber wie auch bei rein vegetativen Exemplaren, hat erhöhte Temperatur insofern einen günstigen

Einfluß, als die ungeschlechtliche Vermehrung nicht nur verhältnismäßig rascher, sondern — wenn auch stark gehemmt — noch bei einem Entwicklungszustand der Geschlechtsorgane erfolgt, bei dem sie normalerweise schon zum Stillstand gekommen wäre.

Die Kultur eines in Wärmekultur vom Stamtier als zweites abgeschnürten Tochtertieres, das also durch die Bedingungen unter denen es entstanden war die Tendenz zur Geschlechtlichkeit in sich trug, nahm folgenden Verlauf. Das Tier blieb vom 23. 11., an dem die Ablösung erfolgt war, bis zum 6. 12. ohne Anlage von Geschlechtsorganen und schnürte in dieser Zeit, und zwar am 28. 11. noch ein Tochtertier ab. Am 6. 12. konnte ich den Beginn der Bildung von Geschlechtsorganen mikroskopisch feststellen. Von da ab war an dem Tier eine starke Größenzunahme zu erkennen. Trotz dieses Wachstums und der die erste Zeit noch ganz unentwickelten Geschlechtsorgane, wurde erst am 17. 12., als die Hoden und Ovarien schon zu voller Größe angewachsen waren und der Eiersack schon zu erkennen war, neuerdings eine Teilstelle angelegt. Die Ausbildung des Tochtertiers nahm bei dieser Entwicklungsstufe des Geschlechtstiers 9 Tage (gegen 4—5 bei vegetativbleibendem Muttertier) in Anspruch, die Loslösung fand also am 26. 12. statt.

Gleich nach dieser setzte wieder ein starkes Längenwachstum und damit eine bedeutende Vermehrung der Segmente ein, so daß ich am 10. 1. die Länge von 2,4 cm bei einer Zahl von 97 Segmenten konstatieren konnte. Die Ausbildung des Geschlechtsapparats war jetzt fertiggestellt, und am 18. 1. konnte ich die ersten Eier in den Eiersäcken feststellen.

Am 21. 1. wurden die ersten Eier abgesetzt. Die Segmentzahl war auf 105 gestiegen, und eine Messung ergab die Länge von 3 cm. Als Folge dieser übernormalen Größe trat nun am 24. 1., nachdem 4 Wochen seit der letzten Abschnürung verstrichen waren und die geschlechtliche Fortpflanzung bereits eingesetzt hatte, neuerdings zwischen dem 78. und 79. Segment des jetzt 120 Segmente aufweisenden Tieres eine Teilstelle auf.

Den weiteren Beobachtungen wurde noch vor erfolgter Abschnürung nach weiteren 5 Tagen durch den Tod des Tieres ein Ende gesetzt⁴⁾.

Die Tatsache, daß man so an einem schon fast geschlechtsreifen, oder schon in geschlechtlicher Fortpflanzung begriffenen Tier noch Teilungen beobachten kann, führt D. Udekem zu der Anschauung, daß ein Nebeneinander beider Fortpflanzungsarten ganz allgemein die Regel wäre. Daß dies nicht der Fall ist, kann ich, abgesehen von *Stylaria lacustris*, nur noch für *Ophidonais serpentina* behaupten, doch geht aus Bemerk-

4) Anmerkung: Vorgreifend möchte ich hier nur noch erwähnen, daß in dieser Kultur das letzte am 24. 1. mit der Abschnürung beginnende Tochtertier bereits nach 4 Tagen, ehe noch die Bildung der Kopfsegmente über die ersten Anfänge hinaus war, schon deutlich die Anlage von Geschlechtsorganen erkennen ließ.

kungen von Tauber, Vejdovsky und Semper, das gleiche auch für die übrigen Naididen hervor. Während aber Tauber für das plötzliche Verschwinden jeder Teilungsstelle eine Resorption der zuletzt angelegten Zooide annimmt, habe ich bei *Stylaria lacustris* nie einen solchen Vorgang beobachten können, sondern es wurden die zuletzt angelegten Tochtertiere, wenn auch oft erst nach längerer Zeit, so doch schließlich immer in normaler Weise abgeschnürt.

Anders scheinen die Verhältnisse bei *Chaetogaster* zu liegen, doch habe ich darüber keine Beobachtungen angestellt, sondern entnehme es nur den Angaben, die Semper in seiner „Biologie der Oligochaeten“ über diese Gattung macht. Er gibt die Abbildung eines fertigen Geschlechtstieres von *Chaetogaster* und fährt nach Hinweis auf den Zustand der Geschlechtlichkeit in folgender Weise fort: „Zugleich aber sieht man, daß das Tier noch Spuren von drei eigentlichen Knospungszonen, sowie einer Afterzone zeigt. Diese sind aber ausnahmslos unbestimmt in ihren Konturen, namentlich nach der Kardialseite hin, was wirklich entwicklungsfähige Knospungszonen nie in solchem Maße sind. Entscheidend aber scheint mir die Tatsache zu sein, daß keine derselben, selbst nicht die älteste, zweite, eine Teilung in eine Rumpf- und eine Kopfzone, noch auch die Anlage des Schlundringes erkennen läßt... Das ist aber entschieden nicht der Fall; und es ist damit, wie mir scheint, erwiesen, daß das Tier allmählich auch die geringen Spuren der früheren Zooide verloren haben würde.“ In diesen Vorgängen sieht Semper dann weiterhin auch die Erklärung für die bedeutend höhere Segmentzahl des Geschlechtstieres von *Chaetogaster* im Vergleich zum gewöhnlichen Einzeltier und schließt so weiterhin, daß die angelegten „Zonen“ nicht im eigentlichen Sinne resorbiert, sondern vielmehr umgebildet und weiter ausgebildet würden und somit das vorderste, geschlechtliche Zooid mit den drei hinteren zu einem „neuen wirklichen Geschlechtstier“ verbunden wird. Was die Gattungen *Nais* und *Stylaria* anbetrifft, kann er dagegen ebenso wie ich die diesbezüglichen Angaben Tauber's nicht bestätigen, sondern ist der Ansicht, daß auch die letzten Tochtertiere in normaler Weise abgeschnürt werden, während die oft bedeutende Größenzunahme des Geschlechtstiers durch einfache Wachstumsvorgänge des Hinterendes erreicht wird.

Aus der im vorstehenden gegebenen genaueren Beschreibung geht hervor, daß die geschlechtliche Form anfänglich sich noch durch Teilungen fortpflanzen kann. Das ist es wohl, was Schultze zu der Ansicht geführt hat, daß ganz allgemein das vegetative Tier zur Anlage von Geschlechtsorganen unter gegebenen Umständen befähigt sei, und ihn so die Annahme zweier verschiedener Formen und weiterhin eines Generationswechsels verneinen läßt.

Ehe ich dazu Stellung nehme, möchte ich noch auf eine Reihe von Vorfragen eingehen, die hierfür von Bedeutung sind.

Beobachtungen an den von Geschlechtstieren vegetativ erzeugten Tochtertieren.

Nachdem ich so bei *Stylaria lacustris* zwei, wenn auch nicht in Gestalt und Organisation, so doch physiologisch verschiedenwertige Formen unterschieden habe, ist nun die Entscheidung von besonderem Interesse, zu welcher der beiden die ungeschlechtlich von der später geschlechtlich werdenden Form hervorgebrachten Tiere gehören. Aus einer Reihe zu diesem Zweck angesetzter Versuche ging folgendes hervor:

Wird ein Geschlechtsorgane anlegendes Tier mit seinen durch Teilung entstandenen Nachkommen weiterhin in Wärme belassen, so legen auch diese Geschlechtsorgane an. Im allgemeinen verstreicht auch bei ihnen von der Zeit der Abschnürung bis zur ersten Anlage der Hoden und Ovarien eine Zeit von 10—20 Tagen. Es verhalten sich diese Nachkommen also genau wie direkt vom Stamtier in Wärme abgeschnürte Tochtertiere. Eine bedeutende Verkürzung des Zeitraums bis zum Sichtbarwerden der Geschlechtsorgane ist nun aber in den Fällen zu konstatieren, wo die Geschlechtlichkeit des Muttertiers schon eine sehr hohe Ausbildung erfahren hat, oder gar schon die ersten Eier von diesem abgesetzt sind. Tritt dann noch einmal ein Teilungsvorgang auf, so kann es unter Umständen so weit kommen — und ich habe das in drei Fällen zu beobachten Gelegenheit gehabt (s. auch Kultur S. 19) — daß schon mehrere Tage vor der Abschnürung am Tochtertier Hoden und Ovarien zu erkennen sind. Die Anlage der Geschlechtsorgane noch vor der Abschnürung hat aber ihren Grund nicht nur in der verzögerten Ablösung — für die ich Hemmungen, die durch das Vorhandensein der Geschlechtsorgane im Tier bedingt sind, verantwortlich machen möchte —, sondern zugleich in einer Beschleunigung der geschlechtlichen Entwicklung selbst, wie das schon aus der S. 19 beschriebenen Kultur hervorgeht, in der das zuletzt noch mit der Abschnürung beginnende Tochtertier bereits nach 4 Tagen, vom ersten Beginn der Teilung an gerechnet, die Anlage von Geschlechtsorganen erkennen ließ.

Daraus und aus einer jetzt gleich zu erwähnenden Beobachtung glaube ich eine größere Neigung zur Geschlechtlichkeit bei solchen Tieren, als bei unter gleichen Bedingungen von rein vegetativen Individuen erzeugten, ableiten zu können. Ich brachte nämlich vegetative Nachkommen von noch latenten, oder noch nicht reifen Geschlechtstieren gleich nach ihrer Abschnürung in tiefe Temperatur und konnte nun des öfteren beobachten, daß nicht nur sie, sondern auch einige ihrer Tochtertiere, deren ganze Anlage und Abschnürung bei dieser, Geschlechtlichkeit sonst nicht hervorrufenden Temperatur vor sich ging, geschlechtlich wurden. Unter anderen Fällen war folgender besonders klar.

Ich brachte ein Tier, das noch keine Teilstelle zeigte, aber die ersten Spuren von Geschlechtsorganen erkennen ließ, aus Wärmekultur in 12°. Nach 8 Tagen wurde die erste Spur einer kommenden Teilung bemerkbar. Sie kam nach weiteren 10 Tagen zum Abschluß. Das so entstehende Tochtertier isolierte ich, beließ es aber unter derselben Temperatur und

konnte nun schon nach 5 Tagen die Anlage von Hoden und Ovarien erkennen. Dieses Tier, das seine ganze Entwicklung unter Bedingungen durchmachte, die sonst nie Bildung von Geschlechtsorganen hervorrufen, ging also trotzdem zur Geschlechtlichkeit über, eine Erscheinung, die ich in anderen Fällen nie zu beobachten Gelegenheit hatte, und wohl der Abstammung von einem Geschlechtstier zuschreiben darf.

Läßt sich das Resultat meiner Versuche nun dahin zusammenfassen, daß im allgemeinen die vegetativen Abkömmlinge der Geschlechtstiere sich ebenfalls zu Geschlechtstieren entwickeln, so geht aus weiteren Untersuchungen doch eine Einschränkung dieser Behauptung hervor.

Von einem Geschlechtstier, bei dem gerade die erste Anlage der Geschlechtsorgane zu beobachten war, brachte ich nämlich in einem anderen Falle ein abgeschnürtes Tochtertier, das selbst noch keine Geschlechtsorgane besaß und noch keine Teilstelle zeigte, in Kältekultur von 12°. Nachdem es, ohne noch von Geschlechtlichkeit eine Spur zu zeigen, ein Tochtertier abgesetzt hatte, kultivierte ich dieses nun mit seinen vegetativen Nachkommen bei gleichen Bedingungen über eine Zeit von 3½ Monaten und konnte dabei weder bei ihm, noch bei seinen Abkömmlingen, Fälle von Geschlechtlichkeit konstatieren.

Für das Auftreten vegetativer Individuen während der Spätsommer- und Herbstmonate scheint mir dieser Versuch eine Erklärung liefern zu können. Er ist ferner von Interesse, weil er gegen die Annahme eines gesetzmäßigen Generationswechsels bei *Stylaria* ins Feld geführt werden könnte. Ich möchte nicht so weit gehen, vielmehr schließe ich aus ihm, daß der Einfluß der Temperatur ein so starker und vielseitig wirkender ist, daß er den Generationswechsel abändern und selbst bei Tieren, die eigentlich durch die Art ihrer Entstehung zu Geschlechtstieren vorbestimmt sind, die Entwicklung der Geschlechtsorgane verhindern kann.

Um in den Zusammenhang zwischen geschlechtlicher Entwicklung und Temperatur weiteren Einblick zu gewinnen, nahm ich Beobachtungen über etwaige Regeneration der künstlich entfernten Geschlechtssegmente vor, die ich im folgenden schildern will⁵⁾.

Einfluß der Temperatur bei Regeneration der Geschlechtssegmente.

Zwei große Geschlechtstiere, denen ich mit einem Messer die vorderen 10 Segmente mit den darin enthaltenen Geschlechtsorganen entfernt hatte, setzte ich in einer kleinen Glasdose mit etwas Futter bei einer konstanten Temperatur von 22° in Kultur. Der Versuch verlief folgendermaßen:

Bis zum 4. Tage war bei beiden Exemplaren mikroskopisch, soweit das am lebenden Tier möglich ist, eine Veränderung nicht zu konstatieren, doch war ein Verschluß der Wunde in dieser Zeit wohl erfolgt, da am 5. Tage sich bereits Wachstumserscheinungen zeigten, die schon am 6. Tage zu einem kleinen, aber doch in der Hauptsache fertigen Rüssel

5) Anmerkung: Daß bei Oligochaeten eine Regeneration der Geschlechtsorgane stattfinden kann, ist bereits 1912 durch Janda an *Criodritus lacuum* beobachtet worden.

gediehen waren. Das neu entstehende Gewebe, das sich bis dahin zwischen Schnittstelle und der Basis des Rüssels gebildet hatte, nahm noch kaum mehr als die Hälfte eines Segmentes ein, doch waren bereits am 7. Tage die Augen am Kopflappen zu erkennen und war dieser bis zum 9. Tage, wenn auch klein, so doch in der Hauptsache fertiggestellt. Über die Zahl der an dieser Stelle, außer dem Kopflappen, neu sich bildenden Segmente kann ich keine genaue Angabe machen, da sie, stark zusammengedrängt und ohne deutlich sich abhebende Grenzen, eine genaue Untersuchung notwendig gemacht hätten, die am lebenden Tier nicht zugänglich war. Doch ist wohl anzunehmen, daß die in der Folge sich regenerierenden Geschlechtsorgane alle in diesem, sich neu bildenden Teile des Tieres entstanden sind. Bis zum 16. Tage war nun irgendeine darauf hindeutende Veränderung noch nicht wahrzunehmen. Dies änderte sich aber bei beiden Tieren in merkwürdiger Übereinstimmung in den nächsten Tagen, wo in rascher Aufeinanderfolge Samenblasen, Ovarien und Eiersack im Tiere entstanden, so daß am 24. Tage Geschlechtsapparat und Clitellum fertig regeneriert waren. Ungeschlechtliche Fortpflanzung war während dieser Zeit und auch späterhin nicht zu beobachten, sondern es verhielt sich dieses Tier in allen Punkten genau wie ein anderes, normales Geschlechtstier.

Der Versuch zeigt nun, daß bei *Stylaria* die operativ entfernten Geschlechtsorgane wieder regeneriert werden können, ebenso wie das für andere Oligochäten schon gezeigt worden ist. Bei *Stylaria* ist aber nun insofern ein Unterschied vorhanden, als bei ihr der Besitz von Geschlechtsorganen nur ein zeitweiser ist. Die Geschlechtsorgane sind nicht ein dauernder und unbedingt notwendiger Bestandteil im Organismus, wie sie das bei anderen Oligochäten ohne vegetative Fortpflanzung sind, sondern sie werden, wie das aus früheren Kapiteln hervorgeht, nur unter gewissen Temperaturbedingungen im Tiere gebildet. In dem Falle bei *Stylaria* sind also zwei Möglichkeiten bei der Regeneration ins Auge zu fassen. Entweder es ist auch hier wieder die Temperatur der ausschlaggebende Faktor, ebenso wie bei dem erstmaligen Übergang zur Geschlechtlichkeit; dann wäre es ohne Bedeutung ob das Tier vorher schon geschlechtlich war oder nicht, sondern es würde eine Regeneration der vorderen Segmente bei höherer Temperatur immer eine Bildung von Geschlechtsorganen mit sich führen. Oder aber die erstmalige Anlage der Geschlechtsorgane hat eingreifende physiologische Veränderungen im Tier zur Folge gehabt; dann müssen bei der Regeneration die Geschlechtsorgane unabhängig von der Temperatur wieder gebildet werden, ebenso wie das bei allen dauernd geschlechtlichen Oligochäten der Fall ist.

Um das zu untersuchen setzte ich bei einer konstanten Temperatur von 12° eine weitere Kultur an und nahm zu diesem Zwecke ein großes Geschlechtstier mit 78 Segmenten, von denen ich die vorderen 10 operativ entfernte. Die Ergebnisse waren folgende:

Das Tier war schon den ganzen Monat vor Ausführung der Operation unter 12° in Kontrolle gewesen und hatte, wie das bei einer so tiefen Temperatur und der schon vor Wochen erlangten Geschlechtsreife nicht anders

zu erwarten war, die ganze Zeit über keinerlei Teilungsvorgänge mehr gezeigt. Nach Ausführung der Operation ging nun die Regeneration der vorderen Segmente wie in Wärmekultur vor sich. Nach Ablauf von 9 Tagen war der Kopflappen mit Rüssel und Augen, wenn auch noch nicht in voller Größe, neu gebildet und schon am 16. Tage der Kultur war die ganze Regeneration vollendet. Während der nächsten 8 Tage war von irgend-einer Veränderung, oder gar Neubildung von Geschlechtsorganen, nichts zu bemerken. Dies änderte sich mit dem 25. Tage, wo ungefähr in der Mitte des Tieres die ersten Anzeichen einer Teilstelle zu beobachten waren. Dieser folgte 3 Tage später eine zweite, nach weiteren 2 Tagen eine dritte, worauf 2 Tage später, also am 32. Tage der Kultur, das erste Tochtertier abgeschnürt wurde. Nach 3 Tagen war wieder eine Teilstelle angelegt und am selben Tage erfolgte auch die Abschnürung des zweiten Tochtertieres. Während der ganzen Zeit fand eine Anlage von Geschlechtsorganen nicht statt. Leider ging nun das zur Kultur gesetzte Tier im Laufe der nächsten Tage ein, so daß ich weitere Beobachtungen nicht mehr anstellen konnte.

So geht aus den vorstehenden beiden Versuchen vor allem einwandfrei hervor, daß ein Geschlechtstier, dem die Geschlechtssegmente entfernt worden sind, bei der Regeneration des fehlenden vorderen Teiles die Geschlechtsorgane nur dann wieder anlegt, wenn diese Neubildung unter der Einwirkung einer Temperatur von ungefähr 18° an aufwärts vor sich geht; andernfalls findet eine Rückkehr zur vegetativen Fortpflanzung statt. Es hängt demnach auch bei dem schon einmal geschlechtlich gewesenen Tier die Wiederbildung der Organe von genau denselben Bedingungen, wie ihre erstmalige Anlage ab. Daraus geht deutlich hervor, wie gering die Unterschiede zwischen der vegetativen und der geschlechtlichen Form sind. Es ist also möglich, ein schon einige Zeit reifes Geschlechtstier durch künstlichen Eingriff wieder zur rein vegetativen Fortpflanzung zu bringen und es — wie ich wohl annehmen darf — dauernd bei dieser zu erhalten. Andererseits scheint mir auch das Resultat des umgekehrten Versuches — den ich allerdings wegen Mangel an vegetativen Tieren nicht mehr ausführen konnte — außer Zweifel, daß es nämlich möglich ist, das seiner vorderen Segmente beraubte Stamtier durch Regeneration dieser in Wärme in ein Geschlechtstier überzuführen. Man darf nun aber nach diesen Feststellungen nicht unter natürlichen Bedingungen ein ähnliches Schwanken des Individuums zwischen den zwei Fortpflanzungsarten erwarten. Ich werde im Gegenteil, wie schon weiter oben für die ungeschlechtliche, so auch für die geschlechtliche Fortpflanzung Beobachtungen zu bringen haben, welche zeigen, daß die einmal erworbene Geschlechtlichkeit nicht wieder rückgängig gemacht wird.

Ehe ich aber darauf zu sprechen komme, möchte ich noch kurz auf die Frage eingehen, wie man sich denn das Wesen dieser Temperaturwirkung zu denken hat.

Es stünden hierfür zwei Möglichkeiten offen. Entweder es sind spezifische Geschlechtszellen in den Körpergeweben des Tieres enthalten, dann bestünde die Einwirkung der Temperatur nur in einer Aktivierung

dieser Zellen. Oder aber es sind solche spezifische Geschlechtszellen nicht vorhanden, dann würde unter dem Einfluß der Wärme eine Umbildung somatischer Zellen in Geschlechtszellen bewirkt werden.

Irgendwelche einen der beiden Fälle stützende Beobachtungen habe ich nicht anzuführen. Für den Entscheid der Frage nicht ohne Bedeutung wäre die Feststellung, ob auch das letzte Drittel oder gar Viertel des Geschlechtstieres bei einer Neubildung in Wärme Geschlechtsorgane wieder anlegt. Wäre das nicht der Fall, so würde dieser Umstand für das Vorhandensein spezifischer, nur über einen Teil des Tieres verbreiteter Geschlechtszellen sprechen.

Eins ist aber sicher und muß auch in diesem Zusammenhang noch einmal besonders hervorgehoben werden. Hohe Temperatur, als der zur Geschlechtlichkeit führende Faktor, ist nicht zu jeder Zeit von Wirksamkeit, sondern bedarf eines besonderen Zustandes des Individuums auf das er einwirkt. Ging nämlich aus den Versuchen mit Stamtier und erstem Tochttertier ganz allgemein hervor, daß Wärme, wenn sie wirksam sein soll, auf das junge unentwickelte Tier einwirken muß, so läßt sich nach den letzten beiden Versuchen genauer sagen, daß sowohl Alter, wie früherer Zustand des Tieres ganz ohne Belang sind und es nur darauf ankommt, daß zur Zeit der Wärmeeinwirkung ⁶⁾ die, die Geschlechtsorgane bergenden Segmente, noch in ihrer Entstehung begriffen sind. Für den Fall, daß spezifische Geschlechtszellen vorhanden sind, müßte man also annehmen, daß nur in dem sich neu bildenden Gewebe, sowohl der Knospungsstelle, wie des sich regenerierenden Teiles eine Aktivierung eintreten kann, während anderweitig die Geschlechtszellen sich in Ruhezustand befinden. Ebenso ist auch die Umbildung somatischer Zellen, sofern eine solche stattfindet, nur unter diesen Umständen möglich.

Außerdem ergibt sich aus dem letzten Versuch, daß Fortpflanzung durch Teilungen bei der geschlechtlichen Form nicht nur vor Anlage der Geschlechtsorgane und während dieser stattfinden kann, sondern daß die Fähigkeit zu einer solchen im Tiere überhaupt nicht erlischt. Das Aufhören dieser beruht also nur auf einer augenblicklichen Hemmung, die durch die Entwicklung des Geschlechtsapparats bedingt ist. Es kann also in dem Geschlechtstier durch künstliche Entfernung der Geschlechtsorgane ein erneutes Auftreten von vegetativer Fortpflanzung ohne weiteres erzielt werden, und da, wie anzunehmen, bei Einhaltung entsprechender Bedingungen eine Regeneration der Geschlechtsorgane nicht mehr eintritt, wäre damit die Überführung eines Individuums der geschlechtlichen Form in ein solches der vegetativen erreicht. Daran ändert auch der Umstand nichts, daß ein wieder rein vegetativ gewordenes Tier auf die Dauer scheinbar nicht mehr lebensfähig ist.

Dabei ist an diesem speziellen Falle noch hervorzuheben, wie ungeheuer schnell und zahlreich die dann eintretenden Teilungen sich abspielen

6) Anmerkung: Die Frage, ob nun wirklich die Wärme letzten Endes der ausschlaggebende Faktor ist, oder etwa ein durch sie hervorgerufener Mangel an Sauerstoff, will ich damit nicht entschieden haben.

und sogar noch an einem Tier, das durch Verlust von 10 Segmenten geschwächt war, und bei Temperaturbedingungen, bei denen Teilungen sonst viel weniger lebhaft vor sich gehen. So macht es fast den Eindruck, als ob hier durch die lange Unterbindung dieser Fortpflanzungsart Kräfte sich in dem Körper angesammelt haben — was sich auch äußerlich durch die große Länge des Tieres kundgeben dürfte — die nach Aufhebung des Hindernisses mit großer Energie zu ihrer Betätigung führen.

Degeneration der Geschlechtsorgane.

Nachdem ich so auf künstlichem Wege ein Zurückschlagen von der geschlechtlichen Fortpflanzung zur ungeschlechtlichen erzielt hatte, suchte ich die Frage zu lösen, ob auch unter natürlichen Bedingungen nach Entleerung der Geschlechtsprodukte oder Degeneration des Geschlechtsapparats ein solcher Vorgang stattfinden kann. Zu diesem Zwecke setzte ich Kulturen bei den verschiedensten Temperaturen an. So brachte ich einen Teil in ein ungeheiztes Zimmer, in dem die Temperatur bis auf 4⁰ herunterging, andere hielt ich im geheizten Zimmer, wieder andere bei 12 und 22⁰. Hierbei zeigte sich nun nur insofern ein Unterschied, als in der Wärmekultur, wohl durch die von Zeit zu Zeit noch eintretenden Teilungen, die Exemplare am kleinsten und empfindlichsten waren, im übrigen aber war nirgends eine Rückbildung der Geschlechtsorgane, oder, sonst irgendwelche Veränderungen, durch die sich der Zustand der Geschlechtlichkeit als ein nur zeitweiser erwiesen hätte, zu konstatieren. Nach ungefähr 10 Wochen, nachdem eine größere Zahl Kokons abgesetzt war, gingen die Tiere stets ein und zeigten bis zu diesem Augenblick einen absolut unveränderten Geschlechtsapparat. Die Erscheinungen, unter denen sie zugrunde gingen, waren insofern ähnlich denen der Stammtiere, als auch bei ihnen zuerst die Wachstumserscheinungen zum Stillstand kamen, neue Segmente nicht mehr erzeugt wurden und so die charakteristische Verjüngung des Hinterendes nicht mehr zu erkennen war. Auch eigentümliche Zerfallserscheinungen einzelner Segmente, die meist von rückwärts ihren Ausgang nahmen, waren zu beobachten und führten öfters schließlich dazu, daß der vordere noch lebende Teil eine ganze Reihe schon abgestorbener Segmente mit sich herumtrug.

Auch meine im Freien, an einem Weiher in Possenhofen und einem anderen am Ammersee gemachten Feststellungen stimmen damit insofern überein, als ich niemals Tiere bemerken konnte, die in irgendeiner Art Rückbildung der Geschlechtsorgane zeigten. Wenn ich auch in beiden Fällen ein Wiederauftreten vegetativer Tiere beobachten konnte, so lag doch eine Zeit von mehreren Monaten zwischen ihnen und den letzten konstatierten Geschlechtstieren, so daß es sich bei den vegetativen Tieren wohl nur um neu aus Eiern ausgeschlüpfte Exemplare hat handeln können.

Ebenso zeitigten auch meine Versuche, durch absoluten Nahrungsmangel eine Rückbildung der Geschlechtsorgane zu erzielen, keinen Erfolg, doch konnte ich immerhin dabei Beobachtungen machen, die ich anfangs

für eine Degeneration der Geschlechtssegmente hielt, und möchte sie deshalb nicht unerwähnt lassen.

Es handelte sich hierbei um eine Kultur, bei der ich zwei große Geschlechtstiere bei ca. 16⁰ in Glasdosen in reinem, regelmäßig gewechseltem Wasser züchtete. Am 13. Tage der Kultur setzten nun bei beiden Exemplaren merkwürdige, vom Kopf ausgehende Rückbildungsprozesse ein. Zuerst nahm die Länge des rüsselartigen Kopfanhanges bedeutend ab und war nach 3 Tagen bei dem einen Tier vollständig, bei dem anderen bis auf eine kleine Erhebung verschwunden. Während nun der Rüssel bei letzterem allmählich wieder zu normaler Größe heranwuchs, ging bei ersterem die Rückbildung weiter, so daß nach weiteren 3 Tagen der größte Teil des Kopflappens mit den darauf sitzenden Augen nicht mehr zu erkennen war. Ihren Höhepunkt erreichten die Veränderungen am 22. Tage der Kultur, wo sämtliche Segmente bis zum vorderen Ende des Clitellums rückgebildet waren. Daß es sich in diesem Fall nicht um die gewöhnlichen Zerfalls- und Krankheitserscheinungen handelt, wie ich solche schon geschildert habe, glaube ich daraus schließen zu dürfen, daß ich nie tote Zellmassen und Segmentteile an der betreffenden Stelle beobachten konnte, sondern stets die Oberfläche des Tieres an der Stelle der Rückbildung einen durchaus frischen und lebenden Eindruck machte. Ich habe das Tier täglich mikroskopisch ein bis zweimal untersucht und dabei den Eindruck gewonnen, als ob hier keine Nekrose, sondern eine allmähliche physiologische Rückbildung, ausgehend vom vorderen Ende des Kopflappens, stattfände, und erwartete nun, daß diese auch weiter auf die die Geschlechtsorgane bergenden Segmente übergreifen würde. Doch wurde diese Annahme nicht bestätigt, sondern es setzte jetzt, ohne daß ich Futter zugab, wieder ein Wachstum ein, das nach 3 Tagen zur Bildung eines kleinen kurzen Kopflappens mit daran erkennbarem Rüssel führte. Nach einem weiteren Tage waren auch die Augen wieder erkennbar und es wurde durch Streckung des Kopflappens und der übrigen neu entstandenen Segmente schließlich, abgesehen von der verringerten Größe, der ursprüngliche Zustand wieder erreicht.

Nachdem ich so nie Gelegenheit hatte, eine Rückbildung des Geschlechtsapparats zu beobachten und einen Übergang von der geschlechtlichen zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung nur nach operativem Eingriff, so glaube ich mich zu der Annahme berechtigt, daß im allgemeinen mit der Anlage der Geschlechtsorgane für das Individuum ein Endzustand erreicht ist. So kann ich die Angabe von Tauber: „*Naides moriuntur quum ova deposita sunt*“, wenigstens was *Stylaria lacustris* anbetrifft, nur bestätigen.

In scharfem Gegensatz hierzu stehen nun die Angaben Vejdovsky's. Er ist der Ansicht, daß dieser Satz Tauber's bestenfalls für einige Formen Gültigkeit haben könne, unter die er *Stylaria lacustris* nicht mit einbezieht. Er sagt: „...die meisten von mir künstlich gezüchteten Stylarien gingen nach der Eiablage nicht zugrunde, sondern vermehrten sich auch weiterhin auf dem Wege der Knospung und Teilung.“ Leider gibt

er aber für *Stylaria lacustris* keine nähere Schilderung dieses Vorgangs an, so daß immerhin die Möglichkeit bestünde, daß es sich bei diesen vegetativen Individuen um vegetative Abkömmlinge der Geschlechtstiere handelte und diese selbst zugrunde gingen. Immerhin wäre aber die Möglichkeit eines solchen von Vejdovsky erwähnten Vorgangs nicht absolut von der Hand zu weisen, wenn auch aus meinen Versuchen nur hervorgeht, daß Geschlechtstiere nach künstlicher Entfernung der Organe wieder zu einer normalen vegetativen Fortpflanzung befähigt sind.

Daß solche Rückbildungsprozesse sonst in der Familie der Naididen nicht nur vereinzelt vorkommen, sondern in einzelnen Gattungen die Regel sind, geht aus weiteren Angaben von Vejdovsky hervor, in denen er auch eine genaue Schilderung der allmählichen Rückbildung der ganzen Geschlechtsdrüsen bei *Chaetogaster* gibt.

Zusammenfassung.

Zusammenfassend lassen sich so die Resultate der vorstehenden Untersuchungen in folgenden Sätzen ausdrücken:

Der Übergang zur geschlechtlichen Fortpflanzung wird bei *Stylaria lacustris* durch die Einwirkung höherer Temperaturen veranlaßt. Doch findet dieser Übergang noch nicht bei dem von Kälte in Wärme gebrachten Stamtier, sondern erst bei dem von ihm in Wärmekultur abgeschnürten Knospen statt. Eine Ausnahme hiervon macht nur insofern die erste Knospe, als sie auch ungeschlechtlich bleiben kann, wenn ihre Entwicklung in tiefer Temperatur schon so weit fortgeschritten war, daß ihre Abschnürung schon in der allerersten Zeit der Wärmeeinwirkung vor sich geht.

Mit der Anlage der Geschlechtsorgane im Individuum erlischt allmählich die Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung und wird auch nicht mehr aufgenommen, da eine Rückbildung der Geschlechtsorgane bei *Stylaria* normalerweise nach meinen Untersuchungen nicht vorkommt, sondern das Geschlechtstier nach der Eiablage zugrunde geht.

Operativ entfernte Geschlechtsorgane werden nur dann wieder regeneriert, wenn sich das Tier unter Temperaturbedingungen befindet, die denen entsprechen, die bei der ersten Anlage der Geschlechtsorgane wirksam waren; andernfalls findet ein Rückschlag zur vegetativen Fortpflanzung statt.

Literatur.

- Gruithnesen, V. P., Anatomie der gezügelten *Naide* und über Entstehung ihrer Fortpflanzungsorgane. Nov. acta nat. cur. T. XI. 1823.
 Leidy, Jos., Notice of some aquatic Würms of the family *Naidés*. American Naturalist 1880.
 Leidy, Jos., Corrections a. Additions to former Papers on Helminthology. Proceed. Acad. nat. Sciences 1850—51. Philadelphia 1851.
 Leukart, K., Über die ungeschlechtliche Vermehrung von *Nais proboscidea*. Wiegmann's Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 17. 1851,

- Lankester, E. Kay., The sexual Form of *Chaetogaster* *Limnaei*. Quart. Journ. microsc. Scienc. Vol. IX. New. Ser. 1869.
- Semper, C., Beiträge zur Biologie der Oligochäten. Arbeit a. d. geol. zool. Institut Würzburg. IV. Bd. 1877.
- Vejdovsky, Fr., System u. Morphologie der Oligochäten. Prag 1884.
- Udekem, Jul. D', Not. sur les organ. génit. d'*Aeolosoma* et des *Chaetogaster*. Bullet. Acad. roy. Belg. 2. Sér. T. XII 1861.
- Schulze, M., Über die Fortpflanzung durch Teilung bei *Nais proboscidea*. Wiegmann's Arch. f. Naturgesch. 1849. Bd. I, Jahrg. 15.
- Schulze, M., Noch ein Wort über die ungeschl. Vermehrung bei *Nais proboscidea*. Wiegmann's Arch. f. Naturgesch. 1852.

Die Totenstarre und ihre Beziehung zur Kontraktion.

Eine vergleichend-physiologische Betrachtung über die Nekrobiose der lebendigen Substanz.

(Nach einem Vortrag, gehalten am 29. Juli 1919.)

Von Joseph Georg Schaefer,

Physiologisches Institut Bonn.

(Mit 4 Textfiguren und 5 Tabellen.)

Inhaltsübersicht.

I. Nekrobiose der Einzelligen	316
II. Nekrobiose im Zellstaate	318
Die Vorgänge bei der Totenstarre des Muskels und ihre Theorien	319
III. Prinzipien der nekrobiotischen Kontraktion bei der amöboiden u. fibrillären Zelle.	326
Eine Theorie der amöboiden Kontraktion	327
Die Kontraktion der Muskelzelle als Ruhezustand	328
Die postkontraktiven Erscheinungen der amöboiden Zelle	330
IV. Zusammenfassung	331

Die Erscheinungen der Totenstarre haben eine große Ähnlichkeit mit denen der Muskelkontraktion. Totenstarre Muskeln verkürzen sich, produzieren Wärme und reagieren sauer, wie bei der Kontraktion. Nysten hatte recht, als er die Totenstarre „letzte Anstrengung des sterbenden Muskels nannte“, obgleich diese Definition gar nichts über den Mechanismus der Totenstarre aussagte.

I. Nekrobiose der Einzelligen.

Die vergleichende Physiologie zeigt, daß nicht allein die sterbende Muskelzelle dem Schicksal der Totenstarre anheimfällt. Ausgangspunkt für das Verständnis aller Lebenserscheinungen bildet die lebendige Substanz in ihrer elementarsten Form, die Zelle; die nekrobiotischen Prozesse werden sich bei der einzelnen Zelle leichter analysieren lassen als beim hochdifferenzierten Muskel. Untersuchen wir nun die Absterbeerscheinungen bei den Protozoen. Besonders geeignet sind die formwechselnden Rhizopoden. Reizt man eine Amöbe, so zieht sie sofort ihre Pseudopodien ein, das Protoplasma nimmt eine kugelförmige Gestalt an, kontrahiert sich. Tötet man sie ab, so stirbt sie in Kontraktion. Die Einzelheiten hierbei lassen sich in aller Deutlichkeit verfolgen,

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Lipps Walter

Artikel/Article: [Experimentelle Untersuchungen u^uber den Fortpflanzungswechsel bei Stylaria Lacustris. 289-316](#)