Untersuchungen über experimentell bewirkte Sexualität bei Naiden.

Von Dr. **Hans-Adam Stolte**, Zoolog. Institut Würzburg.

Einleitung.

Im Anschluß an eine in Druck befindliche Arbeit über experimentelle Untersuchungen über die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Naiden hatte ich den Wunsch, durch Verbesserung der Zuchtmethode die Lösung einiger Fragen zu ermöglichen, die in jener Arbeit mit Vermutungen abgetan werden mußten.

Bei meinen früheren Experimenten konnte ich nur mit häufigem Futter- und Wasserwechsel die Naidenkulturen ohne Schädigung längere Zeit durchführen und erreichte auf diese Weise keine extrem günstigen Bedingungen. Darunter verstehe ich in erster Linie Stetigkeit einer reichlichen Futterzufuhr und eine ebenso stetige Beseitigung der Stoffwechselabbauprodukte. Nur unter dieser Voraussetzung konnten die noch strittigen Fragen der Naidenfortpflanzung geklärt werden.

Die Hauptergebnisse meiner früheren Arbeit gebe ich nochmals in einer dieser entnommenen Tabelle zur Orientierung über die dort behandelten Fragen.

Die Wirkung der äußeren Einflüsse auf die Teilung und das Wachstum des Naidenkörpers ist in dieser Tabelle übersichtlich dargestellt.

Tabelle I.

	← jung alt →	
	gute Ernährung	schlechte Ernährung
hohe Temperatur	kurze Zooide kurze Ketten (Geschlechtszellenbildung) →	lange Zooide schneller Zonenschwund
tiefe Temperatur	kurze Zooide lange Ketten Reservestoffbildung	lange Zooide langsamer Zonenschwund

Zur Erklärung sei hinzugefügt, daß Jugend oder Alter das Ergebnis der Wirkung der Außenfaktoren in der Pfeilrichtung verschieben. Die Veränderung geschlechtlich werdender Würmer erfolgt in der Richtung des Pfeils.

Ich vermutete in meiner früheren Arbeit, daß Geschlechtszellenbildung nur bei gut genährten Individuen in hoher Temperatur unter Mitwirkung innerer Faktoren erfolgt. Zu dieser Ansicht drängten mich

Beobachtungen im Freien an *Nais elinguis* P., die ich in den Jahren 1913 und 1914 in übereinstimmender Weise machen konnte, denn ich bemerkte da als Vorläufer einer Geschlechtsperiode Veränderungen in der Zooidlänge, die darauf hinwiesen, daß Verkürzung der Zooide eine Folge der Nahrungszunahme im beginnenden Frühjahr im Lebensraum der Naiden, die entgegengesetzte Bewegung der Teilungszone aber aus der Tendenz zur Geschlechtszellenbildung, die durch Pfeil angedeutet, zu erklären sei. Ob dabei die Temperatur eine unmittelbare oder nur mittelbare Rolle spielt, ließ ich unentschieden.

Ältere Literaturangaben über die Sexualität der Naiden.

Über Zeitpunkt und Ursache der Geschlechtszellenbildung in der freien Natur bei den Naiden haben von jeher die allerverschiedensten Meinungen bestanden. Eine ziemlich erschöpfende Darstellung dieser Literatur findet sich bei Schuster (1915) und ich kann deshalb auf eine Zusammenstellung verzichten. Wichtiger für uns sind die Mitteilungen über experimentelle Bewirkung der Geschlechtlichkeit. Vejdowsky (1884) stellte als erster derartige Versuche an. Er hielt *Nais barbata* im Juli 1878 in einem flachen Teller der Sonne ausgesetzt und schrieb dem durch Verdunstung in seinem Salzgehalt geänderten Wasser die Wirkung zu, daß nach wenigen Tagen Geschlechtstiere auftraten und Kokons ablegten. Später hat Stolè (1886) Versuche mit mehreren Naisarten angestellt. Er züchtete eine Naide, die er *N. elingius* nennt, bei 14° den Winter hindurch im Zimmer und fand im Februar in seiner Kultur geschlechtsreife Exemplare, während im Freien die Art nur im Herbst geschlechtsreif wurde. Er schließt daraus, daß eine Kombination eines bestimmten Alters, günstiger Temperatur und Ernährung Geschlechtszellenbildung hervorruft. Piguet (1906) hat die Experimente Vejdowskys wiederholt. Er wollte mit Kälte und Eintrocknenlassen des Wassers auf die Würmer wirken. Aber seine Versuche führten zu keinem Resultat. Ebenso erfolglos experimentierte Schuster (1915) mit Pristina, einer Art, bei der bisher nur höchst selten Geschlechtsorgane beobachtet wurden, Schuster verwendete „günstigste Bedingungen“ bei 15° C. Schließlich sei noch des jüngsten Versuches gedacht, die Frage nach den Sexualität bewirkenden Faktoren zu lösen: W. Lipps (1919) hat für das Zustandekommen der Geschlechtsformen von *Stylaria lacustris* hohe Temperatur verantwortlich gemacht. Er stützt sich auf Beobachtungen im Freien und auf Kulturresultate, auf deren Interpretation ich weiter unten eingehen werde. Wenn Lipps auch seine Untersuchungen an Stylaria anstellte, glaube ich doch diese Art mit in den Kreis meiner Betrachtungen ziehen zu dürfen. Denn seine Beobachtungen im Freien wie die Angaben anderer Beobachter dieser Form weisen darauf hin, daß auch *Stylaria lacustris* unter denselben Bedingungen geschlechtsreif wird wie die von mir untersuchten Naisarten. Über diese Versuche will ich nunmehr berichten.

I. Eigene Versuche.

a) Methodik.

Es war mein Bestreben den gesamten Komplex der äußeren Einflüsse nach Möglichkeit zu analysieren. Die erste Frage, die auftauchte, war: Sind Temperatur und Ernährung die einzigen Faktoren, die der Experimentator in der Hand hat und ist ihr Einfluß eindeutig zu bestimmen?

Die Wirkung der Temperatur auf Zuchttiere ist meist nicht leicht festzustellen. Denn bei lebendem Futtermaterial darf nicht vergessen werden, daß z. B. erhöhte Temperatur nicht nur auf die Stoffwechselvorgänge des Zuchttieres, sondern auch auf die Futterorganismen wirkt, sodaß Einflüsse, die anscheinend der Temperatur zuzuschreiben sind, tatsächlich der Ernährung zufallen können. Mittelbare Wirkungen müssen also von den unmittelbaren unterschieden werden. Für so ausgesprochene Detritusfresser, wie die Naiden, ist es am vorteilhaftesten eine bestimmte Hauptnahrung zu benutzen, die allerdings nicht immer leicht zu finden ist. Lipps (1919) hat deshalb von quantitativen Bestimmungen der Nahrung abgesehen, ist sich aber auch über ihren qualitativen Charakter nicht klar geworden, obgleich das für die Bewohner stehender Gewässer verhältnismäßig leicht ist. Ungleich mehr Schwierigkeiten verursacht eine solche Feststellung im fließenden Wasser, wie z. B. bei *Nais elinguis*, weil diese Formen wohl aus dem vorbeifließendem Medium Nahrung aufnehmen, doch gibt die Tatsache, daß *Nais elinguis* von mir nur dort gefunden wurde, wo faulende Blätter das Bachbett erfüllten, einen Hinweis, daß *N. elinguis* in erster Linie Bakteriennahrung aufnimmt. Das führte mich dazu, allgemein die Naiden mit den Kahmhäuten von Laubaufgüssen zu füttern. Bemerken möchte ich noch, daß aus Zweckmäßigkeitsgründen später alle Versuche mit Aufgüssen von Kopf- und Endiviensalat angestellt wurden, womit ich während des Winters wenigstens ebenfalls sehr gute Erfolge erzielte. Damit konnte dte Konzentration der Nahrung als selbständiger Faktor in das Experiment eingeführt werden. Allerdings durfte man das Alter solcher Aufgüsse nicht außer Acht lassen und in einem Stadium der Paramaecienvorherrschaft waren Kahmhäute als Futter nicht mehr zu verwenden. Wahrscheinlich war die Hauptmasse der Bakterien in diesem Zustand der Kahmhaut durch die 4 Stadien der Bevölkerung, die Woodruff (1912) für Heuinfusorien angibt, nämlich Monaden, Colpoda, Hypotrichen und Paramacien schon zu stark verbraucht und es machten sich die Abbauprodukte in schädigender Weise bemerkbar. Und damit komme ich zu dem für die Arbeit entscheidenden Faktor. Auf Grund der Beobachtung, daß Laubaufgüsse nur beschränkte Zeit hindurch als Futter brauchbar sind, kam mir der Gedanke, die Stoffwechselprodukte unschädlich zu machen. Es war klar, daß Sauerstoffzufuhr diesen Zweck erfüllen würde. Aber auf welchem Wege sollte dies geschehen?

Bei früheren Arbeiten an Naiden hatte ich die Würmer der Durchlüftung ausgesetzt, aber diese Methode ergab nur Hungerformen. Höchstwahrscheinlich wurden durch die vom Luftstrom erzeugte Wasserbewegung Würmer und Futter durcheinandergetrieben, sodaß die Nahrungsaufnahme behindert war.

Wie ich schon in den früheren Untersuchungen mitteilte, entwickelte sich im Frühjahr *N. variabilis* in dem von Grünalgen und Diatomeen erfüllten Detritus bedeutend besser als mit den für die meisten Experimente benutzten Laubaufgußbakterien. Die Tiere waren kräftiger, der Wert n (= die Zahl der Rückenborstensegmente vor der Teilungszone einer Nais) wurde kleiner und es kam zu erheblicher Kettenbildung. Solcher Detritus eignete sich aber nicht zur quantitativen Bestimmung des Futters, denn er enthält zu viel Abbaustoffe, die als Rohmaterial nicht mehr in Frage kommen und außerdem die Sauerstoffwirkung in unbestimmbarer Weise beeinflussen. Ich machte deshalb den Versuch mit einer Reinkultur einer Grünalge den Kulturen Sauerstoff zuzuführen. Dazu verwendete ich Stichococcus, die in Knopscher Lösung gezüchtet war. Mit dieser Alge kam ich zur passenden Versuchsanordnung und konnte in dem Lebensraum einer Zimmermannschale einen Kreislauf der Stoffe zustande bringen, der dem am Fundort der Naiden ziemlich nahe kam: Die Fntterbakterien dienten als Nahrung. Die Produkte des Stoffwechsels der Würmer wurden durch andere Bakterien allmählich abgebaut und in den mineralisierten Zustand übergeführt. Solche Endprodukte sind der Nährboden für die Algen, die auf photosynthetischem Wege die Assimilation vollziehen. Der auf diese Weise gewonnene Sauerstoff aber findet im Stoffwechsel der Würmer Verwendung und wird für die Oxydation der Abbauprodukte verbraucht.

Die Bedingungen dieses Lebensraums erachtete ich als günstig für die Geschlechtszellenbildung und begann meine Versuche. Daß sich später Unvollkommenheiten dieses Systems zeigten und wie sie wirkten, werde ich unten darlegen.

Drei Faktoren standen also zur Prüfung zur Verfügung:

1. Temperatur,
2. Konzentration der Hauptnahrung,
3. Sauerstoffgehalt des Wassers.

b) Versuche an *Nais variabilis* Piguet.

Im Anfang November 1920 wurden drei Parallelkulturen mit verschiedener Fütterung bei 12–15° C. angesetzt.

Zucht I: Salataufgußbakterien und Algen.
„ II: Salataufgußbakterien, denen 5 Tage nach Kulturbeginn bei Futterwechsel eine Pipette 1 %iger Kartoffelstärkelösung zugegeben wurde.
„ III: Salataufgußbakterien und Algen in starker Verdünnung.

Das Protokoll von Zucht I gebe ich im folgenden wieder:

Am 6. Nov. 1920 wurde ein Exemplar von *Nais variabilis* (14?)[1]) mit kurzem Hinterzooid in Kultur genommen. In die Kulturschale wurden Bakterien als Nahrung und Algen gegeben. Am 11. Nov. konnte ich an dem Wurm eine große Teilungszone konstatieren, die kurz vor der Durchschnürung stand. Am 15. Nov. war die Naide geteilt, am 18. Nov. beobachtete ich beide Teilstücke in gutem Futterzustande, der auch an den folgenden Kontrolltagen, dem 29. Nov. und 13. Dez., unverändert war. Am 31. Dez. stellte ich zwei geschlechtsreife Würmer mit zwei resp. einem Ei und ein ungeschlechtliches Individuum fest. Eines der beiden Geschlechtstiere wurde fixiert.

Dazu muß ich bemerken, daß die Kultur fast ganz sich selbst überlassen blieb und wenig beobachtet wurde, mir deshalb die nochmalige Teilung entging. Niemals wurde Wasserwechsel vorgenommen, sondern nur Futter zugegeben.

In der Zeit vom 31. Dez. 1920 bis 17. Jan. 1921 wurde in den Zuchten das Futter nicht erneuert. Am 13. Jan. stellte ich fest, daß das Geschlechtstier anscheinend die Eier abgelegt hatte. Am 17. Jan. wurde dieser Wurm mit ausgestülpten Samentaschen fixiert. Gleichzeitig wurde neues Wasser und Futter in die Kulturschale gegeben. Am 30. Jan. hatte der ungeschlechtliche Wurm, der Alterserscheinungen in Form von abgetrennten Chloragogenfetzen aufwies, eine Teilungszone angelegt. Am selben Tage wurde nochmals Wasser und Futter erneuert. Am 2. Februar war auch dieses letzte Individuum eingegangen.

Zucht II enthielt am 31. Dez. 1920 13 Exemplare ohne Teilungszonen, ein Zeichen für schlechte Ernährungsbedingungen. Über das weitere Verhalten dieser Kultur werde ich unten berichten.

Zucht III war am 31. Dez. 1920 mit 14 Würmern vertreten, die sehr hinfällig waren und bei einem Futterwechsel bis Ende Januar 1920 sämtlich eingingen.

Daraus ergibt sich: Im Gegensatz zu Zucht II und III, die im angegebenen Zeitraum sich auf ungeschlechtlichem Wege reichlich vermehrt haben, war unter den Bedingungen der Zucht I die ungeschlechtliche Vermehrung nur sehr gering gewesen. Dafür erwiesen sich 6—8 Wochen (= die für diese Art beobachtete Latenzzeit) nach Kulturbeginn zwei von den drei Individuen als geschlechtsreif. Das dritte ungeschlechtlich gebliebene, das sich zuletzt noch teilte, ging kurz darauf mit Anzeichen des Alters zugrunde.

Zur weiteren Klärung des Einflusses der äußeren Bedingungen auf die Sexualität bei den Naiden wurden noch mehr Kulturen unter den bei Zucht I erprobten Bedingungen angesetzt. Hierfür wurden Abzweigungen der Kultur II verwendet, die ich später behandeln will, sowie die Kultur IV—VI, am 6. und 7. Jan. 1921 aus Freilandmaterial angesetzt, außerdem Kultur VII, ebenfalls Freilandmaterial, am 3. Febr. 1921 angesetzt.

---

1) Bedeutet: Doppelkette, Vorderzooid mit 14 Rückenborstensegmenten, Hinterzooid noch unbegrenzt.

Ich gebe im folgenden einen Auszug der Protokolle und möchte einiges zur Erläuterung vorausschicken: In den Tabellen werden zuerst die Gesamtzahlen der Kultur bei ihrer Prüfung, sodann in Klammern die Anzahl der darin enthaltenen Geschlechtstiere angegeben; so heißt z. B. 82 (8): Es wurden 82 Individuen gezählt, davon waren 8 geschlechtsreif. Diese Geschlechtstiere werden aus der Zucht entfernt, bei der nächsten Prüfung sind also weitere inzwischen neu entstanden. In runder Klammer wird der Zustand der Kettenbildung angegeben, ein Gradmesser der Ernährung. Schließlich erwähne ich in eckiger Klammer Änderungen der Außenfaktoren. Wo solche Änderungen alle Zuchten gleichmäßig getroffen haben, werden sie gesondert angeführt. Ganz allgemein hielt ich die Kulturen in Zimmermannschalen, zu etwa 20 ccm filtriertem Aquariumwasser wurden 1—2 Pipetten Aufguß-Kahmhaut und etwa ebensoviel Algen in Nährlösung gegeben. Die Temperatur betrug 12—15° C.

Auf Grund dieser Versuche sind nun die einzelnen Faktoren auf ihre Wirksamkeit zu prüfen.

1. Lipps (1919) und andere Autoren haben gerade dem Temperaturfaktor die Hauptbedeutung für die Geschlechtszellenbildung zugesprochen. Ich muß deshalb zur ausführlichen Erörterung dieser Frage weiter ausholen.

In den früheren Untersuchungen hatte ich in zahlreichen Versuchen an *Nais variabilis* den Einfluß der Temperatur auf Art und Weise der ungeschlechtlichen Fortpflanzung geprüft und nur feststellen können, daß das Tempo der Teilungsvorgänge durch diesen Faktor eine Änderung erfährt. Infolgedessen sind Ketten- und Reservestoffbildung mittelbar ebenfalls von der Temperatur abhängig, wie aus Tabelle I ersichtlich ist. Die Ursache hierfür ist in Änderung der Reaktionsgeschwindigkeit beim Stoffumsatz zu suchen. Dagegen war keinerlei Wirkung der Temperatur auf die Lage der Teilungszone zu bemerken. Anderseits hatte ich während zweier Jahre die Beobachtung machen können, daß Geschlechtszellenbildung zwar in den Frühjahrsmonaten vor sich geht, ihr aber eine rapide Verlängerung der Zooide parallel läuft, ein Vorgang also, der einwandfrei als an den Ernährungsfaktor geknüpft festgestellt war. Nun geht erfahrungsgemäß dieser terminal gerichteten Bewegung von n eine kopfwärtsgerichtete voraus als Ausdruck der im Frühjahr auftretenden besseren Ernährungsbedingungen. Aus diesen Tatsachen schloß ich, daß die nachwinterliche Verkürzung der Zooide infolge der Geschlechtszellenbildung zum Stillstand kommt und das allmähliche Abklingen aller Teilungs- und Wachstumsvorgänge in gleichem Sinne zu deuten ist. Das alles geschieht aber zu einer Zeit (April bis Anfang Mai), wo von einer auffallend höheren Temperatur noch keine Rede sein kann. Füge ich noch hinzu, daß diese Tatsachen regelmäßig nur bei *Nais elinguis*, einem Kaltwassertier, beobachtet wurden, während ich *Nais variabilis* im Mai 1920 ungeschlechtlich und ohne Anzeichen beginnender Sexualität fand,

Tabelle II.

Datum	IV.		V.	VI.	VII.
6. 1. 21	(15?) (14?) (13?)		(14?) (15?)	(12? 12?) (15?) (14?)	
17. 1. 21	10 (zweifach) [Futter]		6 (zweifach) [Futter]	8 (dreifach) [Futter]	
30. 1 21	15 (2) [Wasser, Futter]		19 (zweifach) [Wasser, Futter]	19 (2) [Wasser, Futter]	
3. 2. 21					3 *N. variabilis* (vier- u. fünffach)
8. 2. 21	17 (2) (zweifach) [Wasser, Futter]		26 (5) (2—4fach) [Wasser, Futter]	18 (14) [Wasser, Futter]	6 (zweifach) [Wasser, Futter]
17. 2. 21	20 (1) (zweifach) [Futter]		42 (12) (2- u. 3f.) [Futter]	10 (2) (2- u 3fach) [Futter]	25 (2—5fach) [Futter]
23. 2. 21	28 (1) (2—4fach) [Wasser, Futter]		54 (4) (2—4fach) [Futter, Algen]	17 (3) (2—4fach) [etwas Wasser, Futter]	30—40 [Futter]
2. 3. 21	53 (2) (2—4fach) [Futter]		82 (8) [etwas Wasser, Futter]	36 (7) [Futter]	50–60 (1) [Futter]
[Seit 7. 3. Zuchtraum nicht mehr geheizt, am Tage warm, nachts sehr kalt]					
8. 3. 21	sehr zahlreich (1) [Hunger! Futter] IVa = 12 [geheizter Raum]	IV	sehr zahlreich (5) [Futter, warmer Raum]	30—40 (8) [Futter]	zahlreich (37) [Futter]
15. 3. 21	stark vermehrt [Futter]	sehr zahlreich (1) [kalter Raum]	massenhaft (1) (klein) [Hunger! Futter]	zahlreich (7) [Futter]	84 (42) [Wasser, Futter, Algen, kalter Raum]
[Ab 18. 3. Aufguß von Frühbeetsalat, ab Anfang März stärkere Sonnenbestrahlung]					
17. 3. 21			etwa 150 (3) (ohne Zone) [Wasser, Futter, Algen], davon 50 weitergezüchtet		
23. 3. 21	etwa 50 [Futter]	etwa 60 (2), davon 20 weitergezüchtet [Wasser, Futter, Algen]		39 (15) (zweifach) [Wasser, Futter, Algen]	43 (29) [Wasser, Futter, Algen, kalter Raum]
8. 4. 21	über 100 (1- u. 2fach) [Hunger, ab 27. 3. kalter Raum]	49 (2fach)	98 (1) 1- und 2fach) [Hunger]	63 (9) (kräftig, 2—4fach)	21 (5) (2—4fach) [wenig Futter]

so scheint mir mit Deutlichkeit daraus hervorzugehen, daß hier ein Temperatureinfluß nicht in Frage kommt. Ich schloß denn auch damals aus den Befunden auf eine Wirkung guter Ernährung bei indirektem Einfluß hoher Temperatur neben Mitwirkung entscheidender innerer Faktoren. In dieser den Temperatureinfluß ablehnenden Meinung werde ich unterstützt durch meine mehrjährigen Experimente an Nais, die zwischen 5 und 25° C. gehalten wurden und niemals auch nur zu einer Andeutung des geschlechtlichen Zustandes geführt hatten.

Bei den neuen Kulturen springt das völlige Fehlen des Temperaturfaktors in die Augen. Die Zuchten wurden in mangelhaft geheizten Räumen am Fenster gehalten, wo die Temperatur nie über 15°, häufig aber unter 10° C. sank. Seitdem Anfang März die Zentralheizung des Zoologischen Instituts eingestellt war, bewegte sich die Temperatur dauernd um dieses Minimum, da der Zuchtraum nur von Nebenräumen gelegentlich erwärmt wurde und der März 1921 noch Frosttage brachte.

In keiner Zucht wurden Veränderungen irgendwelcher Art beobachtet, die diesen Temperaturschwankungen parallel liefen. Wohlgemerkt steht hier nur eine direkte Wirkung der Temperatur in Frage. Eine indirekte ließ sich bei höherer Temperatur stets feststellen, sie bestand aber gerade in beschleunigten Teilungsvorgängen, wie bei IVa, nicht aber in Geschlechtszellenbildung. Ebensowenig übten tiefe Temperaturen einen hemmenden Einfluß auf die Geschlechtszellenbildung aus, sondern auch in den kalten Märzwochen waren in den Kulturen zahlreiche Geschlechtstiere nachzuweisen. Auf gleiche Befunde im Freien, die vor allem Schweizer Forscher mitteilten, möchte ich schon hier die Aufmerksamkeit lenken.

Es könnte aber gegen meine Ansicht die Einwendung gemacht werden, daß nicht hohe Wärmegrade absolut gemessen, sondern der Temperatursprung Freiland—Laboratorium von Wirkung sei. Die Temperaturverhältnisse des Winters 1920/21 geben einer solchen Behauptung keinerlei Stütze. Dieser Winter war äußerst mild und während der Monate Januar und Februar 1921, in denen die Kulturen IV—VII angesetzt wurden, gab es so frühlingswarme Tage, daß zeitweise die Heizung des Instituts abgestellt wurde. Die Wirkung eines solchen Temperaturunterschiedes kann also nicht angenommen werden.

An dieser Stelle möchte ich gleich noch einen anderen Einwand entkräften, nämlich die Behauptung, daß bei den Freilandtieren schon die Grundlage zur Sexualität gelegt war, ehe sie in Kultur genommen wurden. Nun wissen wir durch zahlreiche faunistische Arbeiten, daß für die Naiden die Sommermonate die Zeit der Geschlechtsreife ist und als frühester und spätester Termin für ihren Eintritt werden April und November angegeben. Mein Material stammt aber gerade aus den dazwischenliegenden Wintermonaten, womit dieser Einwand, wie mir scheint, zurückgewiesen ist.

Wenn also nach Vorstehendem ein direkter Einfluß der Tempe-

ratur auf die Sexualität der Naiden nicht besteht, so ist doch zu vermuten, daß ein indirekter auf die Konzentration der Nahrung und den Stoffumsatz der Würmer wirkender besteht. Damit komme ich zur Prüfung des zweiten Faktors, der Ernährung.

2. Aus Tabelle I ist ersichtlich, daß der Ernährungszustand der Naiden an der Länge ihrer Einzelzooide abgelesen werden kann, daß bei tiefer Temperatur lange Ketten zahlreicher auftreten infolge Herabsetzung der Teilungsintensität und Reservestoffbildung häufiger beobachtet wird. Die Lage der Teilungszone schwankt nach meinen Beobachtungen für *Nais variabilis* zwischen dem 9. und 17. Rückenborstensegment. Danach waren die Ausgangstiere meiner Zuchten I—VI in einem mittleren Ernährungszustand (n = 12—14, zwei—vierfache Ketten), Reservestoffe in Gestalt von Mesodermzellen waren in geringer Menge vorhanden. Nur das Material für Zucht VII war anscheinend besser ernährt Es wies z. B. eine fünffache Kette auf. Diese Würmer stammten von einem anderen Fundort als die übrigen Kulturen.

Als Futter wurden durchweg die Bakterienüberzüge von Salataufgüssen verwendet. Die Beschaffung des Futters war aber häufig unregelmäßig, eine Tatsache, die bei der Beurteilung der Ergebnisse in Rechnung zu stellen ist. Als im Winter Kopfsalat nicht mehr zu haben war, benutzte ich mit gutem Erfolge Endiviensalat. Der im Frühjahr verwendete Frühbeetsalat bot, wie mir schien, für die Bakterienentwicklung nur einen unvollkommenen Nährboden. Auch waren die tiefen Temperaturen und das direkte Sonnenlicht im Institut für die Entwicklung einer reichlichen Bakterienflora hinderlich. Jedenfalls muß bei Prüfung der Resultate von Anfang März an berücksichtigt werden, daß die Nahrungskonzentration geringer war.

Ist nun bei den Kulturen ein Einfluß der Nahrungskonzentration festzustellen?

Kultur I wurde wenig regelmäßig gefüttert, weil gerade in den ersten Versuchen die Widerstandskraft der Würmer erprobt werden sollte. Trotzdem wurden nach 8 Wochen geschlechtsreife Individuen festgestellt. In der Folge wurde kein neues Bakterienfutter gegeben in der Annahme, daß die Algen als Hauptfutter dienten. Nach weiteren 4 Wochen war das letzte Zuchttier eingegangen, ohne daß es bis zu dieser Zeit zu einer Vermehrung gekommen wäre. Danach scheint es, daß der Konzentration der Nahrung keine entscheidende Rolle bei der Geschlechtszellenbildung zukommt. Dagegen wird ungeschlechtliche Vermehrung durch Hungerzustände völlig unterbunden.

Kultur II mit Bakterien oder Algen gefüttert ging im Zweig IIa nach wenigen Tagen infolge Hungers ein, Zweig IIb dagegen hielt sich bei Wasserwechsel und Zugabe von 1 % Kartoffelstärkelösung. Nach 8 Wochen sind 13 Würmer isoliert ohne Andeutung einer Zone, also in schlechtem Futterzustand und ohne ein Anzeichen von Sexualität. Diese Zucht wird in vier Zweigkulturen aufgelöst, und jede unter verschiedenen Ernährungsbedingungen weitergezüchtet:

II b: alte und frische Stärkelösung;
II b_1: alte Stärkelösung nnd Algen;
II b_2: frische Stärkelösung und Algen;
II b_3: Bakterien und Algen.

Es lohnt sich, die Entwicklung dieser vier Kulturen einen Monat hindurch zu verfolgen. Ich gebe deshalb im folgenden das Protokoll wieder:

Tabelle III.

Datum	II b	II b_1		II b_2		II b_3	
3. 1. 21	(16?) (??) (??) (??) [alte und neue Stärkelösung]	(??) (??) (16?) [Algen, alte Stärkelösung]		(14?) 15?) (??) [Algen, neue Stärkelösung]		(15?) (16?) (??) [Algen, Salatbakterien]	
17. 1. 21	5 (ohne Zone) [neue Stärkelösung	II b_1a 1 (zweifach)	II b_1b 2 (zweifach)	5 (große Zonen) [Darm voll Algen]		(besonders breite Segmente, große Zonen und kurze Hinterzooide)	
24. 1. 21				12 [Algen verdaut, Wasser, Algen]			
30. 1. 21	+	sehr klein [Futter]	2 dünne Individuen (zweifach) [Futter]	II b_2a 7 (zweifach) [Wasser, Futter]	II b_2b 10 (groß, zweifach) [Wasser, Futter]	II b_3a 14 (groß, zweifach) [Wasser, Futter, Wärme]	II b_3b 2 (klein, zweifach) [Wasser, Futter]
2. 2. 21						[Algen]	
8. 2. 21		1 (alt, zweifach) [Wasser, Futter]	2 (unverändert) [Wasser, Futter]	14 (alt, zweifach) [Algen, allein]	15 (alt, 2—3 fach) [Algen, Wasser, Bakterien]	50 (2) (zweifach) [Wasser, Futter]	3 (vier- u. fünffach) [Futter]

Es ist offensichtlich, daß Stärkelösung allein kein geeignetes Futter darstellt, daß dagegen die Futterkombination mit Algen bessere Ergebnisse liefert. Nun stellte ich fest, daß die Algen sich zwar immer im Darme der Würmer finden, daß sie aber häufig nur wenig verfärbt, also auch nur wenig verdaut den Darm verließen. Nur wenn die Nahrungskonzentration eine geringe wurde oder nur Algen allein als Futter zur Verfügung standen, wurden sie vollständig verdaut. Es wuchsen bei überwiegender Algenfütterung immer schwächliche Würmer heran mit der Tendenz, die ungeschlechtliche Vermehrung einzustellen, von Geschlechtszellenbildung war gar keine Andeutung zu bemerken. Anscheinend genügte die Art der Ernährung wohl für den Betriebsstoffwechsel, dagegen keineswegs für den Anbaustoffwechsel.

Dem Zustandekommen günstiger Lebensbedingungen steht aber vermutlich bei diesen Zweigkulturen von II b die Anreicherung von Abbauprodukten im Wege, der II b sehr bald zum Opfer fällt, wäh-

rend die mit Algenkombination gefütterten Zuchten widerstandsfähiger sind. Diese Tatsache weist auf die wichtigste Eigenschaft der Algen!

Als einzige wirklich erfolgreiche Futterkombination erwies sich die der Zucht II b_3. Infolgedessen waren hier sehr kräftige Würmer vorherrschend. Betrachten wir diese Kultur nach Ablauf eines Monats: sie ist die einzige dieser Parallelkulturen, die nach dieser Frist Geschlechtstiere enthält. 10 Tage vor der ersten Feststellung der Geschlechtlichkeit wurde die Kultur II b_3 a in höhere Temperatur gebracht und es liegt nahe, hier eine Temperaturwirkung anzunehmen. Nun wissen wir aber, daß Geschlechtszellenbildung zu einer Sistierung der Teilungsvorgänge führt. Es ist also wahrscheinlicher, daß die starke Vermehrung die Folge der durch die Temperatur erhöhten Reaktionsgeschwindigkeit im tierischen Stoffwechsel ist. Das Auftreten der ersten Geschlechtsformen zur gleichen Zeit ist nur das schnellere Sichtbarwerden einer schon vorher, also durch andere Einflüsse, entwickelten Anlage. Infolge der bei der großen Individuenvermehrnng erklärlichen stärkeren Inanspruchnahme des Futters, der daraus sich ergebenden Anreicherung der Abbaustoffe, denen der Sauerstoffgehalt erwärmten Wassers nicht mehr gewachsen war, bedurfte diese Kultur stärkeren Futter- und Wasserwechsels. Diese häufige Erneuerung des Wassers ist wohl der Grund, daß diese Zucht als einzige meiner Kulturen zu 100 % geschlechtsreif wurde. Die übrigen Teilkulturen von II sind ohne Geschlechtsformen geblieben, obwohl noch andere, z. B. II b_2 b am 9. März 1921, in dieselbe hohe Temperatur gebracht wurden. Wie schon vorher erwähnt, war von Anfang März die Futterkonzentration geringer und deshalb bewirkte die Temperatursteigerung bei der letztgenannten Zucht nur intensive Teilungsvorgänge, was zugleich ein Zeichen für verminderte Möglichkeit der Geschlechtszellenbildung ist. Daß nämlich bei Eintritt der Sexualität tatsächlich die Individuenvermehrung nachläßt, zeigt deutlich Zucht II b_3 a:

Tabelle IV.

Datum	30. 1.	8. 2.	16. 2.	23. 2.	2. 3.	8. 3.
Zahl der Individuen (davon geschlechtlich)	14	50 (2)	38 (15)	23 (18)	9 (7)	2 (2)

Prüfen wir die Hauptkulturen IV—VII, so zeigt sich deutlich der Einfluß der Ernährung auf den geschlechtlichen Zustand. Alle Zuchten wurden unter gleichen Bedingungen gehalten, Zucht VII etwa 4 Wochen später als die übrigen angesetzt. Die Ausgangstiere dieser Kultur waren vier- und fünffache Ketten, sichtlich also in gutem Ernährungszustand. Nach vier Wochen treten die ersten Geschlechtstiere auf und Zucht VII bildet sie am zahlreichsten aus. Die Entwicklung weiterer Geschlechtstiere geht unbeeinflußt durch starke Abkühlung im Anfang März vor sich. Dagegen führt Temperatursteige-

rung (siehe IVa und V im März) zu lebhaften Teilungsvorgängen und verstärktem Futterverbrauch, sodaß die Geschlechtstiere in sinkendem Verhältnis zur Zunahme der Individuenzahl stehen. Sie bleiben bei IVa sogar völlig aus. Daß die Algen keinen geeigneten Ersatz für fehlendes Futter bieten und auch nicht dafür herangezogen werden, lehrte die Beobachtung normaler Kulturen: Die Würmer waren in dichten Knäueln um die faulenden Salatblätter gewickelt und in Hungerzuständen hielten sie sich vorwiegend am Wasserrand auf, trotz reichlichen Algenbezugs an Glasboden und -wänden. In allen Kulturen aber führt das knappe Futter Ende März zu einer Verdrängung der Sexualität durch die ungeschlechtliche Vermehrung.

Den Einfluß der Nahrungskonzentration kann man also wie folgt präzisieren:

Hohe Konzentration der Nahrung ist eine Grundbedingung für die Geschlechtszellenbildung von *N. variabilis*, die sich dadurch zu erkennen gibt, daß bei Futtermangel und bei Temperatursteigerung der Prozentsatz der Geschlechtstiere in einer Kultur sinkt, oder diese überhaupt nicht mehr auftreten, die ungeschlechtliche Vermehrung aber intensiver wird (s. Kultur IVa und V).

Damit ist der Ernährung aber nur eine bedingende, nicht aber die Sexualität realisierende Rolle zugeschrieben. Diesen realisierenden Faktor sehe ich in der Wirkung des von den Algen abgegebenen Sauerstoffes, ein Faktor, der nunmehr zu besprechen ist.

3. In Kultur I ist diese Wirkung der Algen anscheinend eine vollkommene gewesen, was wohl durch die geringe Zahl der Versuchstiere unterstützt wurde.

Kultur II hat ohne Algen gar keine Möglichkeit zur Geschlechtszellenanlage gehabt. Da außerdem Stärkelösung ein ungeeignetes Futter ist, führte eine Futterkombination mit Algen ebensowenig zu Ergebnissen. Eine Ausnahme stellt II b_3a dar, die, wie oben erwähnt, 100 % Geschlechtstiere ausbildet. Als ausschlaggebend für dieses bemerkenswerte Resultat erachte ich den häufigen Wasserwechsel, der die Wirkung des Algensauerstoffs durch Beseitigung der Stoffwechselprodukte unterstützte. Die Individuen der Zweigkultur II b_2 haben in Ermangelung ausreichenden Futters die Algen verdaut. Versuche mit Teilen dieser Kultur Algen allein zu füttern ergaben eine geringere Teilungsgeschwindigkeit, ein Versuch mit höherer Temperatur erhöhte die Teilungsintensität, führte aber hinsichtlich der Sexualität zu einem völlig negativen Resultat. Beiden Versuchen gemeinsam ist die Ausschaltung des Sauerstoffs, dort durch Verwendung der Algen als Futter, hier durch Herabsetzung des Sauerstoffgehalts im Wasser bei höherer Temperatur.

Wenden wir uns nun zu den Hauptkulturen IV—VII: Die Algenwirkung wurde hier unterstützt durch gelegentlichen Wasserwechsel, der Ernährungszustand war durchweg sehr gut. Auch nachdem Anfang März Futtermenge und Temperatur sanken, traten weiterhin in gleichem Prozentsatze wie früher Geschlechtstiere auf. Wohl

aber verschwanden sie sichtlich Ende März und zwar überall dort, wo durch nicht genügend hohe Konzentration der Nahrung die ungeschlechtliche Fortpflanzung wieder erwachte und bald der beschränkte Lebensraum übervölkert wurde. Dadurch wurden die Abbauprodukte vermehrt und die Sauerstoffproduktion war ihnen nicht mehr gewachsen, abgesehen davon, daß die Algen nun in erhöhtem Maße als Futter aufgenommen und so ihrem eigentlichen Zwecke entzogen wurden. Von der Richtigkeit dieser Annahmen wurde ich überzeugt, als ich in der Folge aus gsoßen Kulturen einige Exemplare isolierte und nun bald wieder in größerem Prozentsatze Geschlechtstiere erhielt.

Aus diesen und den vorher aufgeführten Tatsachen muß geschlossen werden, daß die Algen als Sauerstoffspender einen vollständigeren Oxydationsprozeß im Kreislauf der organischen Stoffe ermöglichen und damit unter Mitwirkung einer hohen Konzentration der Nahrung ein Zustand der Außenbedingungen geschaffen wird, auf den die inneren Bedingungen bei *Nais variabilis* mit Entwicklung der Keimdrüsen antworten.

Dieser Zustand der Außenfaktoren stellt ein Optimum dar. Maximale und minimale Mengen von Sauerstoff können die Entwicklung der Sexualität schädigen, wie später gezeigt werden wird.

Daß aber der Sauerstoffgehalt den realisierenden, nicht nur einen bedingenden Faktor wie die Konzentration der Nahrung darstellt, geht aus der Tatsache hervor, daß bei Außerachtlassen des Sauerstofffaktors die Naiden in sehr weiten Grenzen passende Lebensbedingungen finden, nur nicht für Geschlechtsformen. Das zeigt neben allen angeführten Kulturen auch die Tatsache, daß in sämtlichen Zuchten, die die Gesetzmäßigkeiten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung aufdecken sollten und z. T. in meinen früheren Untersuchungen veröffentlicht wurden, trotz günstiger Bedingungen, aber allerdings ohne die besondere Sauerstoffwirkung niemals Geschlechtstiere auftraten. Der für die Sexualformen spezifische Stoffwechsel stellt eine vermöge der Sauerstoffwirkung erreichte höchste Stufe dar, der minder vollkommen nur ungeschlechtliche Fortpflanzung gestattet.

Es taucht hier die Frage auf, wie man sich den Einfluß des Sauerstoffs auf die Geschlechtszellenbildung vorzustellen habe. Die wenigsten Schwierigkeiten bereitet es vielleicht anzunehmen, daß durch die Gegenwart des Sauerstoffs die Bildung gewisser Verbindungen, hier z. B. stickstoffreicher, im Baustoffwechsel begünstigt wird. Für eine derartige Anschauung lassen sich auch bereits tatsächlich Befunde beibringen. Kruse (1910) berichtet (nach Kayser), daß der Stickstoffgehalt aerob gezüchteter Milchsäurebakterien 50 % höher war als solcher, die unter Luftabschluß gehalten wurden. In ähnlicher Weise denke ich mir die Wirkung des Sauerstoffs auf die Naiden.

c) Versuche an *Nais elinguis* Piquet.

Eine weitere Bestätigung des oben beschriebenen Sachverhalts ergaben Versuche mit *N. elinguis*. Von vornherein war anzunehmen,

daß *N. elinguis* mit dem *N. variabilis*-Futter nicht gezüchtet werden konnte, denn *N. elinguis* ist ein Bewohner schnell fließender Bäche. Mein Material stammte aus einem Wiesenbach von Reichenberg bei Würzburg, wo der Wurm in Gesellschaft von *Tubifex* zahlreich zu finden war. Die Ausgangstiere waren in einem sehr guteu Ernährungszustande (kurze Zooide: n = 7—9, lange Ketten, viele Mesodermzellen). Eine Wärmekultur bei dieser Art durchzuführen, war ausgeschlossen. *N. elinguis* ist ein stenothermes Kaltwassertier. In höherer Temperatur trat Kettenzerfall ein, bald fand man nur noch Würmer ohne Teilungszone, die ausgesprochene Kümmerformen darstellten. Etwas widerstandsfähiger waren Kulturen bei Zimmertemperatur (10—15° C.). Hier zeigten sich die Wirkungen des Hungers oder der ungeeigneten Ernährung langsamer und in dieser Zeit konnten die Algen ihren spezifischen Einfluß ausüben. So kam es, daß auch von *N. elinguis* ein geringer Prozentsatz der Zuchttiere geschlechtlich wurde, allerdings nur in der ersten Zeit (nach der notwendigen Latenzzeit von 14 Tagen bis 3 Wochen bei dieser Art). Dann gewannen die ungünstigen Bedingungen das Übergewicht und sämtliche Kulturen gingen ein.

Ich gebe hier kurz diese Zahlen wieder:

Tabelle V.

Datum	X	XI	Datum	E_I	E_{II}
5. 2. 21	3 *N. elinguis* [Algen, Futter]	2 *N. elinguis* [Algen, Futter]	15. 2. 21	10 *N. elinguis* [Algen, Futter]	10 *N. elinguis* [Algen, Futter]
8. 2. 21	7 (zwei—dreifach) [Wasser, Futter]	4 (zwei—dreifach) [Wassar, Futter]	23. 2. 21	16 (ein—zweifach) [Futter]	21 (1) [Futter]
17. 2. 21	20 (zweifach) [Hunger?, Wasser, Futter]	10 (1) [Futter]	2. 3. 21	6 (1) [Futter]	zahlreich (1) [Futter]
23. 2. 21	26 (1) [Futter]	12 (zweifach, klein) [Wasser, Futter]	8. 3. 21	Algen stark gewuchert [Futter]	20—30 [Futter]
2. 3. 21	hinfällig [Futter]	wenige Exemplare (1) [Futter]	15. 3. 21	unverändert	zahlreich [Algen braun)
8. 3. 21	unverändert [Futter]	+	24. 3. 21	fast ausgestorben ausgeschieden	zahlreich (ein—dreifach) [Wasser, Futter]
15. 3. 21	hinfällig [Futter]				
18. 3. 21	ausgeschieden				

In der Behandlung bestand zwischen Zucht E_I und E_{II} der Unterschied, daß die zweite Kultur im Dunkeln gehalten wurde. Das bessere Gedeihen von E_{II} scheint im Widerspruch zu stehen zu den oben erwähnten Tatsachen, denn in einer Dunkelkultur ist die Sauerstoffentwicklung so gut wie eingestellt. Versuche aus jüngster Zeit haben auch über diesen Punkt Klarheit geschaffen, doch soll erst im nächsten Abschnitt näher darauf eingegangen werden.

Jedenfalls haben diese Versuche in ihrer Gesamtheit erwiesen, daß auch bei *N. elinguis* unter derselben Gruppierung äußerer Bedingungen der sexuelle Zustand experimentell bewirkt werden kann.

II. Scheinbar widersprechende Beobachtungen an *N. variabilis* und *elinguis*.

Neben erfolgreich durchgeführten Kulturen gab es nun auch solche, in denen keine Geschlechtsformen festzustellen waren. Es fragt sich, ob die negativen Befunde die oben gewonnenen Resultate erschüttern können.

Hierher gehört die überraschende Erscheinung, daß höhere Temperatur einer schon eingeleiteten Geschlechtszellenbildung oft verderblich war und die ungeschlechtliche Vermehrung wieder vorherrschend wurde. Nun ist aber der Temperatureinfluß ein so allseitiger, daß er auf das Zuchttier, das Futter, den Sauerstoffgehalt des Wassers und den Zustand der Abbauprodukte gleichzeitig einwirkt. Hohe Temperatur beschleunigt den Stoffumsatz, führt zur Anreicherung von Abbauprodukten und vermindert den Sauerstoffgehalt des Wassers, wodurch sich die ungünstige Wirkung solcher Temperatur erklärt. Als auf ein Beispiel dieser Art weise ich auf die beiden Teilkulturen IV a und IV zur Gegenüberstellung.

Eine zweite auffallende Tatsache in meinen Kulturen ist eine trotz Vorhandensein der bekannten günstigen Bedingungen fortdauernde rein ungeschlechtliche Vermehrung. Ich konnte feststellen, daß eine zu große Zahl von Zuchtindividuen in einer Schale (über 100) am Ausbleiben von Geschlechtstieren schuld war. Daraufhin wurden von den fraglichen Zuchten Teilkulturen angesetzt. Schien es nun auch, daß eine Verminderung der Individuenzahl in der Zimmermannschale den gewünschten Erfolg hatte, so war doch sehr auffällig, daß eine von den Teilkulturen, die ohne Algen angesetzt war, zuerst Geschlechtsformen zeigte. Allerdings konnte sie nicht rein von Algen gehalten werden: Bei der bedeutend stärkeren Belichtung in den Frühjahrsmonaten entwickelten sich in allen Futteraufgüssen Algen. Der erwähnte Fall steht nicht vereinzelt da: Ich erinnere an Zucht E_{II}, die im Dunkeln mehr Geschlechtstiere aufwies als die im Licht gehaltene Parallelzucht E_I.

Diese Frage blieb ungelöst, bis sie durch eine Reihe von Kulturen, im April angesetzt, geklärt wurde. In der Annahme, durch erhöhte Sauerstoffzufuhr den Geschlechtszellenbildungsprozeß beschleunigen zu

können, brachte ich sämtliche Kulturen sowie die Futteraufgüsse aus einem ziemlich dunklen Nordzimmer in ein mit großen Fenstern nach Süden und Westen versehenes Aquarium. Hier wollte ich nochmals alle Einflüsse auf den Stoffwechsel der Naiden prüfen. Um so mehr war ich erstaunt, als die in kräftigster Vitalität befindlichen Würmer nach wenigen Tagen aufhörten sich zu teilen, kümmerten, und als schließlich die neu angesetzten Kulturen eingingen, denen auch bald alte folgten, darunter eine Zucht von 15 geschlechtsreifen Naiden. Da diese Zuchten unter allen möglichen Kombinationen äußerer Faktoren angesetzt waren, schob ich zunächst manchen dieser Zuchtbedingungen die Schuld zu. Schließlich stellte ich fest, daß die einzige überlebende Kultur eine Dunkelkultur war. Dies brachte des Rätsels Lösung: Die große Helligkeit in dem Aquarium hatte zu einer rapiden Steigerung der Sauerstoffentwicklung geführt. Die Wasseroberfläche in den Zuchtschalen war mit großen Blasen bedeckt, zwischen denen vielfach mitemporgerissene Würmer schwammen. Ich verdunkelte nunmehr alle Kulturen und bot so dem Sterben wohl Einhalt, aber noch immer konnte ich keine neuen Teilungsvorgänge beobachten, obwohl nicht nur die Bakterien von Salataufgüssen, sondern auch von Spinat- und Laubaufgüssen verwendet wurden. Da fiel mir die auffällig mangelhafte Entwicklung dieser Kahmhäute auf und eine Überlegung ergab folgendes: Benecke (1912) teilt mit, daß Bakterien durch direkte Sonnenbestrahlung abgetötet werden und zwar dadurch, daß in den Nährböden Sauerstoff aktiviert wird, der in diesem Zustand als Gift wirkt. So ist erklärlich, daß schon in den Aufgussen, wo Algen niemals fehlen, eine Wirkung des aktivierten, also als Ozon oder Wasserstoffsuperoxyd auftretenden Sauerstoffs festzustellen war, sodaß nur eine spärliche Bakterienflora zustande kam. Vollends abgetötet wurde aber das wenige Futter noch durch den reichlich entwickelten Sauerstoff in den Zuchtgläsern. Damit wird auch die Tatsache verständlich, daß mehrfach algenarme Kulturen besser gediehen als algenreiche.

III. Beobachtungen über den Wechsel geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung am einzelnen Wurm.

Die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen führt zu Habitusänderungen am Wurm, die im völlig geschlechtsreifen Tier ihren Höhepunkt erreichen. Als erstes Anzeichen der Sexualität ist die kaudal gerichtete Verschiebung der Teilungszone und verminderte Zooidzahl der Ketten auch bei sehr guter Ernährung festzustellen. Außerdem macht sich im beginnenden geschlechtlichen Zustand eine Breitenzunahme der einzelnen Segmente bemerkbar. Allen diesen Anzeichen beginnender Geschlechtlichkeit braucht aber keineswegs der geschlechtliche Zustand wirklich zu folgen, sondern die Entwicklung kann auf diesem Stadium stehen bleiben. In dem Zustand einer zweifachen aus langen Zooiden zusammengesetzten Kette wird das äußere Merk-

mal einer nächsten Stufe der Geschlechtszellenentwicklung sichtbar. Es besteht in einem weißlichen Anflug, der den ganzen Vorderkörper des Wurms bedeckt und sich bis zu Segmenten erstreckt, die noch hinter dem später auftretenden Klitellum liegen. Bald erfolgt das Auftreten der ersten Eier im Eiersack und wenige Tage später erhebt sich das Klitellum in der für die Gattung Nais typischen Lage und Ausdehnung (5.—7. Segment). (Alle diese Beobachtungen konnten in den Massenkulturen nur mit schwacher Vergrößerung gemacht werden.) Durch Abtrennung des Hinterzooids ist inzwischen das geschlechtsreife Tier einheitlich geworden und umschließt etwa doppelt so viel Segmente wie das Einzelzooid einer sich teilenden Kette. Damit ist der Zustand völliger Geschlechtsreife erreicht. Über Begattung und Eiablage kann ich einstweilen keine genaueren Angaben machen. Ich fand die abgelegten Kokons häufig in den Zuchtgläsern eingesponnen zwischen Algen. Sie waren den von Ditlevsen (1904) abgebildeten Kokons von *Stylaria lacustris* sehr ähnlich.

Nicht immer geht die Eiablage ungestört vor sich. Häufig konnte ich in höherer Temperatur beobachten, daß sie unterdrückt wurde während der Eiersack noch gefüllt war und ein intensives Längenwachstum des Wurmes begann, dem bald Teilungszonenbildung folgte. Über 70 Segmente habe ich an einem dieser Würmer gezählt, während die durchschnittliche Länge 30—50 Segmente beträgt. Bei solchen zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung vorzeitig zurückkehrenden Naiden stellte ich öfter einen Zerfall der noch vorhandenen Eier fest. Als Ursache dieses abnormen Verhaltens der Geschlechtstiere nehme ich ungünstige Veränderung der Faktorenkombination, vor allem Sinken der Nahrungskonzentration an.

Auch nach normalem Ablauf der Geschlechtsperiode ist das auflebende Längenwachstum der Beginn der ungeschlechtlichen Vermehrung. Da taucht die Frage auf, was eigentlich aus dem Geschlechtstier nach Ablage der Geschlechtsprodukte wird. Die Literaturangaben über diesen Punkt sind zwiespältig. Schulze (1849) wirft die Frage auf, läßt sie aber offen. Vejdowsky (1884) behauptet, daß die Würmer nach Abgabe der Geschlechtsprodukte wieder zur ungeschlechtlichen Vermehrung übergehen. Bretscher (1903) dagegen vermutet auf Grund seiner faunistischen Beobachtungen, daß nach der Eiablage die Würmer absterben, wie auch schon Tauber (1874) behauptet hatte. Nach meinen Beobachtungen können beide Meinungen nicht ganz verworfen werden.

Der geschlechtsreife Wurm hat beispielsweise bei den von mir untersuchten Naisarten etwa 30 Segmente. Nach Erlöschen der Sexualität beginnt das Wachstum am Hinterende und bildet neue Segmente, die sich, wenn sie zahlreich genug sind, von dem ehemals geschlechtlichen Wurm abteilen. Dieser geht unter den normalen Alterserscheinungen zugrunde. Das Geschlechtstier stirbt also, nach-

nachdem es auf ungeschlechtlichem Wege ein oder mehrere Zooide abgeschnürt hat.

Zwei Kulturen, deren Protokoll ich folgen lasse, mögen die zeitliche Folge dieser Vorgänge wiedergeben.

Tabelle VI.

Angabe der Geschlechtstiere, ungeschlechtliche in Klammer.

Datum	Zucht II b_3a1 bei 20° C.	Datum	Zucht A bei 5—10° C.
17. 2. 21	15	8. 2. 21	6
23. 2. 21	15	17. 2. 21	6
2. 3. 21	15	23. 2. 21	7 (darunter eine dreifache Kette)
8. 3. 21	12 (1)	2. 3. 21	7
15. 3. 21	9 (starkes Längenwachstum)	8. 3. 21	8 (davon 1 Exempl. sehr alt)
22. 3. 21	6 (Geschlechtsorgan in Rückbildung)	15. 3. 21	8
3. 4. 21	3 (6)	22. 3. 21	8 (1)
14. 4. 21	2 (20)	3. 4. 21	6 (2) (2 Geschlechtstiere ohne Kopf und Klitellum)
27. 4. 21	(30—40)	14. 4. 21	4 (3)
		27. 4. 21	+ von Algen überwuchert

Bemerken möchte ich, daß eine Verwechslung ungeschlechtlicher und geschlechtsreif gewesener Würmer unmöglich ist, da das Klitellum bis zum Tode erhalten bleibt.

Auf die genaueren progressiven und regressiven Erscheinungen während der Geschlechtsperiode gedenke ich später einzugehen.

Schließlich will ich noch einige besondere Beobachtungen kurz erwähnen: Ich fand die geschlechtsreifen Würmer oft hinter dem Eiersack abgerissen. Über die Ursache dieser Verletzung ist mir nichts bekannt geworden. Mit solchen Wurmteilen machte ich einen Versuch, die Regenerationsfähigkeit geschlechtlicher Naiden zu prüfen, die ja sehr herabgesetzt sein soll. Es gelang mir, nicht nur das abgerissene Hinterstück zur Regeneration eines Kopfteils und zu weiteren kräftigen Teilungsvorgängen zu bringen, sondern auch das Vorderstück mit Klitellum und Eiern zum Längenwachstum zu veranlassen. Zu einer Zonenbildung kam es allerdings hier nicht, weil ein Zooid mit so geringer Segmentzahl nur selten längere Zeit lebensfähig ist. Immerhin ist damit auch bei Geschlechtstieren eine bedeutende Regenerationsfähigkeit nachgewiesen, die wohl auch nur wie die übrigen Neubildungsvorgänge bei den Naiden von der Größe des Stoffüberschusses abhängig ist.

Noch eine letzte Frage bleibt zu erörtern, die nach dem Zeitpunkt der Bewirkung durch die Faktoren. Ich kann mich dabei kurz

fassen, da meine Befunde mit den Angaben von Lipps übereinstimmen: In meiner Zucht I ist von 3 Zooiden eines ungeschlechtlich geblieben und später unter ausgeprägten Alterserscheinungen abgestorben. Man kann also wohl annehmen, daß dies das Ausgangstier war. Für diesen Sachverhalt spricht eine Erscheinung, die ich an Tabelle IV aufzeigen will.

Tabelle IV.

Datum	30. 1.	8. 2.	16. 2.	23. 2.	2. 3.	8. 3.
Zahl der Individuen (davon geschlechtlich)	14	50 (2)	38 (15)	23 (18)	9 (7)	2 (2)

In dieser Zucht ist auffällig, daß zwischen dem 8. und 16. Febr. 10 Versuchstiere verschwunden sind und ich vermute, daß es die 14 Ausgangstiere sind, die zugrunde gingen, während 4 durch neu abgetrennte Zooide ersetzt wurden, wie ja eine Zunahme der Versuchstiere im Anfangsstadium der Sexualität immer noch möglich ist. Eine solche Vermehrung findet sich in dieser Kultur zum letzten Male zwischen dem 23. Febr. und dem 2. März. Danach müßte also die Bewirkung durch den realisierenden Faktor im Stadium der Differenzierung des Kopfteils oder früher stattfinden.

Zusammenfassung der Ergebnisse und Vergleichung der Literaturangaben.

Das Auftreten von Geschlechtsformen bei *Nais variabilis* P. und *Nais elinguis* P. ist abhängig von einer bestimmten Kombination äußerer Faktoren. Die in dieser Arbeit untersuchten Faktoren sind: Temperatur, Konzentration der Nahrung, Sauerstoffgehalt des Mediums. Während hohe Temperatur nur eine indirekte den Stoffumsatz beschleunigende Wirkung hat, sind hohe Nahrungskonzentration zusammen mit hohem Sauerstoffgehalt des Mediums die Grundbedingung für das Zustandekommen der Sexualität. Als der realisierende Faktor muß die Sauerstoffspannung angesehen werden und zwar in optimaler Konzentration. Geringer Sauerstoffgehalt ist wirkungslos, Sauerstoffüberdruck schädigt die Zuchttiere und tötet bei Aktivierung durch direktes Sonnenlicht die Futterbakterien ab. Der Nahrungskonzentration kommt nur eine bedingende Rolle zu. Sie bewirkt für sich allein je nach ihrer Höhe eine mehr oder minder intensive ungeschlechtliche Vermehrung. Eine Reihe weiterer Faktoren spielen beim Zustandekommen der Sexualität eine Rolle: Alter der Zuchttiere, Alter der Aufgüsse, aus denen die Futterbakterien entnommen werden, Anzahl der Tiere im Zucht-

raum. Das wechselnde Zusammenwirken aller Faktoren ist die Ursache für den schwankenden Prozentsatz geschlechtlicher Formen neben den ungeschlechtlichen in einer Kultur. Der Sauerstoff wirkt in der Weise, daß er den Kreislauf der Stoffe im Lebensraum der Naiden vervollständigt. Die weiteren Wirkungen auf den Stoffwechsel der Würmer sind unbekannt. Hohe Temperatur, die erhöhten Stoffumsatz und verminderte Sauerstoffkapazität zur Folge hat, führt gewöhnlich zu einer Zurückdrängung der Sexualität. Sinkt das Optimum der Bedingungen in irgendeinem Faktor, so schlägt die Geschlechtlichkeit in vermehrte ungeschlechtliche Fortpflanzung um. Der Geschlechtszellenbildung geht am einzelnen Wurm eine erhöhte Teilungsintensität voraus, veranlaßt durch die günstigen äußeren Bedingungen. Mit Entwicklung der Geschlechtszellen geht ein Abklingen der Teilungsvorgänge parallel. Der geschlechtsreife Wurm hat gewöhnlich kein Hinterzooid, aber etwa die doppelte Segmentzahl einer ungeschlechtlichen Naide. Als äußeres Zeichen beginnender Geschlechtszellenentwicklung kann ein weißlicher Anflug des Vorderkörpers festgestellt werden, dann erscheinen die ersten Eier im Eiersack und schließlich differenziert sich das Klitellum aus, das sich vom 5. bis 7. Segment erstreckt. Das Klitellum bleibt auch nach Ablage der Geschlechtsprodukte bis zum Tode des Individuums erhalten. Nach Ablage von Eier und Samen beginnen nach längerem Wachstum am Hinterende wiederum die Teilungsvorgänge. Das alte Geschlechtstier stirbt ab.

Als Zeitpunkt für die Geschlechtsreife werden von den Autoren alle Monate von April bis November angegeben, vor allem aber die Frühjahrs- und Herbstmonate. Das sind aber die Monate der stärksten Entwicklung autotropher Organismen, geringerer Sauerstoffzehrung und höherer Sauerstoffkapazität gegenüber den Sommermonaten. Sind also die Angaben über die „Geschlechtsperiode“ der meisten Naidenarten mit meinen Befunden gut in Einklang zu bringen, so gilt das ebenso von den scheinbar sich abweichend verhaltenden Arten.

Bei *Stylaria lacustris* findet man fast das ganze Jahr hindurch einige geschlechtsreife neben ungeschlechtlichen Exemplaren. Nun lebt diese Form hauptsächlich an der Oberfläche mit Lemna bedeckter stehender Gewässer und es ist anzunehmen, daß in der oberflächlichen Schicht der Sauerstoffreichtum größer ist als im Grunde, wo im Sommer die Sauerstoffzehrung bedeutender und die Lichtwirkung geringer ist. Auch fand Schuster *Stylaria* an demselben Fundort ungeschlechtlich am Grunde, geschlechtlich an der Oberfläche. So erklären sich die

Angaben über *Stylaria* aufs beste ohne Annahme einer Temperaturwirkung, zu der Schuster greift. Nur im Sinne meiner Resultate ist auch das massenhafte Auftreten der Geschlechtsform bei *Nais elinguis* zu deuten (s. die früheren Untersuchungen): Ein hoher Sauerstoffgehalt ist in schnell fließenden Bächen in höherem Grade gewährleistet als in stehenden Gewässern und so ist die reichliche geschlechtliche Vermehrung bei reichlicher Nahrungszufuhr im Frühjahr sichergestellt, sodaß ich anfänglich bei *Nais elinguis* eine feste Geschlechtsperiode vermuten konnte.

Nach all dem ist der Gedanke einer „Geschlechtsperiode" bei der Gattung *Nais*, den Ditlevsen (1904), Piguet (1909) und Schuster (1915) verteidigen, abzulehnen. Dagegen würden die Behauptungen Sempers (1877) und Vejdowskys (1884) einer Abhängigkeit der Sexualität von äußeren Faktoren zu Recht bestehen. Auch die in der Literatur an verschiedenen Stellen auftauchende Behauptung, daß ungünstige Bedingungen zur Sexualität führen, entspricht nicht den Tatsachen.

Einer besonderen Besprechung bedürfen noch die früheren Versuche experimentell unsere Frage zu lösen. Vejdowsky teilt in seiner Monographie Versuche an *Nais barbata* mit, die durch Verdunsten des Wassers geschlechtsreif geworden sein soll. Die Versuchsanordnung scheint mir dieses Resultat nicht zwingend zu ergeben. Auch hier konnten Algen Sauerstoff entwickeln und so die Würmer in den geschlechtlichen Zustand überführen. Auch Stolcs Versuche gestatten keine Analyse der äußeren Faktoren. Etwas ausführlicher muß ich die Experimente von Lipps besprechen. Seiner Meinung nach ist die Temperatur bei *Stylaria lacustris* der bewirkende Faktor. In der Annahme, daß eine annähernd quantitative Bestimmung des Futters unmöglich sei, sah er ganz davon ab, die Konzentration der Nahrung als Faktor zu prüfen. Da er aber veralgte Schilfblätter in die Zuchtgläser gab, hat er meines Erachtens die entscheidenden Faktoren in seinen Versuch eingeführt und sie doch außer acht gelassen. Der Temperatur schreibe ich auch bei seinen Experimenten nur einen mittelbaren Einfluß zu. Schließlich ist Lipps selbst im Zweifel, ob bei seinen Versuchen die Temperatur oder der Sauerstoffmangel die Entscheidung bringt. Der Anwesenheit der Algen schenkt er keinerlei Beachtung. Eine andere Versuchsanordnung von Lipps, wohl durch die Experimente von Vejdowsky veranlaßt, sollte der Wirkung durch Verdunstung konzentrierten Salzgehalts des Wassers gleichkommen. Lipps entnahm flachen Schalen täglich mit einer Pipette einige Kubikzentimeter Wasser. Die gewünschte Wirkung wird aber dadurch nicht erzielt, denn es kommt durch diesen Versuch garnicht zu einer Konzentrierung des Salzgehaltes. Lipps meint, daß geschlechtliche und ungeschlechtliche Formen von *Stylaria lacustris* unter ganz verschiedenen Bedingungen leben. Dagegen sprechen sowohl die faunistischen Angaben über diese Art, wie auch meine

Resultate an den Naisarten: Alle Naiden wurden bisher geschlechtlich und ungeschlechtlich am gleichen Fundorte festgestellt.

Ich muß es mir versagen, noch mehr auf die vielfachen Differenzen zwischen den Ansichten von Lipps und den meinigen einzugehen, möchte nur zusammenfassend darüber sagen, daß die Untersuchungen anscheinend mit einem außerordentlich günstigen Material vorgenommen wurden, infolge zu wenig analysierter Zuchtbedingungen aber zu vieldeutigen Resultaten geführt haben.

Auf einen Tatsachenkomplex von erheblicher Beweiskraft möchte ich zum Schlusse noch hinweisen. *N. elinguis*, das stenotherme Kaltwassertier, die Piguet 1906 von der *N. elinguis* älterer Autoren isoliert hat, findet sich in Deutschland nur in schnell fließenden kalten Bächen, wo sie im Frühjahr auch massenhaft geschlechtsreif gefunden wird. Nun berichtet Bretscher (1901, 1903), daß in den Hochgebirgsseen der Alpen eine *N. elinguis* ganz überwiegend in geschlechtlichem Zustande auftritt, während sie in tieferen Lagen sich ungeschlechtlich fortpflanzt. Auch teilt Piguet (1919) in seiner Bearbeitung der wasserbewohnenden Oligochäten der nordschwedischen Hochgebirge mit, daß alle dort erbeuteten Naiden geschlechtsreif waren. Es handelt sich um 2 Exemplare von *Paranais uncinata* und um je 1 Exemplar von *Chaetogaster diaphanus* und *Stylaria lacustris*. Diese Funde sind trotz ihrer geringen Zahl beweisend genug, wenn man bedenkt, daß die Zahl der ungeschlechtlichen Würmer gegenüber den geschlechtlichen von allen Fundorten des Tieflandes bei weitem überwiegt. Sollte hier nicht die infolge stärkerer Strahlung reichere Sauerstoffentwicklung und die in größeren Höhen herrschenden tiefen Temperaturen den Schlüssel liefern für eine Erklärung im Sinne meiner Experimente? Diese Tatsachen legen den Schluß nahe, daß die Abhängigkeit der Sexualität von gewissen Außenbedingungen, die in dieser Arbeit auseinandergesetzt wurde, eine der ganzen Familie der Naididen zukommende Erscheinung ist. Damit würde nicht nur das ganz überwiegende Vorkommen geschlechtlicher Formen im Hochgebirge übereinstimmen, sondern auch das Auftreten von Geschlechtstieren bei den Tieflandarten seine Erklärung finden und schließlich die ganz seltene Feststellung von geschlechtsreifen Individuen bei den Gattungen *Pristina* und *Dero* aufgeklärt sein: Denn *Pristina* und *Dero* sind ausgesprochene Schlammbewohner, denen Sauerstoffreichtum neben hoher Konzentration der Nahrung nur selten geboten wird. Das durch die ganze warme Jahreszeit hindurch beobachtete Auftreten von geschlechtsreifen Stylarien hat seinen Grund in den oben geschilderten Lebensgewohnheiten dieses Wurmes.

Ein eingehender Vergleich mit den gesicherten Angaben der Naidenfaunistik würde wahrscheinlich noch weitere Belege für meine Darlegungen erbringen. Vor allem aber hoffe ich, daß weitere experimentelle Untersuchungen ihre Richtigkeit beweisen werden.

Würzburg, im Mai 1921.

Nachschrift bei der Korrektur.

Die vorstehenden Ergebnisse konnten auch während der Sommermonate voll bestätigt werden. Kulturen von *N. variabilis*, im Anfang Juni angesetzt, wiesen im Anfang Juli die ersten Würmer mit Geschlechtsorgananlagen auf, während sie am Ende des Monats zahlreich vorhanden waren. Versuche gleicher Art mit *Stylaria lacustris* hatten in außerordentlich kurzer Zeit Erfolg: bereits nach 14 Tagen traten im Juli zahlreiche Geschlechtstiere auf. Damit bestätigt sich meine Vermutung, daß Lipps in *Stylaria* sehr günstiges Untersuchungsmaterial vor sich hatte.

Diese Ergebnisse beweisen aufs neue, daß das Auftreten von Geschlechtsformen bei den untersuchten Arten nicht an eine bestimmte Jahreszeit gebunden ist, daß also keine feste Geschlechtsperiode besteht, sondern durch die in dieser Arbeit bestimmte Kombination äußerer Faktoren ausgelöst wird. Daß diese Kombination nunmehr auch für *Stylaria lacustris* als dieselbe festgestellt wurde wie für die beiden Naisarten spricht für ihre allgemeinere Bedeutung für die Bildung von Geschlechtsformen in dieser ganzen Gruppe von Süßwasseroligochäten.

Benutzte Literatur.

1. Benecke, W., 1912. Bau und Leben der Bakterien. Leipzig und Berlin.
2. Bretscher, 1901. Beobachtungen über die Oligochäten der Schweiz. Rev. suisse de Zool., T. 9.
3. — , 1903. Zur Biologie und Faunistik der wasserbewohnenden Oligochäten der Schweiz. Biol. Zentralbl., Bd. 23.
4. Ditlevsen, A. Studien an Oligochäten. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 77.
5. Kruse, 1910. Allg. Mikrobiologie, Leipzig.
6. Lipps, W., 1919. Experimentelle Untersuchungen über den Fortpflanzungswechsel bei *Stylaria lacustris*. Biolog. Zentralbl., Bd. 40.
7. Piguet, E., 1906. Observations sur les Naididées. Rev. suisse de Zool., T. 14.
8. — , 1909. Nouvelles observations sur les Naididées. Rev. suisse de Zool., T. 17.
9. — , 1919. Wasserbewohnende Oligochäten der nordschwedischen Hochgebirge. Aus: Naturw. Unters. des Sarekgebirges in schwed. Lappland. Bd. IV, Zoologie, Lieferung 7, Stockholm.
10. Schulze, M. S., 1849. Über die Fortpflanzung durch Teilung bei *Nais proboscidea*. Arch. f. Naturgesch., 15. Jahrg., Bd. 1.
11. Schuster, R. W., 1915. Morphologische und biologische Studien an Naiden in Sachsen und Böhmen. Intern. Rev d. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie, biol. Suppl. zu Bd. VII.
12. Semper, 1877. Beiträge zur Biologie der Oligochäten. Arbeiten zool. Inst. Würzburg, Bd. 4.
13. Stolc, A., 1886. Beiträge zur Kenntnis der Naidomorphen. Zool. Anz., Bd. 9.
14. Tauber, P., 1874, Undersögelser over Naidernes Kjönslose Formering. Naturhistorisk Tidskrift, 9. Bd.
15. Vejdowsky, F., 1884. System und Morphologie der Oligochäten. Prag.
16. Woodruff, L. S., 1912. Observations on the Origin and Sequence of the Protozoan Fauna of Hay Infusions. Journ. of Exp. Zool., Vol. 12.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: 41

Autor(en)/Author(s): Stolte Hans-Adam

Artikel/Article: Untersuchungen uÌˆber experimentell bewirkte Sexualität bei Naiden. 535-557