

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Teilnehmer	5
Tagesordnung	5

Erste Sitzung.

Eröffnung der Versammlung. J. W. Spengel: Ansprache	7
F. Blochmann: Begrüßungsrede	8
Geschäftsbericht des Schriftführers	9
Besprechung der Publikationsordnung	15
A. Brauer: Über die Leuchtorgane der Knochenfische	16

Zweite Sitzung.

C. B. Klunzinger: Über die Samenträger der Tritonen und ihre Beziehungen zum Kloakenwulst nach E. Zellers hinterlassenen Schriften	36
--	----

Dritte Sitzung.

Geschäftliche Mitteilungen, Einladung zum Internationalen Zoologischen Kongreß in Bern	46
Besprechung der in zoologischen Werken und Zeitschriften anzuwendenden Rechtschreibung	46
Bericht des Generalredakteurs des »Tierreichs«	47
Wahl des nächsten Versammlungsortes	48
H. v. Buttel-Reepen: Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei der Honigbiene (<i>Apis mellifica</i> L.), ein Beitrag zur Lehre von der geschlechtlichen Präformation	48
H. Simroth: Über den Ursprung der Echinodermen	77
F. Nötling: Über die Organisation der <i>Lyttoniidae</i> Waagen	103
V. Häcker: Bericht über die Tripyleen-Ausbeute der Deutschen Tiefsee-Expedition	122

Vierte Sitzung.

Bericht der Rechnungsrevisoren	157
H. Simroth: Über Fluidalstruktur des Protoplasmas	157
H. E. Ziegler: Das zoologische System im Unterricht	163
J. Groß: Ein Beitrag zur Spermatogenese der Hemipteren	180
O. Maas: Über den Aufbau des Kalkskeletts der Spongien in normalem und in CaCO ₃ freiem Seewasser	190
P. Grützner: Über den Kreislauf bei Fischen	201

	Seite
Geschäftliche Mitteilungen: Einladung zur Entomologischen Ausstellung in Stuttgart. — Errichtung eines Denkmals für Th. v. Siebold	202
V. Häcker: Über Föhn und Vogelzug	202
E. Bresslau: Zur Entwicklung des Beutels der Marsupialier	212
E. Wolf: Beiträge zur Biologie der Süßwasser-Copepoden	224
F. Richters: Vorläufiger Bericht über die antarktische Moosfauna	236

Fünfte Sitzung.

F. Blochmann: Zur Morphologie der Blasenwürmer	240
--	-----

Demonstrationen.

F. Blochmann: Projektionsmikroskop	241
F. Richters: Makrobioten aus der Moosfauna	241
A. Brauer: Augen und Leuchtorgane der Fische	241
C. B. Klunzinger: 1. Melanismus bei Fröschen	241
2. Spermatophoren der Tritonen (siehe Vortrag)	242
3. Kloakenwulst der Tritonen	242
V. Häcker: Wandtafeln aus der Biologie und Zellenlehre	242
F. Blochmann: 1. Wandtafeln	242
2. Anatomische Präparate auf Schieferplatten	242
3. Celloidininjektion einer Störkieme	242
F. Nötling: Präparate der Lyttoniiden	243
F. Römer: Landschnecken von den Philippinen	243
V. Häcker: Tripyleen der Tiefsee-Expedition	243
O. Maas: <i>Sycandra</i> -Exemplare aus CaCO ₃ freiem Seewasser	243
C. Chun: Das Borstenkleid der Cephalopoden	243
W. Hein: Körperepithel der Trematoden	244
K. Thon: Anatomie und Histologie von <i>Holothyrus</i>	244
R. Lange: Projektion von Photographien wissenschaftlicher Objekte	244
Schluß der Versammlung	244

Anhang.

Publikationsordnung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft	245
Verzeichnis der Mitglieder	246

sammeln, wenn man jedesmal das Weibchen, wenn es die Samenmasse sich holen will, zur Seite schiebt; so kann man 3—5 solche hintereinander bekommen.

Eine andre Sammelart ist, daß man in das Aquarium, wohin man die Pärchen bringt, flache Kieselsteine setzt, an welchen die Samenträger gern abgelegt werden, und dann jene mit den darauf befestigten Samenträgern in die Konservierungsflüssigkeit wirft.

ZELLERS Beobachtungen und Beschreibungen sind nach obigem so genau und vortrefflich, daß wohl wenig mehr zu tun übrig bleibt. Ich glaube mir hierbei nur das Verdienst zuschreiben zu dürfen, ZELLERS Arbeit für die Wissenschaft gerettet zu haben, und so dürfte die darauf verwendete Mühe und Zeit nicht umsonst gewesen sein.

An diesen Vortrag schloß sich eine Anzahl von Demonstrationen (Prof. KLUNZINGER, Prof. BRAUER, Dr. v. BUTTEL-REEPEN, Dr. RÖMER) an.

Dritte Sitzung.

Mittwoch den 25. Mai Vormittag 9—2 Uhr.

Die Sitzung wurde mit einer Reihe geschäftlicher Mitteilungen eröffnet. Auf Vorschlag des Herrn Prof. BLOCHMANN wurde unter dem Beifall der Versammelten die Absendung eines Begrüßungstelegrammes an Herrn Geheimrat v. LEYDIG (Würzburg), Ehrenmitglied der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, beschlossen.

Auf Einladung des diesjährigen Internationalen Kongresses in Bern werden zu Delegierten der Herr Vorsitzende (oder sein erster Stellvertreter) und der Schriftführer der Gesellschaft gewählt.

Es findet dann eine Besprechung über die in zoologischen Werken und Zeitschriften anzuwendende Rechtschreibung statt.

Herr Prof. F. E. SCHULZE empfiehlt lateinische Worte lateinisch, in die deutsche Sprache rezipierte Worte aber deutsch zu schreiben.

Herr Prof. ZIEGLER ist der Ansicht, daß die Endung für die Rechtschreibung nicht maßgebend sein darf, denn es wird oft ein lateinisches Wort mit deutscher Endung gebraucht (z. B. Cicindelen, Cercarien usw.), und es würde zu großen praktischen Schwierigkeiten

führen, wenn man in solchen Fällen lediglich wegen der deutschen Endung die Orthographie ändern würde. Nur ein kleiner Teil der mit deutscher Endung versehenen Fremdwörter kann als eingebürgert gelten, so daß eine Umänderung der lateinischen Schreibweise gerechtfertigt erscheint. Die von DUDEN gegebenen Anweisungen (>Buchdrucker-DUDEN«), welche über die amtliche Orthographie weit hinausgehen, haben für uns keine Autorität und sind für uns unannehmbar.

Herr Prof. SPENGLER schlägt vor in denjenigen Fällen, in denen die amtliche Rechtschreibung zweierlei Schreibungen zuläßt, an der Orthographie auf lateinischer Grundlage festzuhalten.

Herr Prof. F. E. SCHULZE beantragt, eine Kommission zu wählen, welche über die Frage der Rechtschreibung beraten und wemöglich eine Vereinigung zwischen den Forderungen der Autoren und der Verleger bzw. Buchdrucker herbeiführen soll. Gewählt werden die Herren Prof. EHLERS, Prof. F. E. SCHULZE und Prof. SPENGLER.

Hierauf folgt

der Bericht des Generalredakteurs des »Tierreich«.

Herr Prof. F. E. SCHULZE:

Meine geehrten Herren!

In Würzburg konnte ich Ihnen als 18. Lieferung des Tierreich die von Herrn HELLMAYR in Wien ausgeführte Bearbeitung der drei Vogelfamilien, Paridae, Sittidae und Certhiidae vorlegen.

Die 19. Lieferung, welche im Juli vorigen Jahres erschienen ist, umfaßt die Spongienordnung der *Tetraxonia*, bearbeitet durch Herrn v. LENDENFELD in Prag.

Die 20. Lieferung enthält die Bearbeitung der Nemertini durch Herrn BÜRGER in St. Jago in Chile. Sie ist zwar vollständig gedruckt, kann aber noch nicht ausgegeben werden, weil sie noch der letzten Revision des fernen Autors harret.

Die 21. Lieferung, welche den ersten Teil der Amphipoden von Herrn STEBBING enthält, und in englischer Sprache abgefaßt ist, befindet sich in der Drucklegung.

Die 22. Lieferung behandelt die Heliconidae von Herrn STICHEL und RIFFARTH. Sie ist vollständig druckfertig und wird bald erscheinen.

Der Herr Vorsitzende spricht im Namen der Versammlung seinen Dank für den erstatteten Bericht und die sich daran anschließenden Mitteilungen des Herrn Generalredakteurs aus.

Zum nächsten Versammlungsort wird Breslau gewählt und zwar soll die Versammlung in den Pfingsttagen stattfinden.

Es folgt der **Vortrag** des Herrn Dr. v. BUTTEL-REEPEN

Über den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse von den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), ein Beitrag zur Lehre von der geschlechtlichen Präformation.

In den beiden letzten Jahren sind einige beachtenswerte Arbeiten erschienen, welche den Versuch machen, die Frage nach der Geschlechtsbestimmung bei den Organismen im allgemeinen einer Lösung entgegenzuführen. Ich erinnere an die Arbeiten von CASTLE¹, BEARD², LENHOSSÉK³ und OSKAR SCHULTZE⁴. Ich beschränke mich hier auf die drei letztgenannten, da deren Ausführungen in Deutschland weitgehende Aufmerksamkeit erfahren haben. Wegen der Kürze der mir zur Verfügung stehenden Zeit vermag ich nur das Wesentlichste herauszugreifen.

Der Kernpunkt der Theorien dieser drei Autoren ist folgender: die Eizellen sind vor der Befruchtung bereits geschlechtlich differenziert oder mit andern Worten: »die Bestimmung des Geschlechts ist ausschließlich dem Organismus des weiblichen Individuums (also der Mutter) überlassen«. Die Befruchtung hat demnach keinen Einfluß auf die Geschlechtsbestimmung. Bereits im Eierstocke erscheinen die Keimzellen in männliche und weibliche gesondert.

Es ist hier nicht meine Aufgabe, noch fühle ich mich dazu berufen, das große von den drei Autoren benutzte Beweismaterial kritisch zu betrachten und die Berechtigung der Präformationstheorie für die Organismenwelt im allgemeinen anzuerkennen oder abzulehnen. Ich beschränke mich hier auf ein Spezialgebiet, um auf dem Boden dieses Gebietes die Ansicht LENHOSSÉKS »so muß sich denn das

¹ CASTLE, W. E., The Heredity of Sex, in Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard College, Cambridge (Mass.), Vol. XL, Nr. 4, p. 189—218.

² BEARD, J., The determination of sex in animal development. Jena 1902; a. in Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont., 16. Bd., 4. Heft, 02, p. 705—764.

³ v. LENHOSSÉK, Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903.

⁴ O. SCHULTZE, Zur Frage von den geschlechtsbestimmenden Ursachen. Arch. mikr. Anat., 63. Bd., 1903.

männliche Geschlecht mit dem Gedanken abfinden, daß ihm jeder direkte Einfluß auf die Bestimmung des Geschlechts vorenthalten ist«, auf ihre Richtigkeit hin zu prüfen.

OSKAR SCHULTZE⁴ faßt in seiner kürzlich erschienenen sehr interessanten Arbeit über diese Fragen unser Wissen über die Geschlechtsdifferenzierung in folgender Übersicht zusammen:

1. Ohne Befruchtung entstehen bei der einen Tierart männliche, bei einer andern Art weibliche Nachkommen.

2. Ohne Befruchtung gehen aus Eiern ein und derselben Art in zahlreichen Fällen sowohl männliche wie weibliche Nachkommen hervor.

3. Aus befruchteten und aus unbefruchteten Eiern ein und derselben Art entsteht in vielen Fällen das gleiche — nämlich das weibliche — Geschlecht.

4. Das Ei ist in manchen Fällen schon vor der Befruchtung als männlich oder weiblich zu erkennen.

5. Ohne Befruchtung gehen bei den heterosporen Kryptogamen aus den Mikrosporen männliche, aus den Makrosporen weibliche Prothallien hervor.

»Wir sehen also — ganz allgemein betrachtet — die folgenden vier Möglichkeiten verwirklicht:

Unbefruchtete Eier ein und derselben Art, befruchtete Eier ein und derselben Art, unbefruchtete Eier verschiedener Arten und befruchtete Eier verschiedener Arten — sie alle können in vielen Fällen sowohl männliche als weibliche Nachkommen hervorbringen.«

OSKAR SCHULTZE fragt daher nicht mit Unrecht:

»Wer wird noch angesichts solcher Tatsachen an einer Bedeutung der Befruchtung für die Geschlechtsbildung festhalten wollen?«

Es versteht sich, daß alle drei Forscher die der geschlechtlichen Präformationstheorie direkt widerstreitenden Geschlechtsbestimmungsverhältnisse bei *Apis mellifica* in den Kreis ihrer Betrachtungen zogen.

Sie wissen, m. H., daß wir zurzeit gar nicht anders können, als folgende wohl begründete Behauptung aufzustellen: bei der Honigbiene (*Apis mellifica*) entstehen die weiblichen Wesen (Königinnen und Arbeiterinnen) aus befruchteten und die Männchen (Drohnen) aus unbefruchteten Eiern. Hier entscheidet also, soweit wir heute wissen, die Befruchtung über das Geschlecht, sofern man sich der vorherrschenden Ansicht anschließt (WEISMANN⁵), daß die Eier vor der Befruchtung als geschlechtlich indifferente anzusehen sind. Die Befruchtung löst also im bis dahin geschlechtlich indifferenten Ei die

⁵ WEISMANN, Das Keimplasma. Jena 1892.

weibliche Anlage aus, während das Ausbleiben der Befruchtung nur die männliche Anlage zur Entwicklung bringt. Die alte Ansicht, von LENHOSSÉK wohl irrtümlich als die »herrschende« angegeben, die Eier seien alle männlichen Geschlechts, das Spermatozoon dagegen sei weiblich und bewirke bei der Befruchtung eine »Uniwandlung«, eine »Umstimmung« des männlichen Geschlechts in das weibliche, dürfte zum mindesten in bezug auf die Biene meines Wissens kaum noch anerkannt werden.

Die drei genannten Forscher (auch CASTLE) stehen auf dem Boden der DZIERZONschen Theorie, d. h. sie folgen der — durch die bekannten Freiburger Eiuntersuchungen⁶ aufs neue dargelegten — Feststellung, daß, wie schon gesagt, aus allen befruchteten Eiern nur weibliche, aus allen unbefruchteten nur männliche Wesen hervorgehen.

Um diese Feststellungen mit der Lehre von der geschlechtlichen Präformation zu vereinigen, haben BEARD, LENHOSSÉK und SCHULTZE mutatis mutandis folgende Theorie aufgestellt:

These 1. »Der verschiedene Geschlechtscharakter ist bereits den Eiern in den Eiröhren der Königin unabänderlich eingepflanzt. Schon unter diesen gibt es männliche und weibliche Eier. Kommt nun ein weibliches Ei zur Ausscheidung, so verhindert die Königin nicht den Austritt der Samenfäden aus dem Samenbehälter, da das Ei, das eben ausgeschieden wurde, auf Befruchtung eingerichtet ist. Beim Austritte eines Eies der zweiten Gattung hingegen ist durch einen Reflexmechanismus dafür gesorgt, daß sich der Kreismuskel des Samenbehälters zusammenzieht und die Samenfäden von dem Ei fernhält, das der Befruchtung nicht bedarf, ja vielleicht durch den Zutritt eines Samenfadens steril gemacht würde« (LENHOSSÉK²).

These 2. Die weiblichen Eier bedürfen der Befruchtung, nicht damit weibliche Wesen daraus entstehen, das wird als »gedankenloser Schluß« bezeichnet, sondern weil diese Eier sich ohne Befruchtung nicht entwickeln würden (SCHULTZE⁴).

These 3. Versuche bei gewissen Tier- und Pflanzenarten haben gezeigt, daß verminderte Nahrungszufuhr resp. herabgesetzte Nahrungsaufnahme bewirkt, daß der unter solchen Bedingungen aufgewachsene

⁶ PETRUNKEWITSCH, Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., 14. Bd., 4. Heft, 1901; derselbe, Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., 17. Bd., 3. Heft, 1902; WEISMANN, Über die Parthenogenese der Bienen, Anat. Anz., 18. Bd., 1900; ebenda, 19. Bd., 1901; derselbe, Über die DZIERZONsche Theorie in »Die Biene«, Nr. 11, 1900; PAULCKE, Zur Frage der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen, Anat. Anz., 16. Bd., 1899.

und geschlechtsreif gewordene weibliche Organismus nunmehr nur fähig ist, Männchen zu erzeugen. Es wird nun geschlossen, daß auch die Arbeiterinnen, die als »mangelhaft ernährte Weibchen« angesprochen werden⁷, nur Drohnen erzeugen resp. erzeugen können, »nicht weil die Begattung fehlt, sondern weil ihre Ernährung nicht ausreichte, weibliche Eier zu bilden, was nur die in bester Nahrung aufgezogene Königin vermag« (SCHULTZE⁴).

Ich will mich hier auf diese drei Thesen beschränken, um auf Grund der biologischen Verhältnisse im Bienenstaate kurz zu prüfen, ob diese Ansichten haltbar sind. Diese Prüfung erscheint mir von wesentlicher Bedeutung, da eine Anerkennung, die sich aus der kritischen Durchsicht der tatsächlichen Verhältnisse ergeben sollte, ein immerhin sehr kräftiges Bollwerk beseitigen würde, welches gegen die Präformationstheorie errichtet ist. Fügen sich die Tatsachen und notwendigen Schlüsse, die uns diese Prüfung ergeben wird, jedoch nicht dieser Theorie, so sind drei Fälle möglich: a) Die Theorie von der geschlechtlichen Präformation ist unrichtig; b) die Theorie läßt Ausnahmen zu; c) die Theorie ist richtig, aber meine Gegen Gründe geben nicht die richtige Erklärung der wirklichen Tatsachen, wenn wir auch auf Grund unsres heutigen Wissens keine andre Erklärung darzubieten vermögen.

Nehmen wir also an, es gäbe bereits in den Eiröhren des Ovariums männlich und weiblich präformierte Eier, so entsteht sofort die Frage: Wie liegen die so differenzierten Eier im Eierstocke? LENHOSSÉK sagt darüber: »Welche Lagerung nehmen die Eier verschiedenen Geschlechts im Eierstocke ein« (L. spricht hier nicht von der Biene, sondern ganz im allgemeinen). »Sind sie bunt durcheinander gewürfelt oder nach ihrem Geschlechte säuberlich geordnet? Diese Frage entzieht sich vollkommen unsrer Beurteilung, wird sich aber kurzerhand entscheiden lassen, wenn einmal die mikroskopischen Merkmale des Geschlechts an den einzelnen Eizellen unsrer Erkenntnis erschlossen sind.« (Wir werden sehen, daß sich bei der Biene sehr wohl eine Beurteilung ausführen läßt.) »Vollkommen ausgeschlossen ist, daß die Eier verschiedenen Geschlechts auf die

⁷ Weitverbreitet ist der Irrtum, es seien die Arbeiter »verkümmerte« oder »mangelhaft ernährte« Weibchen. SCHULTZE stützt sich vermutlich auf NUSSBAUM (Z. Parthenog. b. d. Schmetterl., Arch. mikr. Anat. u. Entw., 53. Bd., S. 455, 1898). Die Arbeiter haben Organe, welche die Königin gar nicht besitzt. Dieser Unterschied kann nicht durch mangelhafte Ernährung erklärt werden, sondern findet seine Ursache in phylogenetischen Entwicklungsverhältnissen (vgl. BUTTEL-REEPEN, Sind d. Bienen Reflexmaschinen? Leipzig 1900 und Die stammesgeschichtliche Entstehung d. Bienenstaates, Leipzig 1903).

beiderseitigen Eierstöcke verteilt sind.« LENHOSSÉK gibt dann verschiedene schlagende Beweise dafür, daß hiervon absolut nicht die Rede sein könne. Bekanntlich haben ja auch die allermeisten Vögel im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung allmählich nur einen und zwar den linksseitigen Eierstock ausgebildet, während der rechte schon in der Jugend wieder verkümmert. Dieser linke Eierstock erzeugt aber beide Geschlechter.

Betrachten wir uns in Kürze die Eiablage während der zur Beobachtung günstigsten Periode, das ist zu der Zeit, wenn die Königin die Drohnzellen zu bestiften pflegt. Im allgemeinen ist der Legedrang alsdann auch am stärksten und steigert die Eiablage so beträchtlich, daß die Bestiftung von 2000—3500 und mehr Zellen innerhalb 24 Stunden konstatiert werden kann⁸. Nehmen wir im Durchschnitte 3000 Eier⁹, so ergibt eine Berechnung, die ich persönlich nicht geprüft habe, folgendes: Das Gewicht einer im Eierlegen begriffenen Königin wurde mit 0,23 g festgestellt, das von 20 Eiern ergab 0,0026 g, macht für 3000 Eier 0,39 g, also übersteigt das Gewicht der täglich gelegten Eier das des Körpers der Königin um $1\frac{3}{4}$ mal. Wir sehen hieraus, daß die Eiproduktion zuzeiten eine gewaltige ist¹⁰. Stört man in solchen Tagen eine Königin während des Eiablegens, so läßt sie in kurzen Intervallen die Eier, die sich unaufhörlich aus den zahlreichen Eiröhren (ca. 350 bis 400) in die paarigen Eileiter (Trompeten) und dann in den unpaaren Oviduct (Eileiter) drängen, zu Boden fallen. Sie ist nicht imstande, die Eier zurückzuhalten. Schiebt man alsdann ein Stück schwarzes Papier unter das Volk, so kann man die herabfallenden Eier leicht sammeln. Vergewärtigen wir uns diesen ungeheuren Legedrang, so kann man schon hieraus schließen, daß sich in den Eileitern die Eier

⁸ BUTTEL-REEPEN, Sind die Bienen Reflexmaschinen? Leipzig 1900.

⁹ DZIERZON beobachtete eine Ablage bis 18 Eier innerhalb 3 Minuten. Drohnen-eier wurden anscheinend noch schneller abgesetzt; somit würden, falls eine ununterbrochene Eiablage statthat, über 4000 Eier innerhalb 12 Stunden abgelegt werden. Bienen-Zeitung, 9. Bd., Nr. 10 u. 11, 1853. Da aber stets Ruhepausen eintreten, verringert sich die Anzahl der abgelegten Eier beträchtlich.

¹⁰ LEUCKART (Zur Kenntn. d. Generat.wechs. u. d. Parth. b. d. Insekt. in Unters. z. Naturl. d. Mensch. u. d. Tiere, hrsg. v. JAC. MOLESCHOTT, 4. Bd., Frankf. a. M., 1858) schreibt: »Die Fruchtbarkeit der Bienenkönigin ist eine ungeheure und beträgt oftmals im Jahre weit über 100 000 Eier. Diese Eier repräsentieren ein Gewicht von mehr als 16 g, während die Königin selbst nur etwa 0,15 g Reingewicht hat.« (LEUCKART gibt hier offenbar das Gewicht einer nicht im Eierlegen begriffenen Königin, daher der Unterschied mit der obigen Angabe.) »100 g Bienenkönigin produzieren also des Jahres 11 000 g Eisubstanz, d. h. ungefähr so viel, wie ein Weib, das täglich 3—4 Kinder gebären würde.«

drängen (Fig. A). So fand ich bei der Untersuchung einer stark Eierlegenden Königin in den beiden Trompeten zusammen 8 Eier (5 und 3).

Bestiftet nunmehr eine Königin eine Arbeiterzellenwabe und kommt plötzlich an einige mitten darin befindliche Drohnenzellen, so kann sie keine Vorbereitungen treffen, um nunmehr einige Eier, die von den eben gelegten qualitativ völlig abweichen, im Eileiter für diese Zellen vorzuschieben und die andern unaufhörlich drängenden zurückzuhalten. Die Eier müssen alle gleichartig sein, das erscheint eine biologische Notwendigkeit und lediglich die Lösung oder Fortdauer des Tonus in dem Sphincter, welcher den Ductus

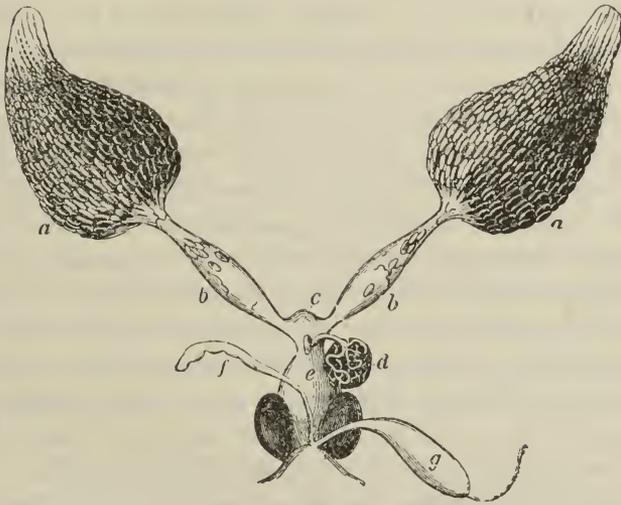


Fig. A. Ovarium der Bienenkönigin. *aa* linker und rechter Eierstock, *bb* die paarigen Eileiter (Trompeten), *c-e* unpaarer Eileiter, *d* Receptaculum seminis.

seminalis umgibt, vermag durch die alsdann erfolgende Befruchtung resp. Nichtbefruchtung die Geschlechtsauslösung zu bewirken¹¹.

Eine weitere Beobachtung unter vielen andern spricht dafür, daß im Ovarium alle Eier sich als wesensgleiche entwickeln müssen. Nehmen wir an, ein Volk befände sich in einem Bienenkasten, der nur Waben mit Arbeiterzellen besitzt, also jene Zellen, in welche die Königin normalerweise nur befruchtete Eier ablegt, aus denen

¹¹ Aus einer Beobachtung, die ich vor 9 Jahren machte (Bienenwirtschaftl. Zentralblatt, 31. Jahrg., Nr. 7, 1895), ergibt sich, daß die Königin ohne Eier fallen zu lassen und ohne zu zaudern von einer Zellengattung zur andern übergeht. Um Irrtümer zu vermeiden, sei nochmals bemerkt (vgl. Sind d. Bienen Reflexmaschinen? 1900), daß meine Publikationen vor dem Jahre 1900 »REEPEN« und nicht »BUTTEL-REEPEN« gezeichnet sind.

demnach nur Arbeiterinnen auskriechen, so sehen wir die Königin wochen- und monatelang nur, — akzeptieren wir einmal die Theorie —, weiblich präformierte Eier absetzen. Hängen wir nun plötzlich zur richtigen Zeit, d. h. zurzeit, in welcher der Trieb vorhanden ist, Drohnen zu erzeugen, eine Drohnenwabe mitten in ein solches Volk, so wird sich die Königin alsbald auf diese Wabe begeben und fortdauernd männlich präformierte Eier ablegen. Wir können hieraus schon den Schluß ziehen, daß die weiblich und männlich präformierten Eier nicht bunt durcheinandergewürfelt in den Ovarialschläuchen liegen, denn wäre das der Fall, so müßte die Königin beim Bestiften der Arbeiterzellen die männlich präformierten und beim Bestiften der größeren Drohnenzellen die weiblich präformierten Eier fallen lassen. Wenn man sich vergegenwärtigt, daß die Eier in den Ovarialschläuchen, wenn man so sagen darf, perlschnurförmig hintereinander liegen, und nacheinander heranreifen, so erscheint dieser Schluß unabweisbar. Die Königin läßt aber normalerweise nur sehr selten Eier fallen und das wahrscheinlich nur bei Zellenmangel. Aber die differenzierten Eier könnten vielleicht in gesonderten Ovarialschläuchen erzeugt werden. Hiergegen sprechen meine Untersuchungen. Wir sehen bei einer fortgesetzt nur Arbeitereier legenden Königin alle Eiröhren in Tätigkeit, wie auch bei einer unbefruchteten, die nur Drohneneier legt¹², desgleichen bei einer sekundär drohnenbrütigen Königin, d. h. einer solchen, die infolge beginnender oder bereits erfolgter Samenerschöpfung in die Arbeiterzellen Eier legt, die nicht mehr alle befruchtet werden können oder alle unbefruchtet bleiben. Hier hat die Königin zweifellos das Bestreben, nur »weiblich präformierte« Eier in die Arbeiterzellen abzusetzen, aber es entwickeln sich aus diesen vermeintlich weiblich präformierten Eiern nur männliche Wesen — Drohnen. Ich komme auf diesen letzten Fall noch zurück.

Wären die Eier wirklich geschlechtlich differenziert, so wäre die Annahme nicht unberechtigt (allerdings ist diese Annahme durchaus keine notwendige), daß die Drohneneier sich auch in irgend einer Weise äußerlich von den weiblich differenzierten unterscheiden müßten, wie wir es bei *Nematus*, *Phylloxera*, *Dinophilus*, *Hydatina* usw. und bei zahlreichen Pflanzen sehen. Da die Drohneneier nie befruchtet werden, eine eventuelle Befruchtung sogar, wie angenommen wird

¹² LEUCKART⁹ untersuchte eine primär drohnenbrütige Königin und fand, daß »die Geschlechtsorgane von derselben starken Entwicklung, wie bei allen eierlegenden Königinnen waren, mit reifen und unreifen Eiern der verschiedensten Ausbildung« . . .

(LENHOSSÉK), Sterilität verursachen könnte¹³, sollte man zum mindesten keine Mikropyle erwarten. Ich habe aber keinerlei Unterschied zwischen den beiden Eierarten konstatieren können¹⁴. Die Drohnen-eier müssen ja auch, obgleich sie stets unbefruchtet bleiben, eine Mikropyle haben, denn nehmen wir an, die letzte Drohnenzelle im Stocke sei besetzt, so muß, — nach der von mir vertretenen Auffassung —, dasselbe Ei, welches bei Vorhandensein einer weiteren Drohnenzelle unbefruchtet abgelegt wäre, nunmehr befruchtet in eine Arbeiterzelle abgesetzt werden.

Ich kann mich hier nicht auf weitere Gegen Gründe, deren noch verschiedene vorhanden sind, einlassen und gehe zur 2. These über (vgl. S. 50).

Im engsten Anschlusse an die Präformationsansicht steht das unter diesem Punkte Erwähnte.

Wäre es richtig, daß die weiblich präformierten Eier der Befruchtung bedürfen, nicht damit weibliche Wesen daraus entstünden, sondern weil diese Eier sich ohne Befruchtung nicht entwickeln würden, so müßte eine Königin, die man an der Begattung verhindert hat oder deren Spermavorrat erschöpft ist, beim Bestiften der Arbeiterzellen, in die instinktmäßig »weiblich präformierte« Eier abgelegt werden, nur entwicklungsunfähige Eier hervorbringen. Eine solche Königin legt aber stets in die Arbeiterzellen entwicklungsfähige Eier, aus denen allerdings nur Drohnen hervorgehen.

Bevor ich einen Schluß hieraus ziehe, füge ich gleich die 3. These an (vgl. S. 50), nach der nur die in bester Nahrung aufgezogene Königin imstande ist, weibliche Eier zu erzeugen, während die Arbeiterinnen infolge der spärlichen Ernährung nur Drohneneier fertig bringen sollen. Obige Tatsache widerlegt aber, so scheint mir, beide Thesen. Der logische Schluß daraus kann wohl nur der sein: Die Eier sind nicht geschlechtlich präformiert und nicht die besondere Nahrung bewirkt Drohnenerzeugung in Arbeiterzellen, sondern die

¹³ Es sind Königinnen beobachtet worden, welche keine Drohnen zu erzeugen vermochten, und auch in Drohnenzellen nur befruchtete Eier ablegten, da wohl der Sphincter am Ductus seminalis anormal innerviert oder sonstwie geschwächt war. Gäbe es nach obiger Annahme männlich präformierte Eier, die durch Befruchtung steril würden, so wäre ein solcher Fall unmöglich, denn daß die Königin in die Drohnenzellen die »männlich präformierten« Eier alleinig absetzt, muß doch als sicher angenommen werden.

¹⁴ v. SIEBOLD äußert sich gleichlautend (Wahre Parthenog. b. Schmetterl. u. Bienen, Leipzig 1856, p. 106). Nach LEUCKART⁹ »unterscheiden sich die Arbeiter-eier (also Eier, aus denen nur Drohnen entstehen) in nichts von denen der befruchteten Königin«.

fehlende Befruchtung. Wäre dieselbe Königin befruchtet worden oder wäre der Spermavorrat noch nicht erschöpft gewesen, so hätte sie ganz zweifellos dieselben Eier, die sie jetzt unbefruchtet in die Arbeiterzellen ablegte, befruchtet abgesetzt und es wären weibliche Wesen daraus entstanden. Man könnte ja bezweifeln, ob die Königin im zweiten Falle dieselben Eier befruchtet abgesetzt hätte, man könnte vielleicht meinen, daß es doch wesensandre Eier seien, aber mit welchem Rechte? Ich wüßte tatsächlich keine irgendwie einleuchtende Begründung für diesen Zweifel, während alles dafür spricht, daß hier nur wesensgleiche, d. h. geschlechtlich indifferente Eier in Betracht kommen, da wir, wie erwähnt, sowohl bei befruchteten als auch unbefruchteten in starker Eiablage befindlichen Königinnen alle Ovarialschläuche in Tätigkeit sehen, eine Auslese, wie darzulegen versucht wurde, nicht angängig erscheint und auch so manches andre nur den Schluß zuläßt, daß eine Präformation nicht in Frage kommen dürfte.

Alle diese Erörterungen bewegen sich auf dem Boden der DZIERZONschen Theorie, auf dem Boden der durch PETRUNKEWITSCH, WEISMANN, PAULCKE usw. aufs neue gefestigten Anschauung von dem Unbefruchtetsein der Drohneneier im normalen Volke. Sie wissen, daß man von verschiedenen Seiten versucht hat, diese Anschauung zu beseitigen und die Geschlechtsbestimmung den Eltern ganz entzogen und in das Belieben der Kinder — also der Arbeiterinnen — gelegt wissen will. Die Präformationstheorie wäre dadurch natürlich ebenfalls radikal beseitigt. Die von einer befruchteten Königin abgelegten Eier sollen alle befruchtet sein und die dreierlei Bienenwesen sollen daraus durch männliche, weibliche und königliche Speichelsekrete, mit denen die Arbeiter die Zellen einspeicheln, differenziert werden. Auch sollen durch »Umspeichelung« die Eier umdifferenziert werden können, d. h. aus Drohneneiern sollen durch Übertragen in Arbeiterzellen nachträglich noch weibliche Wesen entstehen, ja aus Arbeiterlarven sollen sogar noch durch Übertragen in Drohnenzellen Drohnen erzeugt werden können.

Ich würde diese Theorie an dieser Stelle nicht erwähnen, da ihr Urheber, der Bienenzüchter DICKEL, sehr viele seiner Angaben nicht einwandfrei zu stützen vermochte. Manche unrichtigen, den Tatsachen direkt widersprechenden Behauptungen, wie sie ihm von FLEISCHMANN, PETRUNKEWITSCH und mir nachgewiesen wurden, die Widersprüche und das ständige Ummodellieren seiner Beweisführungen, je nach dem Stande der wissenschaftlichen Forschung, haben nicht das Gefühl der unbedingten Zuverlässigkeit, wie sie die Wissenschaft zu fordern berechtigt ist, entstehen lassen. Auch die angeführten Experimente erscheinen,

soweit man sie überhaupt als einigermaßen einwandfreie betrachten kann, nicht als beweiskräftig, da sie zum mindesten auch einer Erklärung unterliegen, die mit der DZIERZONschen Theorie vereinbar ist.

Da sich aber drei wissenschaftliche Forscher der DICKELschen Theorie in gewisser Weise angenommen haben und die Freiburger Eiuntersuchungen demnach als nicht beweiskräftig ansehen, bin ich genötigt, um den derzeitigen Stand der Frage darzulegen, in Kürze auf deren Argumente einzugehen.

Es handelt sich um Arbeiten resp. Äußerungen von PFLÜGER¹⁵, dem bekannten Physiologen, ferner von BACHMETJEW¹⁶, Physiker in Sofia und von BETHE¹⁷.

Es muß aber bemerkt werden, daß die drei Genannten weder Bienenforscher sind, noch habe ich aus ihren diesbezüglichen Angaben den Eindruck erhalten, daß die wichtigste Literatur die nötige Berücksichtigung erfahren. Die drei Forscher stützen sich, so muß man notgedrungen schließen, in der Hauptsache lediglich auf die Angaben des erwähnten Bienenzüchters.

PFLÜGER ist bekanntlich ein Gegner der Parthenogenese im allgemeinen. Er vermutet, daß die Bienenkönigin einen bis jetzt noch nicht entdeckten »männerzeugenden Hoden« besitzt, der »keine Samenfäden« erzeugt. PFLÜGER hält also die Drohneier für befruchtet mit Sperma, welches offenbar eine andre Form haben soll als ein Samenfaden, daher fände man auch keinen Samenfaden in den Drohneiern, befruchtet wären sie aber nichtsdestoweniger¹⁸.

Bevor nicht PFLÜGER diesen »männerzeugenden Hoden«, der »keine Samenfäden« erzeugt, nachgewiesen hat, brauchen wir uns

¹⁵ PFLÜGER, E., Über die jungfräuliche Zeugung der Bienen. Münchener Bienenztg., Nr. 20, 1903; ferner gleichlautend im Arch. f. d. ges. Physiol., 99. Bd., 1903.

¹⁶ BACHMETJEW, Ein Versuch, die Frage über die Parthenogenese der Drohnen mittels der analytisch-statistischen Methode zu lösen. Allg. Z. f. Entom., 8. Bd., Nr. 2—3 v. 1. Febr. 1903, Neudamm. Vgl. a. derselbe, Zur Variabilität der Flügellänge von *Aporia crataegi* L. in Sophia (Bulgarien), ebenda Nr. 22—24, 1903, S. 492. Derselbe, Brief an DICKEL mit wichtigen Ergebnissen über die Halbbefruchtungstheorie, veröffentl. in »Die Biene«, Nr. 10, 1903, Gießen.

¹⁷ BETHE, ALBRECHT, Bemerkungen zu DICKELs Auffassung der Geschlechtsbestimmung im Bienenstaat. Münchener Bienenztg., Nr. 20, 1903. Derselbe, Noch ein Wort zur Geschlechtsbestimmungsfrage, ebenda, Nr. 1, 1904. Derselbe, Entgegnung auf den Aufsatz von v. BUTTEL-REEPEN in Nr. 3 ff. dieser Zeitschrift. Bienenwirtschaftl. Zentralblatt, Nr. 11, 1904.

¹⁸ Bekanntlich hat PFLÜGER schon 1881 einen gleichsinnigen Erklärungsversuch gegeben. (Über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche, Arch. f. d. ges. Physiol., 29. Bd., 1882).

wohl nicht weiter mit einer Theorie zu beschäftigen, welche die Königin zu einem Zwitter stempelt¹⁹.

BACHMETJEW zählte bei ca. 50 Arbeiterinnen und je 50 bis 100 Drohnen (die genaue Zahl der untersuchten Bienen ist nur teilweise angegeben) verschiedener Herkunft, sowie bei einigen Königinnen die kleinen Häkchen, welche die Hinterflügel mit den Vorderflügeln verbinden. Auf Grund von Berechnungen, auf die ich hier nicht weiter eingehen kann¹⁶, kommt BACHMETJEW alsdann zu dem Schlusse: Der rechte Flügel der Drohnen und der linke Flügel der Arbeiterinnen sind das Produkt der Parthenogenese (sind also aus unbefruchtetem Eimaterial erzeugt v. B.), während der linke Flügel der Drohnen und der rechte Flügel der Arbeiterinnen das Resultat der Befruchtung der Königineier darstellen.«!!!

»Daraus folgt«, so sagt BACHMETJEW, »daß sowohl die Arbeiterbiene wie auch die Drohne halbnormale Individuen vorstellen, welche aus halbbefruchteten Eiern der Königin sich entwickeln«. Nur die Königinnen entstehen nach BACHMETJEW aus ganz befruchteten Eiern.

Ich glaube, mich auch bei diesem eigentümlichen Resultat nicht weiter aufhalten zu brauchen. Die Gründe anzugeben, weshalb ich nicht näher darauf eingehe, erscheint wohl nicht notwendig²⁰.

¹⁹ An anderer Stelle (Entstehen d. Drohnen aus befruchteten Eiern, Bienenw. Zentralbl. Nr. 3—10, 1904) habe ich nachzuweisen versucht, daß der Erklärungsversuch, die Samenfäden auszuschalten, schon aus rein mechanischen Gründen nicht plausibel erscheint. Das Bienenei ist mit einer feinen Eiweißschicht überzogen und nur der sich schlängelnde mit selbsttätiger Bewegung begabte Samenfaden, vermag durch diese Schicht und durch die feine Mikropyle in das Ei zu dringen. Ein anders gestaltetes Sperma dürfte nicht in das Ei gelangen können. Weist doch PPLÜGER selbst in einer früheren Arbeit (Die teleologische Mechanik d. lebend. Natur, Arch. ges. Physiol., 15. Bd., 1877, S. 57—103) auf die Zweckmäßigkeit derartiger Bildungen hin, die es z. B. dem Samenfaden von *Rana fusca* wegen seines dünnen und spitzen Kopfes ermöglicht, auch in die Eier anderer Froscharten einzudringen. Wegen der Eiweißschicht vgl. a. SIEBOLD (Wahre Parthenog. b. Schmetterl. u. Bienen, Leipzig 1856, S. 106, ferner LEUCKART (Bienenzeitung, XI. Jahrg., Nr. 17—18, 1855).

²⁰ In einem Briefe an DICKEL¹⁶, dessen Inhalt von diesem als »wissenschaftliche Bestätigung für meine Lehre« öffentlich verwertet wurde, erläutert BACHMETJEW seine »Halbbefruchtungstheorie«. Ich habe das Ausführliche an anderer Stelle gegeben¹⁹, so beschränke ich mich hier nur auf einige charakteristische Auszüge zur Beurteilung dieser Theorie. Nach BACHMETJEW »ist es gleichgültig, ob diese Halbbefruchtung in den Eileitungswegen der Königin stattfindet oder später durch die spezielle Behandlung der abgelegten Königineier seitens der Arbeitsbienen erzeugt wird«. Hiernach sollen also die Arbeiterinnen die Eier in den Zellen halbbefruchten!!

Eine neue Befruchtungslehre für die Bienen stellt BETHE auf. Er sagt: die Drohneneier sind, trotzdem man keine Spermastrahlung usw. in ihnen entdecken kann, dennoch befruchtet. Auf eine ausführliche und eingehende Auseinandersetzung meinerseits hin, die vor einigen Monaten veröffentlicht wurde¹⁹, muß BETHE zugeben, daß nach den allgemein angenommenen Definitionen der »Morphologen« die Drohneneier in der Tat unbefruchtet seien!! Um aber seine Behauptung dennoch aufrecht halten zu können, definiert BETHE wie folgt¹⁷: »ich sehe das Wesen der Befruchtung in dem Eindringen des Spermatozoons in das Ei, was hernach mit dem Sperma geschieht, ist eine Frage für sich«. Sicherlich ist mit dem nachgewiesenen Eindringen des Spermatozoons ein ganz allgemeines Charakteristikum der Befruchtung gegeben, aber das »Wesen der Befruchtung« allein auf diesen Vorgang, auf diesen kleinen Teil der ganzen Erscheinung zu beschränken, erscheint doch nicht angängig, zumal wir in sehr vielen Fällen den Vorgang des Eindringens des Spermatis wohl niemals nachzuweisen vermögen und erst aus gewissen inneren Prozessen im Ei die tatsächliche Befruchtung konstatieren können²¹. So er-

Bei jedem, nur einigermaßen mit der Bienenbiologie Vertrauten, wird sich, bei der Beurteilung der BACHMETJEWschen Ideen, folgender Gedanke aufdrängen: Entstehen die Königinnen aus vollbefruchteten Eiern, wie steht es dann mit Nachschaffungsköniginnen? Letztere entstehen im Stocke, wenn die Königin verloren gegangen ist, indem die Bienen über einer mit einer jungen Larve versehenen Arbeiterinnenzelle eine Königinzelle (Weiselzelle, Weiselwiege) errichten und diese Larve durch veränderte Ernährung nunmehr sich zur Königin entwickeln lassen. Eine solche Zelle heißt Nachschaffungszelle. Hierdurch ergibt sich, daß auch Königinnen aus halb befruchteten Eiern entstehen können. Was sagt aber die BACHMETJEWsche Berechnung? DICKEL sandte eine Anzahl Königinnen an BACHMETJEW, die er später als »Nachschaffungsköniginnen« bezeichnete. BACHMETJEW fand nun — in augenscheinlicher Unkenntnis der besonderen Entstehungsart — aus der Zählung der Flügelhäkchen, daß »Königinnen aus voll befruchteten Eiern entstammen«.

Da man auch durch Übertragung der Eier oder jungen Larven aus Weiselwiegen in Arbeiterinnenzellen einfache Arbeiter erzielt, die sich in nichts von den gewöhnlichen Arbeitern unterscheiden, so müßte man auf Grund der BACHMETJEWschen Hypothese schließen, daß die Arbeiter auch die Fertigkeit besitzen, vollbefruchtete Eier nachträglich in halb befruchtete umzuwandeln!

²¹ Das Wesentliche der Befruchtung erscheint demnach — nach unserm heutigen Wissen — durch das Einführen des Entwicklungs-, des Teilungsapparates — nämlich des Centrosoma — bedingt, so daß wir mit BOVERI, wenn wir ganz allgemein definieren wollen, sagen müssen: »die Befruchtung besteht in der Einführung eines Centrosoma durch das Spermatozoon«. Mit dem Centrosoma ist aber stets Strahlung verbunden, wenigstens ist mir eine Ausnahme nicht bekannt. Der Zweck der Befruchtung ist dann im besonderen und in ihrer eigentlichen Bedeutung die Vereinigung der beiden Geschlechtskerne (R. HERTWIG, usw.), die Amphimixis (WEISMANN). Über die vereinigenden Momente in den

scheint diese Definition gerade für den vorliegenden Fall, für den sie formuliert wurde, nach der positiven Seite nicht brauchbar, denn wir wissen über den Vorgang des Eindringens eines Spermatozoons in ein Drohnenei nicht das geringste und werden über diesen Vorgang ohne Heranziehung der inneren Prozesse auch wohl niemals etwas wissen können. Da nun alle die inneren Prozesse, wie wir sie im Arbeitsbienenei sehen — nach BETHE — im Drohnenei »latent« bleiben, so sagt uns gerade diese Definition gar nichts über die mögliche Befruchtung der Drohneneier aus. Wir können nichts mit ihr anfangen. Ihr sehr zweifelhafter Wert liegt nur auf der negativen Seite, da man auf Grundlage dieser Definition nicht allein von den Drohneneiern, sondern von allen unbefruchteten Eiern, bei denen keinerlei Befruchtungserscheinungen nachgewiesen werden können, zu behaupten vermag, sie seien vermutlich doch befruchtet, ihr Unbefruchtetsein sei jedenfalls nicht nachgewiesen. Im Drohnenei, so meint BETHE, bleibt das Spermatozoon ohne eine Spermasonne zu erzeugen, ohne für die mikroskopische Untersuchung sichtbar zu werden, an der Peripherie liegen²²; es erfolgt keine Copulation der Geschlechtskerne, weil die Drohnenzelle nach DICKEL mit »männlichem Speichelsekret« bedeckt sein soll. Dieses Sekret übe auf »fermentativem« Wege eine Sperma hemmende Wirkung und zugleich eine Wirkung aus, welche das männliche Geschlecht zur Auslösung bringe²³. Diese »fermentative« Wirkung bringt BETHE in eine gewisse Parallele mit den Erscheinungen bei der künstlichen Parthenogenesis²⁴. Nun ist aber das Charakteristische bei der künstlichen

Befruchtungstheorien von BOVERI und R. HERTWIG resp. WEISMANN vgl. BÜHLER, Alter und Tod. Eine Theorie der Befruchtung. Biol. Zentralbl. Nr. 2—4, 1904.

²² Bei dieser Ansicht BETHES von dem Wesen der Befruchtung im Bienenei scheint mir überdies ein Nichtbeachten des von mir am Bienenei konstatierten Vorgangs vorzuliegen, daß das eindringende Spermatozoon eine sehr deutlich sichtbare Protoplasmabahn auch in größter Nähe der Peripherie erzeugt. (Vgl. BUTTEL-REEPEN, Entstehen die Drohnen aus befruchteten Eiern? Bienenwirtsch. Zentralbl. Nr. 3—10, 1904). Diese Keimplasmabahn wurde aber in Drohneneiern bisher nie nachgewiesen. Über BETHES Befruchtungslehre vgl. auch: BUTTEL-REEPEN, BETHES neue Befruchtungslehre, Bienenwirtsch. Zentralbl. Nr. 12, 1904.

²³ Dieser Vorgang erschiene wahrscheinlicher, wenn es sich hier um oligopyrene oder apyrene Spermatozoen handelte (MEVES, Über oligop. u. apyr. Spermien u. üb. ihre Entst. — Arch. f. mikr. Anat. u. Ent., 61. Bd., 1902). Wir haben es hier aber mit Sperma zu tun, welches mit ganzem Kern ausgestattet ist (MEVES, Üb. »Richtungskörperbildung« im Hoden von Hymenopteren, Anat. Anz., 24. Bd., Nr. 1, 1903) und in dem auch keine akzessorischen Chromosomen, denen man irgend eine besondere Wirkung zuschreiben könnte, beobachtet worden sind.

²⁴ BETHE betont diese Analogie besonders in der Münchener Bienenztg. Nr. 20, 1903 (»Bemerkungen zu DICKELS Auffassung der Geschlechtsbestimmung im Bienensaat«).

Parthenogenese das Auftauchen von besonderen Strahlungen im Protoplasma des Eies. Diese fehlen aber in den Drohneneiern, wie auch BETHE zugibt. Dann hat BOVERI konstatiert, daß die reduzierte Zahl der Chromosomen sich bei der künstlichen Parthenogenese nicht wieder ergänzt. Bei den Drohneneiern sehen wir aber keine reduzierte Zahl der Chromosomen usw. Ich halte es daher für durchaus verfehlt, lediglich um die DICKELSchen Anschauungen wahrscheinlicher zu machen, die Prozesse, wie sie sich bei der künstlichen Parthenogenesis abspielen, in Verbindung zu bringen mit den Vorgängen bei der Eientwicklung im Bienenstaat. Überdies will der erwähnte Bienenzüchter, wie schon kurz angegeben, noch aus einer Anzahl von Arbeiterlarven! durch Übertragung in Drohnenzellen gleichzeitig 46 % Drohnen, 17 % Mutterbienen und 37 % Arbeitsbienen erzielt haben. Es dürfte die Annahme kaum diskutierbar erscheinen, durch »fermentative« Prozesse auch hier noch aus der Larve ein geschlechtlich andres Wesen entstehen zu lassen²⁵.

²⁵ Es ist auch von derselben Seite (DICKEL) behauptet worden, daß die wirklichen Zwitter sich nur befriedigend erklären ließen auf Grund der Einspeichelungshypothese. Wenn durch irgendwelche besonderen Umstände nicht nur das »männliche«, sondern auch das »weibliche« »Geschlechtssekret« gleichzeitig an das Ei gelange, so entstände ein rechter Zwitter. Diese besonderen Umstände wurden in abweichender Form der Zellen gefunden. Wenn die Königin z. B. Eier ablegt in regelmäßig sechseckige Zellen, welche hinsichtlich ihrer Größe in der Mitte stehen zwischen Arbeiter- und Drohnenzellen, so soll diese verkehrte Bespeichelung eintreten und Zwitter dadurch hervorgerufen werden. Abgesehen davon, daß solche regelmäßig gebauten Zellen abnormer Größe auf Waben, die nur Arbeiterzellen enthalten, meines Wissens noch nie beobachtet worden sind, während sich Zwitter gar nicht so selten zeigen, spricht auch folgende Beobachtung gegen diese Ansicht. Im Anfang der sechziger Jahre ergab sich auf dem EUGSTERSchen Bienenstande in Konstanz jener klassische Fall von Bienenzwittererzeugung, der im wesentlichen durch v. SIEBOLD (Z. f. wiss. Zool., 14. Bd., 1. Heft, 1864; derselbe, Sendschreiben an die Wanderversammlung der deutschen Bienenwirte in Karlsruhe, Bienenzeitung, Nr. 20 u. 21., 1863) erforscht worden ist. Eine Königin erzeugte durch mehrere Jahre hindurch in regelmäßigen Schüben Zwitter in großer Menge. EUGSTER behauptete »auf das bestimmteste«, die Zwitter entstünden in den eben geschilderten Zellen abnormer Größe auf einer einzigen Wabe. (Diese durchaus unrichtige Angabe EUGSTERS wurde von DICKEL ohne Rücksicht auf den durch v. SIEBOLD festgestellten wirklichen Tatbestand für seine Lehre verwertet). SIEBOLD fand aber Folgendes (l. c.): »Herr EUGSTER hatte die Güte, diesen merkwürdigen Bienenstock vor meinen Augen zu öffnen und dessen Waben zu mustern. Es fanden sich neun Waben darin vor, an denen in verschiedenen gedeckelten Arbeiterzellen bei ihrer Eröffnung Zwitterbienen zu erkennen waren. Von solchen Zellen ließ sich vor ihrer Eröffnung niemals im voraus bestimmen, ob ein Zwitter darin verborgen sei oder nicht, so wenig unterschieden sich diese Zellen von den benachbarten gedeckelten und normale Arbeiter enthaltenden Zellen. Einzelne hier und dort vorhandene

Es scheint mir daher, daß auch die BETHESchen Äußerungen keine irgendwie genügend feste Grundlage haben, um uns zu veranlassen, die Freiburger Eiuntersuchungen als minder beweiskräftig anzusehen²⁶.

Buckelzellen waren mit normal gebildeten Drohnen besetzt (vgl. 37). Die Verteilung der Zwitter bergenden Zellen fand an diesen Waben durchaus unregelmäßig statt. Es fanden sich also diese Zwitter bunt zerstreut auf den verschiedenen Waben in Arbeiterzellen normaler Größe. Es kommen demnach auch keine Übergangszellen in Frage, die sich fast in jedem Stocke finden. Während verschiedene Töchter dieser Königin nur normale Bienen erzeugten, erbte eine Tochter diese merkwürdige Anlage.

Da sich die Zwitter stets in den Arbeiterzellen und nie in den Drohnenzellen fanden, wenigstens wird überall nur das erste betont und nie das letztere erwähnt, so weist dieses schon darauf hin, daß die Befruchtung etwas mit der Sache zu tun hat. (Zu gleicher Zeit dürfte hierin ein weiterer Beweis für die parthenogenetische Entstehung der Drohneneier zu finden sein.) Daß eine etwaige abnorme Veranlagung der Spermien nicht in Frage kommen dürfte, geht daraus hervor, daß bei Mutter und Tochter, die sogar von verschiedenrassigen Drohnen befruchtet wurden (die Mutter erzeugte italienische Bastarde, die Tochter viel dunkler gefärbte Arbeiter), dieselbe Erscheinung auftrat. Wir müssen die Ursache der Zwitterbildung daher nur bei dem Weibchen suchen. Da die Königin in der größten Mehrzahl normale Arbeiter hervorbrachte, können abnorme Verhältnisse in den Eileitungswegen wohl kaum in Frage kommen. Wir müssen, so scheint es mir, besondere Veranlagung einzelner Follikel in Betracht ziehen. Nehmen wir nun an, daß in einzelnen Follikeln die Eier nicht sofort nach der Reife entlassen werden, sondern ein wenig länger verweilen, so daß infolge der parthenogenetischen Veranlagung bereits die Ausbildung des Pronucleus vor sich gegangen ist, der Eikern sich geteilt und die beiden ersten Furchungskerne vorhanden sind oder dasselbe durch eine abnorme beschleunigte Entwicklung erreicht ist, so können wir auf Grund der BOVERISchen Theorie eine einleuchtende Erklärung geben. BOVERI nimmt an (Über mehrpolige Mitosen, Verhdl. Phys. Med. Ges., Würzburg. N. F., 35. Bd., 1902), daß unter Umständen der Spermakern mit einem der Furchungskerne verschmilzt. »Diese Verschmelzung könnte sogar auf noch spätere Furchungsstadien verschoben sein und Polyspermie — bekanntlich bei Bienen vorkommend — könnte bewirken, daß mit einzelnen Abkömmlingen des Eikerns Spermakerne kopulieren, mit andern nicht. So würden die mannigfaltigsten Mischungen männlicher und weiblicher Charaktere entstehen können, wie sie in der Tat beobachtet worden sind.«

²⁶ Durch einen sehr dankenswerten Täuschungsversuch des Herrn DICKEL haben auch die indirekten Befunde der Freiburger Untersuchungen eine vorzügliche Beweiskraft erlangt. Im Zweifel an der Zuverlässigkeit mikroskopischer Untersuchungen sandte DICKEL an PETRUNKEWITSCH zwei Gläschen mit Bienen-eiern. Das eine sollte Drohneneier, das andre Arbeitereier enthalten, ersteres also nur Eier, welche Drohnenzellen, letzteres nur Eier, welche Arbeiterzellen entnommen waren. Die mikroskopische Untersuchung durch PETRUNKEWITSCH ergab aber, daß die »Drohneneier« befruchtet und die »Arbeitereier« unbefruchtet waren. DICKEL gestand auf Vorhalt, daß er die Etiketten auf den Gläschen vertauscht habe. Es war hierdurch der Beweis geliefert, daß sich durch

Wenn nun auch speziell die PETRUNKEWITSCHEN Untersuchungen nach der Ansicht aller derjenigen, die sich einen Überblick über diese Frage verschafft haben, auf das befriedigendste darlegen, daß die alte DZIERZONSche Theorie zu Recht besteht, so wäre eine Neuuntersuchung immerhin wünschenswert, einestheils zur Einschränkung gar zu phantastischer spekulativer Hypothesen, andernteils aber weil Nebenergebnisse noch der Klärung bedürfen. So erscheint die Angabe über die Zahl der Chromosomen im Pronucleus noch der Bestätigung bedürftig, da hier die MEVESSchen²⁰ Untersuchungen über die Spermatogenese bei *Apis mellifica*, wenn auch nicht auf einen Irrtum, so doch auf eine andre Auffassung hinzuweisen scheinen. Allerdings hat sich die von PETRUNKEWITSCH für den weiblichen Pronucleus vorausgesetzte Konstanz der reduzierten Chromosomenzahl bis zur Vereinigung mit dem Spermakern und die dadurch erfolgende Erhöhung der Chromosomen auf die Normalzahl als ein so weit verbreitetes Gesetz erwiesen, daß man eher geneigt ist, anzunehmen, daß vielleicht bei den MEVESSchen Befunden anormale Verhältnisse vorliegen dürften. Ferner scheint mir die Entstehung der doppelkernigen Zellen aus dem Richtungskörper-Copulationskern und ihr späteres Funktionieren als männliche Geschlechtszellen noch einer Bestätigung zu bedürfen, da die Beweiskette keine geschlossene ist.

Zum Schluß möchte ich auf folgendes hinweisen. Schon in den achtziger Jahren wurde von dem englischen Hymenopterologen CAMERON²⁷ betont, daß die Drohnen im normalen Volk nicht nur aus unbefruchteten Eiern entstehen müssen, sondern auch aus befruchteten entstehen könnten; naturgemäß ist dann auch der Schluß zu ziehen, daß auch Arbeiterinnen bzw. Königinnen vielleicht aus unbefruchteten Eiern unter besondern Umständen auferzogen werden könnten. Diese letztere Möglichkeit hat meines Wissens WEISMANN zuerst präzisiert, allerdings hat WEISMANN dann auch gleich auf die große Unwahrscheinlichkeit hingewiesen und ich vermag die Unwahrscheinlichkeit beider Fälle nur zu bekräftigen. WHEELER³⁰ dagegen betont die Möglichkeit solcher Entstehung mit Nachdruck.

mikroskopische Untersuchung beide Eiarten mit absoluter Sicherheit erkennen lassen (abgesehen von sehr frühen Stadien, in denen sich gewisse Befruchtungsercheinungen noch nicht ausgebildet haben) und zwar durch das Fehlen der Befruchtungsvorgänge in solchen Eiern, welche Drohnenzellen entnommen sind.

²⁷ CAMERON, P. On Parthenogenesis in the Hymenoptera in: Proc. a. Trans. Nat. Hist. Society, Glasgow, N. Ser., Vol. II, Part II. (1887—88) 1890. (Read 24th April, 1888), p. 194—201.

Immerhin erhalten diese Hypothesen durch die Befunde im Ameisenstaat, wie sie von REICHENBACH²⁸, TANNER²⁹, COMSTOCK³⁰ gemacht wurden und welche ergaben, daß aus von Ameisenarbeitern gelegten Eiern Männchen und Arbeiterinnen entstanden, eine gewisse Unterlage; allerdings stehen diesen Beobachtungen zahlreiche von FOREL³¹, LUBBOCK³², WASMANN³³, FIELDE³⁴ und VIEHMEYER (brieflich) gegenüber, nach denen sich aus den von Arbeitern resp. von unbefruchteten Königinnen gelegten Eiern ausschließlich nur Männchen entwickeln. Die ersteren Befunde mögen daher noch einer andern Erklärung unterliegen, und ich persönlich bin sehr geneigt anzunehmen, daß hier eine andre Erklärung Platz zu greifen hat. Freilich sehen wir ja auch bei verschiedenen Insekten, z. B. bei *Chermes abietis* nach den BLOCHMANN'schen Untersuchungen³⁵, aus unbefruchteten Eiern Männchen und Weibchen entstehen und auch in der Pflanzenwelt finden wir bei vielen Pilzen, Algen, Dictyotaceen, Florideen, daß aus den unbefruchteten und aus den befruchteten Eiern sich derselbe Organismus entwickeln kann³⁶.

Wenn es daher auch nicht völlig ausgeschlossen erscheint, daß unter veränderten Umständen infolge uns noch nicht bekannter Einflüsse die erwähnten den normalen Verhältnissen widersprechenden Entwicklungsmöglichkeiten ausnahmsweise auch im Bienenstaat eintreten, so muß ich aber doch nachdrücklichst hervorheben, daß von einer Wahrscheinlichkeit nicht geredet werden kann. Ergeben sich Fälle, die auf eine solche Möglichkeit hindeuten, also daß beispielsweise aus vermeintlichen Drohneiern sich Arbeiter entwickelt haben, so liegt die Erklärung wohl sehr viel näher und wahrscheinlicher in dem gar nicht selten nachgewiesenen Umstande, daß die Königin

²⁸ REICHENBACH, H. Über Parthenogenese bei Ameisen und andre Beobachtungen an Ameisenkolonien in künstlichen Nestern. Biol. Centralbl., 22. Bd., Nr. 14 u. 15, 1902. Vgl. auch BUTTEL-REEFEN, Die Stammesgeschichtl. Entstehung d. Bienenstaates, Leipzig 1903, S. 120—121.

²⁹ TANNER, *Oecodoma cephalotes*. Second paper. Trinidad Field Naturalists' Club, Vol. I, No. 5, December 1892, p. 123—127.

³⁰ COMSTOCKS Beobachtungen über *Lasius niger*, veröffentl. durch WHEELER in: »The Origin of Female and Worker Ants from the Eggs of parthenogenetic Workers, Science, N. S., Vol. 18, Nr. 469, 1903, p. 830—833.

³¹ FOREL, Fourmis de la Suisse, 1874, p. 328 u. 329.

³² LUBBOCK, Ameisen, Bienen und Wespen, Leipzig 1883, S. 30—33.

³³ WASMANN, Parthenogenese bei Ameisen durch künstliche Temperaturverhältnisse, Biol. Centralbl., 11. Bd., Nr. 1, 1891, S. 21—23.

³⁴ FIELDE, A Study of an Ant. Proc. Acad. Nat. Sciences Philad. 1901, p. 439.

³⁵ BLOCHMANN, Über d. Geschlechtsgeneration v. *Chermes abietis* L. Biol. Centr., 7. Bd., Nr. 14, 1887.

³⁶ REINKE, J., Einleit. in die theoret. Biologie, Berlin 1901.

unter normalen Verhältnissen auch in Drohnenzellen hin und wieder einzelne befruchtete Eier ablegt. Solche Fälle wurden zahlreich beobachtet³⁷. Und auch umgekehrt sind Fälle durchaus nicht selten, die uns also Drohnen in Arbeiterzellen zeigen^{19, 37}. Doch sind alle diese Befunde Ausnahmen von der Regel.

Überblickt man die biologischen Verhältnisse im Bienenstaat, namentlich die Kreuzungserscheinungen³⁸ und so manches andre, das

³⁷ Der hervorragende Bienenzüchter und bienenwirtschaftliche Schriftsteller G. LEHZEN, Redakteur des Bienenw. Centralbl., beobachtete einst eine Königin, die auf einer Wabe mit ausschließlich Drohnenzellen ein handflächengroßes Stück mit Arbeitereiern belegt hatte¹⁹. Genau dasselbe berichtet ein Bienenzüchter KLEMPIN in »Bienenzeitung« Nr. 2, 1881, mit dem interessanten Zusatz, daß auch eine junge Königin »ihrer Mutter in dieser Unart nachartete und Drohnenzellen mit befruchteten Eiern besetzte. Sollte hier eine individuelle Eigentümlichkeit sich fortgepflanzt haben?« Ferner: »Auch bei höchst fruchtbaren Königinnen kommt es nicht selten vor, daß einzelne Drohnen aus Bienenzellen mitten zwischen Arbeitern auslaufen« (vgl. v. BERLEPSCH, Bienenzeitung 1855, S. 78; auch LEUCKART in: Zur Kenntn. d. Generat. u. d. Parthenog. b. d. Insekten 1858, S. 378).

³⁸ Neuerdings wird von Gegnern der DZIERZONschen Lehre behauptet, die Kreuzungserscheinungen sprächen gegen diese Theorie. Hier ist aber große Vorsicht am Platze, da infolge der zahllosen Importe von italischen und krainer Bienen sich nur sehr selten noch wirklich sogenanntes reines Blut findet. 1853 kamen die ersten italischen Bienen nach Deutschland. Größere Sicherheit haben wir daher in den Beobachtungen, welche in den ersten Jahren angestellt wurden. Einer der schärfsten und besten Beobachter, v. BERLEPSCH, schreibt über diese Frage im Jahre 1856 (Bienen-Zeitung Nr. 1, S. 6) und brieflich an v. SIEBOLD (Wahre Parth. b. Schm. u. Bienen, 1856, S. 98) »Die Männchen richten sich der Farbe nach ausnahmslos nach der Mutter und ich habe im letzten Sommer trotz der sorgfältigsten Aufmerksamkeit und der genauesten Prüfungen bei Bastardmüttern auch nicht ein Männchen entdecken können, das nach dem Vater geartet gewesen wäre.« Zu beachten ist, daß auch in Italien neben der sog. italienischen gelberänderten Biene (*Apis ligustica* SPIN.) auch die dunkle sog. deutsche Biene vielfach vorkommt. Die *Apis ligustica* ist nach meiner Ansicht nur eine ziemlich konstante, ursprünglich aus einer Kreuzung von dunklen Bienen mit der gelblichen in Ägypten heimischen kleineren *Apis fasciata* hervorgegangene Lokalrasse. Ich möchte hier die Aufmerksamkeit auf die merkwürdigen Erscheinungen hinlenken, die sich mir in verschiedenen Beobachtungen ergaben, die aber nur die alten Befunde von v. BERLEPSCH, PÉREZ (Mémoire sur la Ponte de l'abeille reine. Ann. Sci. Nat. 6 sér. V. 8. Art. 18, 1878), DZIERZON, KLEINE, DATHE usw. bestätigen. Wird eine italienische Königin von einer deutschen Drohne befruchtet, oder eine deutsche Königin von einer italienischen Drohne, so ergeben die Arbeiterinnen nicht durchweg kurz gesagt halbmütterliche und halbväterliche Anzeichen, sondern nur ein Teil der Bienen sind regelrechte Mischlinge, ein anderer Teil zeigt rein italienische und der Rest rein deutsche Färbung. Das Eigentümlichste aber ist, daß mir eine besonders gelbe Italienerin, die von einer dunklen Drohne befruchtet sein mußte, da sie im ersten Jahr noch zahlreiche Mischlinge produzierte, im zweiten Jahr fast nur rein italische Arbeiterinnen ergab und im dritten Jahr ausschließlich italische, so daß das Volk von

hier nicht mehr berührt werden kann, so vermag man nur zu sagen, die durch PETRUNKEWITSCH aufs neue bekräftigte DZIERZONSche Theorie steht in bester Harmonie mit den mikroskopischen und biologischen Befunden. Sollte eine Neuuntersuchung das sehr unwahrscheinliche Resultat ergeben, daß PETRUNKEWITSCH sich geirrt hätte und die Drohneneier doch befruchtet sind, nun so werden wir unsre Anschauungen alsdann zu ändern haben, bis dahin aber können wir, wie eingangs gesagt, gar nicht anders als erklären: Die Theorie von der geschlechtlichen Präformation scheint, soweit unser heutiges Wissen reicht, keine Gültigkeit im Bienenstaat zu haben und auch die andern Geschlechtsbestimmungstheorien (PFLÜGER, BACHMETJEW, BETHE) gewähren keine irgendwie haltbare Grundlage. Die Befruchtung entscheidet über das Geschlecht!

Diskussion:

Zu dem vorstehenden Vortrag nahm zunächst das Wort Herr Dr. BRESSLAU (Straßburg).

Obwohl es nach dem soeben gehörten Vortrage als eine undankbare Aufgabe erscheint, das Wort zu ergreifen, kann ich doch mit Rücksicht auf die Beurteilung, die der Herr Vortragende DICKEL und BETHE hat zuteil werden lassen, nicht umhin, meine der seinigen entgegengesetzte Ansicht zu äußern.

jedem Kenner als ein echt italisches angesprochen wurde. Diese Beobachtung finde ich bestätigt von DZIERZON, v. BERLEFSCH, R. DATHE usw. Diese Beobachter erwähnen, daß wenn umgekehrt die italienische Königin besonders dunkel von Farbe, also einen größeren Prozentsatz dunkleren Blutes, wenn ich so sagen darf, besaß, die Arbeiterinnen nach und nach dunkler wurden, so daß schließlich (meist erst im dritten Jahr) fast nur rein deutsche Arbeiterinnen (der Farbe nach) erzeugt wurden. Versucht man auf diese Erscheinungen die MENDELSche Regel anzuwenden, so scheint mir daraus hervorzugehen, falls wir hier überhaupt einen Gebrauch von dieser Regel machen dürfen, daß wir es weder bei der italienischen noch bei der deutschen Bienenart mit einer reinen Rasse zu tun haben, da diese Befunde sich bereits bei der ersten Generation zeigen. Es ergibt sich hierdurch eine gewisse Bestätigung über meine Ansicht von der Mischlingsnatur dieser Rassen. Jedenfalls erscheinen hier die WEISMANNschen Reduktionsteilungsvorgänge als zu Recht bestehend, da wir auf Grund derselben eine einleuchtende Erklärung zu gewinnen vermögen. Unerklärt bleibt freilich noch jenes seltsame allmähliche Anwachsen der italischen resp. deutschen Merkmale. Diese Erscheinungen werden durch keine der jetzigen Theorien, wie sie sich z. B. in der vortrefflichen Zusammenstellung und Erläuterung durch HÄCKER (Bastardierung und Geschlechtszellenbildung, Zool. Jahrb. Suppl. VII, 1904) finden, unserm Verständnis näher gebracht. Ich werde an andrer Stelle näher auf diese Verhältnisse eingehen.

Mir scheinen folgende Überlegungen und Versuche DICKELS¹ äußerst beachtenswert:

Wenn DZIERZONS² Lehre richtig ist, daß die Mutterbiene das Geschlecht der Nachkommen bestimmt, indem sie die Eier, aus denen Männchen entstehen, unbefruchtet in Drohnenzellen, die, aus denen Arbeiter entstehen, befruchtet in Arbeiterzellen ablegt, wenn ferner die Untersuchungen v. PLANTAS (Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 12 u. 13, 1888/89) zutreffen, nach denen der Futterbrei, den die Arbeiter den heranwachsenden Larven reichen, je nachdem ob es sich um Königinnen-, Drohnen- oder Arbeiterlarven handelt, eine chemisch verschiedene Zusammensetzung aufweist, so folgt hieraus, daß sowohl die Königin wie die Arbeitsbienen in ihren Verrichtungen an die Zellensorte gebunden sein müssen, soll nicht im Bienenhaushalt der größte Wirrwarr entstehen.

Es läßt sich jedoch zeigen, daß die Zelle an sich weder die Legetätigkeit der Mutterbiene reguliert, noch die Arbeiter zur richtigen Futterabgabe veranlaßt. Setzt man z. B. eine Bienenkolonie auf lauter Drohnenbau, so gehen aus den Drohnenzellen, die zu Arbeiterzellen nicht umgebaut werden können, weit mehr Arbeiter als Drohnen hervor. Im zeitigen Frühjahr und Nachsommer entstehen sogar nur Arbeiter aus diesen Drohnenzellen (Versuch I).

Dieser Versuch beweist, daß die Form der Zellen an sich kein ausschlaggebender Faktor bei der Fortpflanzung der Bienen ist. Es wäre aber — vom DZIERZONSchen Standpunkte aus — denkbar, daß die Mutterbiene, da sie nur Drohnenwachs vor sich hat, außer den normalerweise in diese Zellen zu deponierenden, unbefruchteten Eiern auch ihre befruchteten Eier dahinein ablegt. Es müßte dann weiter angenommen werden, daß die Arbeiter die Verschiedenheit dieser Eier — etwa durch verschiedenartige Geruchseindrücke —

¹ Ich folge hier einer neueren Zusammenstellung DICKELS, deren Manuskript zu benutzen er mir seinerzeit freundlichst gestattet hat. Die gleichen Versuche finden sich auch in einem soeben (Rheinische Bienenzeitung, 55. Jahrg., 1904, Nr. 4) erschienenen Aufsatz DICKELS: Entscheidende, leicht auszuführende Versuche zur Begründung meiner Lehre.

² DZIERZONS Lehre gründet sich auf die Tatsache, daß aus sicher unbefruchteten Bieneiern nur Drohnen hervorgehen. Wenn daraus nun gefolgert wird, daß die Drohnen sich stets nur parthenogenetisch entwickeln, so erscheint diese Umkehrung gewiß zunächst sehr nahezuliegen. Es ist aber zu prüfen, ob diese Folgerung sich auch mit den wirklich zu beobachtenden Erscheinungen verträgt, oder ob nicht, ähnlich wie auch O. SCHULTZE meint, die einfache Deutung zutrifft, daß eine Befruchtung der Eier, die zur Erzeugung von Arbeitern niemals entbehrt werden kann, zur Hervorbringung von Drohnen nicht unbedingt erforderlich ist.

merken und infolgedessen auch das chemisch richtige Futter in jede Zelle bringen.

Wenn man nun aber im Herbst eine junge Mutterbiene heranzieht, die unbefruchtet bleibt, weil man durch Anbringen eines Absperrgitters vor dem Flugloch den Hochzeitsflug und damit die Begattung verhindert, so beginnt diese unbegattete Königin im nächsten Frühjahr zur selben Zeit Eier abzulegen, wie die begatteten. Und obwohl diese unbegattete Königin nur unbefruchtete, also nur männliche Bienen ergebende Eier ablegt, legt sie dieselben dennoch nicht in Drohnen-, sondern in Arbeiterzellen, selbst dann, wenn man mitten ins Brutnest eine Drohnenwabe hineinstellt. Damit wird zunächst bewiesen, daß für die Mutterbiene eine Nötigung nicht existiert, in Arbeiterzellen nur befruchtete Eier abzulegen, ebensowenig als sie unbefruchtete Eier in Drohnenzellen ablegen muß.

Wie verhalten sich nun die Arbeiter bei diesem Versuch? Es ist eine allbekannte Erfahrung, daß die Bienenkolonien im zeitigen Frühjahr nur Arbeitsbienen heranziehen. Insbesondere wird man in kleinen Völkern bei sonst regelrechten Verhältnissen in den Monaten Februar und März, meist auch noch im April niemals schon die Aufzucht von Drohnen wahrnehmen. Könnten nun in unserm Falle die Arbeiter befruchtete von unbefruchteten Eiern unterscheiden, so müßten sie die unbefruchteten entfernen, weil sie nur Arbeitsbienen heranziehen wollen. Statt dessen pflegen sie dieselben genau so, als wären sie befruchtet, und es entstehen in den Arbeiterzellen nur falsche³ Drohnen. Nun könnte man einwenden, die Arbeiter können hier den Unterschied zwischen befruchteten und unbefruchteten Eiern nicht merken, weil nur unbefruchtete da sind; deshalb pflegten sie in ihrem Trieb nach Brut die unbefruchteten Eier als ob sie befruchtet wären. Um das zu prüfen, entnehme man der Kolonie mit der unbegatteten Mutter womöglich schon im Februar eine mit Eiern und Larven besetzte Wabe und hänge sie einer kleinen, regelrechten Kolonie mitten in den Bienensitz, die die Aufzucht von Arbeitsbienen bereits begonnen hat. In dieser Kolonie haben somit die Arbeiter befruchtete und unbefruchtete Eier und aus diesen hervorgegangene Larven vor sich und müßten also, wenn sie die falsche Brut von echter unterscheiden könnten, die erstere entfernen. Dies ist aber nicht der Fall, man wird vielmehr finden, daß die falsche Brut gleich echter weitergepflegt wird (Versuch II).

³ DICKEL bezeichnet die aus Eiern einer unbefruchteten Mutter sich entwickelnden Drohnen im Gegensatz zu den Söhnen einer normalen Königin als »falsche« Drohnen.

Es wäre hiergegen noch der Einwand möglich, die Arbeiter hätten in Versuch II, obwohl sie befruchtete und unbefruchtete Eier nicht unterscheiden können, die Drohneneier und -larven nur deshalb weitergepflegt, weil sie nicht in Drohnen-, sondern in Arbeiterzellen lagen. Daß aber auch dieser Einwand hinfällig ist, läßt sich zeigen, wenn man eine unbegattete Königin auf lauter Drohnenbau heranzieht, die alsdann ihre unbefruchteten Eier auch wirklich in Drohnenzellen ablegt. Macht man dann mit einer eier- und larvenbesetzten Wabe aus dieser Kolonie den Parallelversuch zu Versuch II, indem man sie im zeitigen Frühjahr einer kleinen regelrechten Kolonie einhängt, so ergibt sich, daß auch hier die Brut regelrecht weitergepflegt wird, obwohl hier tatsächlich die männlichen Bienen (falsche Drohnen) aus Drohnenzellen hervorgehen (Versuch III).

Im Gegensatz zu diesen Versuchen (I—III) ist nun folgender Versuch von größter Bedeutung. Einer normalen starken Kolonie des gewöhnlichen Betriebes, die schon im zeitigen Frühjahr Drohnen in Drohnenzellen erzieht, entnehme man eine Drohnenbrut enthaltende Drohnenwabe und stelle sie einem im Brutnest nicht beengten, schwachen und zur Aufzucht von Drohnen noch nicht reifen, sonst aber durchaus normalen Völkchen ein. Erfolg: Die Drohnenbrut wird aus den Drohnenzellen entfernt (Versuch IV).

Entfernen mithin die Arbeiter, obwohl sie, wie die Versuche I—III gezeigt haben, weder befruchtete von unbefruchteten Eiern unterscheiden können, noch in ihrem Verhalten durch die Form der Zellen reguliert werden, in dem einen Fall (Versuch IV) den Inhalt der Drohnenwabens, in dem andern (Versuch III) nicht, so bleibt nur die Erklärung möglich, daß sie zu diesem verschiedenen Verhalten durch etwas drittes veranlaßt werden, was sie selbst den jeweiligen physiologischen Zuständen des Stockes entsprechend an oder in die Zellen gebracht haben. Was das für Qualitäten sind, die bewirken, daß die an sich ununterscheidbaren, in vollkommen identischen Zellen abgelegten Eier das eine Mal entfernt, das andre Mal weitergepflegt werden, ist eine Frage für sich. DICKEL hat sie durch seine Bespeichelungstheorie zu lösen gesucht, indem er dem Sekret der Speicheldrüsen, mit dem die Arbeiter die Zellen vor ihrer Belegung mit Eiern befeuchten sollen, eine je nach den verschiedenen Triebzuständen des Stockes verschiedene Beschaffenheit zuschrieb. Ob das zutrifft, ist für mich zunächst vollständig gleichgültig. Ich beschränke mich lediglich auf die vier vorgetragenen Versuche, aus denen sich, ihre Richtigkeit vorausgesetzt, mit unabweisbarer Logik ergibt:

1. Die Königin ist in ihrem Legegeschäft nicht unbedingt an die Zellensorte gebunden, da es sowohl gelingt, in Arbeiterzellen Drohnen, wie in Drohnenzellen Arbeiter zu erziehen.

2. Die regelrechte Pflege der verschiedenen Eier und Larven sowie ihre Ernährung mit dem chemisch richtig zusammengesetzten Futterbrei ist weder durch die Fähigkeit der Arbeiter, befruchtete von unbefruchteten Eiern unterscheiden zu können, noch durch die Form der Zellen, in denen die Eier liegen, bedingt, sondern durch etwas drittes, was die Arbeiter selbst den Zellen an- oder eingefügt haben müssen.

Damit fiel aber die DZIERZONSche Lehre; denn sie muß annehmen, daß sowohl die Tätigkeit der Königin, wie die der Arbeiter durch die Form der Zellen reguliert wird. Sonst würde es unbegreiflich sein, warum normalerweise aus Drohnenzellen stets nur Drohnen, aus Arbeiterzellen Arbeiter hervorgehen. Es bliebe vielmehr zur Erklärung dieser Erscheinung nur die Annahme DICKELS übrig, daß die Eier, welche die fehlerfreie, regelrecht begattete Mutter ablegt, alle einander gleichwertig, mithin sämtlich befruchtet sein müssen, und daß ihre geschlechtliche Differenzierung nach den drei Richtungen: Drohnen, Arbeiter, Königinnen die Folge der physiologischen Zustände ist, die jeweils in den Kolonien herrschen, d. h. dadurch herbeigeführt wird, daß die Arbeiter unter dem Einfluß dieser Zustände die mit Eiern zu besetzenden Zellen jeweils in bestimmter Art und Weise präparieren. — Die eben angeführten 4 Versuche DICKELS, die dies beweisen sollen, sind keineswegs neu, sondern zumeist bereits in den Jahren 1898/99 publiziert worden, also zu einer Zeit, wo DICKEL noch keinerlei Veranlassung hatte cum studio zu arbeiten, oder gar, wie ihm später vorgeworfen wurde, mit Fälschungen zu operieren. Die Versuche scheinen mir vielmehr aus einfachen Beobachtungen des praktischen Imkers hervorgegangen und erst, indem sie weiterhin zu der Bespeichelungstheorie Anlaß gaben, dem Verdammungsurteil, das jetzt fast einstimmig über die gesamte Lehre DICKELS ausgesprochen wird, mit anheimgefallen zu sein. Ich für meine Person halte die Bespeichelungstheorie DICKELS ebenfalls zunächst für noch nicht einwandfrei bewiesen, aber ich kann mich dem Vorgehen derer nicht anschließen, die deshalb alles, was DICKEL beobachtet hat, und damit auch die oben erwähnten 4 Versuche, in Bausch und Bogen verwerfen. Diese 4 Versuche schreien geradezu danach, nachgeprüft zu werden: dies ist aber meines Wissens von wissenschaftlicher Seite bisher nicht geschehen, und ich halte es daher für unzulässig, sie für falsch zu erklären, ehe dies durch eine Nachuntersuchung festgestellt ist.

Nun wird man mir entgegenhalten: nach den Ergebnissen PETRUNKEWITSCHS sei eine derartige Nachprüfung unnötig. PETRUNKEWITSCH habe festgestellt, daß die Drohnen aus unbefruchteten Eiern hervorgehen und demnach sei von selbst klar, daß DICKEL Unrecht haben müsse. Darauf ist zu antworten, daß der, der dies behauptet, die Tragweite der Untersuchungen PETRUNKEWITSCHS bedeutend überschätzt. Nach PETRUNKEWITSCH — ich schicke voraus, daß ich an der Richtigkeit seiner Untersuchungen nicht im geringsten zweifle — läßt sich weder im Drohnen- noch im Arbeiterei unmittelbar nach der Ablage irgend eine Spur des Spermiums nachweisen. Erst nach einiger Zeit, etwa eine Viertelstunde nach der Ablage, ist im Arbeiterei der Spermakern, an seiner Strahlung erkennbar, zu beobachten und copuliert alsdann mit dem Eikern, dessen durch die Richtungsteilungen auf 8 reduzierte Chromosomenzahl dadurch wieder zur Normalziffer 16 zurückkehrt. Anders im Drohneiei. Auch hier wird durch die beiden Richtungsteilungen die Zahl der Chromosomen im Eikern auf 8 herabgesetzt, auch hier besitzt der erste Furchungskern nachher 16 Chromosomen, aber es läßt sich nichts vom Spermakern, nichts von seiner Strahlung oder von einer Copulation mit dem Eikern wahrnehmen, ein negatives Merkmal, an dem die Drohneieier leicht und sicher zu erkennen sind. Wie die Normalziffer 16 der Chromosomen im Furchungskern hier erreicht wird, hat PETRUNKEWITSCH nicht eruieren können. Er konnte nur feststellen, daß sie sicher nicht durch nachträgliche Verschmelzung des Eikerns mit dem zweiten Richtungskörper, wie dies BRAUER für *Artemia salina* beschrieben hat, zustande kommt. Er greift daher zu der Vermutung, daß sich die Chromosomenzahl im Eikern nach Ablauf der Richtungsteilungen durch eine nachträgliche Längsspaltung verdoppele.

Diese Ergebnisse PETRUNKEWITSCHS können in verschiedener Weise gedeutet werden. Sie können von den Anhängern der DZIERZONschen Lehre in ihrem Sinne verwertet werden, aber einen exakten Beweis für sie erbringen sie nicht, wie ich in voller Übereinstimmung mit BETHE betonen möchte. Wenn wir — wie ich das auch in meiner Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der Rhabdocölen ausgeführt habe — in dem gewöhnlich schlechtweg als »Befruchtung« bezeichneten Prozeß streng morphologisch zwei Vorgänge unterscheiden, den Vorgang der Besamung, d. h. das Eindringen des Spermiums in das Ei und den Vorgang der Befruchtung im engeren Sinne, d. h. die an den beiden Vorkernen sich abspielenden Geschehnisse, und alsdann die Befunde PETRUNKEWITSCHS beurteilen, so hat dieser lediglich gezeigt, daß sich im Arbeiterei der Bienen die Befruchtung im engeren Sinne nach dem typischen und

von den Eiern zahlreicher anderer Tiere her bekannten Bilde der Copulation beider Vorkerne vollzieht. Was dagegen die Besamung betrifft, die doch für die Arbeiter Eier nicht im geringsten bezweifelt werden kann, so hat er diesen Vorgang weder für die Arbeiter-, noch für die Drohneneier feststellen können; es ist daher sehr wohl möglich, daß auch im Drohnenei eine Besamung stattfindet, daß aber die Periode, während welcher das Spermium, bzw. der aus ihm hervorgehende Spermakern für uns — bei den bisher angewandten Untersuchungsmethoden — unsichtbar erscheint, hier nicht bloß, wie im Arbeiterei, von kurzer sondern von langer Dauer ist, und daß sich während dieser Zeit im Ei uns bis jetzt noch unbekannt Vorgänge vollziehen, über deren Wesen Vermutungen aufzustellen, zunächst gar keinen Zweck hat, deren Erfolg aber u. a. darin erblickt werden könnte, daß auch hier, wie in den sicher befruchteten Arbeitereiern, die durch die zweite Richtungsteilung auf 8 halbierte Chromosomenzahl schließlich wieder ihre Normalziffer 16 erreicht.

Ich gebe gern zu, daß die soeben vorgetragene Auffassung auf den ersten Blick weniger einleuchtend erscheint, als die Deutung, die die Dzierzonianer den Befunden PETRUNKEWITSCHS geben. Sie beweist aber, daß die Freiburger Eiuntersuchungen in der Frage, ob die Drohneneier von der Königin wirklich unbefruchtet abgelegt werden, noch in keiner Weise das letzte Wort gesprochen haben. Ich habe bis jetzt die ersten zwei der geschilderten Versuche DICKELS mit verschiedenen Modifikationen nachgeprüft und ihre Richtigkeit bestätigen können. Leider bin ich nicht damit fertig geworden, wie ursprünglich beabsichtigt, auch die Nachprüfung der beiden andern Versuche schon bis zum heutigen Tage abzuschließen, und ich bin daher nicht in der Lage, Ihnen schon jetzt mit Bestimmtheit erklären zu können, ob DICKEL oder DZIERZON Recht hat. Trotzdem aber habe ich es für meine Pflicht gehalten, zu zeigen, daß keineswegs, wie der Herr Vortragende behauptet, der heutige Stand der Wissenschaft zur Annahme der DZIERZONschen Theorie nötigt, sondern daß die Lehre von der parthenogenetischen Entwicklung der Drohneneier solange noch als unbewiesen und zweifelhaft zu gelten hat, bis erneute biologische und histologische Untersuchungen hier Klarheit geschaffen haben.

Herr Prof. R. HERTWIG (München):

Bei der normalen Befruchtung der Metazoen kommen zwei verschiedene Vorgänge in Betracht, die durch Einführung des Centrosoma bedingte Entwicklungserregung des Eies und die in der Copulation der Kerne sich ausdrückende Amphimixis. Beide Herren Vorredner legen beim Entscheid der Frage, ob man ein Ei für

befruchtet oder unbefruchtet halten soll, das Hauptgewicht auf die Entwicklungserregung. Der jetzige Stand der Befruchtungsfrage führt dagegen zur Auffassung, daß das Wesentliche in der Amphimixis gegeben ist. Bieneier müssen so lange als unbefruchtet gelten, als die Vereinigung von Ei- und Samenkern nicht erwiesen ist.

Was nun weiter die Experimente anlangt, welche die Dzierzonsche Lehre widerlegen sollen, so kann ich denselben keine Beweiskraft beimessen. Daß eine befruchtete Bienenkönigin, welche auf Drohnenwaben gesetzt wird, schließlich auch befruchtete Eier, Arbeitereier, absetzt, ist nicht wunderbar; es ist sogar von vornherein zu erwarten, daß in einer solchen Zwangslage die normalen Reflexe oder Instinkte versagen. Übrigens muß man bei wissenschaftlicher Bewertung von Bienenexperimenten in Rechnung ziehen, daß man äußerst komplizierten Vorgängen gegenübersteht, deren einzelne Faktoren sehr unvollkommen bekannt sind.

Herr Dr. BRESSLAU entgegnet hierauf:

Ich habe nicht, wie Herr Prof. HERTWIG meint, die von ihm abgelehnte Auffassung der Befruchtung im Auge, es ist vielmehr für meine Ansicht ganz gleichgültig, wie man sich die Bedeutung des Befruchtungsvorganges vorstellt. Dagegen unterscheide ich zwischen dem Vorgang der Besamung und dem der Befruchtung im engeren Sinne, mit Rücksicht auf die Frage, ob die Königin über das Geschlecht ihrer Nachkommen entscheidet, wie Dzierzon behauptet, oder ob dies Sache der Arbeiter ist, wie Dickel will.

Herr Prof. ZIEGLER:

Das histologische Ergebnis, wie es Petrunkewitsch erreicht hat, steht ganz außer Zweifel und könnte nur auf Grund ebenso gründlicher histologischer Untersuchungen bestritten werden. Wollte man dieses Resultat durch biologische Versuche widerlegen, so müßten letztere eine sehr große Beweiskraft haben; was aber früher Dickel und jetzt Dr. Bresslau an biologischen Tatsachen beigebracht haben, das kann keineswegs als ein unbestreitbarer Beweis gelten. Besonders möchte ich mich auch dagegen wenden, daß man den längst feststehenden Begriff der Befruchtung umdeuten will, wie dies Bethe versucht hat, um für die Dickelsche Theorie einen Schein von Berechtigung zu retten.

Herr Dr. BRESSLAU:

Meine Auffassung ist, wie ich nochmals betonen möchte, die, daß die Petrunkewitschschen Ergebnisse nicht imstande sind, die parthenogenetische Entwicklung der Drohneier mit Sicherheit zu beweisen. Vielmehr müssen wir, wenn die biologischen Untersuchungen

zu der Annahme zwingen, daß die Bieneneier (Arbeiter- wie Drohneneier) alle besamt sind, zu der Deutung greifen, die ich vorhin von ihnen entwickelt habe. Es ist das auch gar nicht so absonderlich, wie es anfangs klingen mag. Es ist ja selbstverständlich, daß in einem Moment der Entwicklung die geschlechtliche Differenzierung der Eier sichtbar wird: wir würden dann bei den Bienen die Erscheinung haben, daß die geschlechtliche Differenzierung schon außerordentlich früh, unmittelbar nach der Eiablage, erkennbar wird.

Herr Dr. VON BUTTEL:

Die Äußerung des Herrn Kollegen BRESSLAU ist nicht richtig, daß die DICKELschen Experimente noch gar nicht geprüft worden seien. Ein großer Teil der Experimente mit Völkern auf Drohnenbau, auf die DICKEL so großes Gewicht legt, sind im wesentlichen vor DICKEL gemacht, sind daher längst bekannt, ihre Ergebnisse vereinigen sich vollkommen mit der DZIERZONschen Theorie. Im übrigen kann ich mich hierüber nur den Äußerungen der Herren Prof. HERTWIG und Prof. ZIEGLER anschließen.

Bezüglich der Äußerung HERTWIGS über das Wesentliche der Befruchtung darf ich wohl bemerken, daß ich besonders betonte, daß »der Zweck der Befruchtung« die Vereinigung der Geschlechtskerne (die Amphimixis) sei. Ich glaube, daß sich in der von mir gegebenen Darstellung die Ansichten BOVERIS und HERTWIGS wohl vereinigen lassen.

Herr Prof. F. E. SCHULZE fragt Herrn Dr. BRESSLAU, woher denn das vorausgesetzte Spermium in den Eiern unbefruchteter Bienenweibchen kommen solle?

Herr Dr. BRESSLAU:

Die Tatsache, daß aus sicher unbefruchteten Bieneneiern nur Drohnen hervorgehen, hat allerdings⁴ den unmittelbaren Anstoß zur Aufstellung der DZIERZONschen Lehre gegeben. Es folgt aber daraus nicht, daß auch die Umkehrung des Satzes richtig ist, daß nun alle Drohnen aus parthenogenetischen Eiern hervorgehen. Dazu kommt, daß DICKEL zwischen echten, aus normal abgelegten Drohneneiern sich entwickelnden und falschen, aus sicher unbefruchteten Eiern hervorgehenden Drohnen unterscheidet und morphologische Unterschiede zwischen ihnen festgestellt haben will, vor allem aber, daß PETRUNKEWITSCH bei seinen sorgfältigen Untersuchungen auch Unterschiede in der Chromosomenzahl bei sicher unbefruchteten und bei normal abgelegten Drohneneiern hat

⁴ S. die Anmerkung ² zu meiner ersten Diskussionsäußerung.

feststellen können, Unterschiede, die er sich nicht erklären konnte und die auch bei Annahme der DZIERZONSCHEN Lehre nicht verständlich sind.

Herr Dr. VON BUTTEL:

Da Herr Dr. BRESSLAU eine vorher schriftlich ausgearbeitete »Diskussion« verlesen hat, deren Widerlegung eine zu weitgehende Inanspruchnahme der Versammlung bedeutet hätte, sei es mir gestattet, hier in Kürze nachträglich noch einiges zu bemerken.

Aus dem »Versuche I« (S. 67) kann nicht der Schluß gezogen werden, »daß die Form der Zellen an sich kein ausschlaggebender Faktor bei der Fortpflanzung der Bienen ist«. Wie schon HERTWIG in der Diskussion betonte, liegen hier Zwangsverhältnisse vor, aus denen nicht auf die normalen Verhältnisse geschlossen werden kann. Wäre Herr Dr. BRESSLAU mit der Biologie der Bienen oder auch nur mit der einschlägigen Literatur vertraut, würde er weniger Gewicht auf dieses, wie schon erwähnt, längst vor DICKEL bekannte Experiment legen, denn man kann aus demselben mit viel größerer Sicherheit einen Schluß ziehen, der das Gegenteil beweist, von dem, was durch dieses Experiment bewiesen werden soll. Setzt man ein Volk mit befruchteter, eierlegender Königin auf Waben mit Arbeiterzellen, so beginnt die Königin nach wenigen Stunden mit der Eiablage, setzt man dagegen ein solches Volk auf Waben mit nur Drohnenzellen, wie es »Versuch I« verlangt, so zögert die Königin mit der Eiablage fast immer mehrere Tage! Es geht hieraus hervor, daß die Form der Zellen sehr wohl einer Beachtung unterliegt. Brächte die Königin nur befruchtete Eier hervor, hätten wir es also nur mit einer Eigattung zu tun, so wäre dieses Zögern seitens der Königin unverständlich und zwecklos, zumal die eigentlichen Volksinstinkte nicht bei der Königin ruhen⁵. Dieses Zögern der Königin auf reinem Drohnenbau ist eine bekannte Tatsache und ich habe mehrfach darauf hingewiesen⁶. Bei der Beschreibung der DICKELSCHEN Experimente wird diese auffällige Tatsache aber nie erwähnt.

Der »Versuch II« beweist nichts, da die Bienen unter gewissen Umständen nicht den Instinkt zu besitzen scheinen — selbst unter sonst normalen Verhältnissen — Eier und Larven aus den Zellen zu entfernen, auch dort, wo die hier zur Frage stehenden Verhältnisse keine Rolle spielen, wie z. B. bei der Drohnenschlacht. Damit dürfte auch

⁵ Vgl. BUTTEL-REEPEN, Die stammesgeschichtl. Entstehung des Bienenstaates. 1903. Leipzig.

⁶ Die Parthenogenesis bei der Honigbiene. Natur und Schule. I. Bd. 4. Heft. 1902.

Versuch III seine Beweiskraft verlieren. Es ist nun ganz außerordentlich schwierig zu beurteilen, was gegen die »normalen Verhältnisse« verstößt und was nicht, hierzu gehört langjährige Erfahrung. Es spielen bei dieser Frage die Witterungs- und Futterverhältnisse eine große Rolle, ferner die Volksstärke (ob z. B. die eingehängte Wabe bei dem geforderten »kleinen, schwachen Volk« auch belagert werden kann oder nicht und wohin diese Wabe gehängt wird, ob mitten in das Brutnest oder an den Schluß usw.), weiterhin die Brutverhältnisse und wesentlich auch die Rassenfrage. Angenommen, die Arbeiterinnen hätten den Instinkt Eier und Larven aus den Zellen zu entfernen⁷, so würden sich Völker der deutschen Biene unter genau denselben Verhältnissen ganz anders verhalten als Völker der Krainer Rasse oder der Heidebiene oder gar Völker der *Apis fasciata*. Diese letzteren drei sind sehr drohnenbrütig, würden also Drohnen pflegen unter Verhältnissen, die bei der schwarmfaulen ergo nicht so drohnensüchtigen deutschen Biene zur Nichtaufzucht von Drohnen bzw. zur Drohnenschlacht usw. führen würden. Da nun wohl kein einziger Bienenstand in Deutschland noch reine Rasse aufweist, so kann auch »Versuch IV«, wie auch aus alle den andern angedeuteten Verhältnissen ersichtlich sein dürfte, eine einwandfreie, beweiskräftige Rolle nicht spielen, da eben die Drohnenbrut nicht jedesmal entfernt wird, auch unter sogenannten sonst »normalen Verhältnissen«. Die Kenner der Biologie wie auch die besonnene Kritik (vgl. die Äußerung HERTWIGS) haben daher die Beweiskraft dieser Experimente abgelehnt. Wenn Herr Dr. BRESSLAU meint, daß »diese Versuche danach schreien nachgeprüft zu werden«, so wäre es wohl richtiger gewesen erst eine gründliche Prüfung vorzunehmen, zumal bei der vielfach betonten und nachgewiesenen Unzuverlässigkeit seines Gewährsmannes, als hier (— ohne einen wirklich wissenschaftlichen Beweis herbeibringen zu können —) die Behauptung aufzustellen, der »Stand der Wissenschaft« würde durch solche oberflächlichen Angaben modifiziert.

BRESSLAU betont die Unterschiede in der Chromosomenzahl bei Arbeiterdrohneneiern und Königindrohneneiern. PETRUNKEWITSCH legt aber, wie ich schon vor einiger Zeit ausführte, sehr wenig Gewicht auf diese bei drei ! Eiern gefundenen Abweichungen, um so

⁷ Dieser Instinkt ist bekanntlich vorhanden, tritt aber auch dort in die Erscheinung, wo er nach unsrer menschlichen Beurteilung normalerweise nicht in Aktion treten sollte, z. B. bei der Wiederbeweisung lange weisellos gewesener Völker durch Zugabe von einer mit Eiern bestifteten Wabe. Hier werden die Eier oft immer wieder entfernt, obgleich in der Annahme die Rettung des Volkes läge. Ich kann mich hier nur auf diese kurze Andeutung beschränken.

weniger als andre Arbeiterdrohneneier keine Unterschiede in der Chromosomenzahl aufwiesen.

Gelingt es Herrn Dr. BRESSLAU wirkliche wissenschaftliche Beweise herbeizubringen, daß die Drohneneier im normalen Volk stets befruchtet werden, daß also die DZIERZONSche Theorie, welche das Gegenteil behauptet, unrichtig ist, so werden wir einen großen und bedeutsamen Schritt vorwärts gemacht haben, bis dahin kann aber nur das von mir Ausgeführte gelten. Daß die Möglichkeit (bei großer Unwahrscheinlichkeit) vorliegt, daß auch unter besonderen uns noch unbekanntem Bedingungen aus unbefruchteten Eiern vielleicht Arbeiterinnen bzw. weibliche Wesen (und vice versa) hervorgehen können, wird nicht bestritten (vgl. die CAMERON-WEISMANNsche Theorie⁸), aber unter den normalen Verhältnissen sehen wir im Bienenstaat diese Möglichkeit nach dem heutigen Stande der Wissenschaft allem Anschein nach nicht verwirklicht.

Hierauf folgt der **Vortrag** des Herrn Prof. SIMROTH (Leipzig):

Über den Ursprung der Echinodermen.

Die bisherigen Theorien über die Phylogenie der Stachelhäuter mußte meines Erachtens deshalb mehr oder weniger phantastisch ausfallen, weil für eine genauere Beurteilung des Problems in den Erfahrungstatsachen noch keine hinreichende Unterlage geschaffen war. Das scheint mir jetzt plötzlich anders geworden durch die Entdeckung des *Myxostoma asteriae* MAR., das als Entoparasit in einem abyssicolen Seestern des Mittelmeers lebt, und seine genaue anatomische Bearbeitung von seiten des Herrn Dr. VON STUMMER-TRAUNFELS¹. Ein günstiger Zufall wollte, daß meine augenblicklichen Bestrebungen auf verwandte Gebiete gerichtet waren, so daß sich aus der Kombination der beiderseitigen Arbeiten die nachfolgenden Schlüsse leicht, fast wie von selbst ergaben. Sie gestatten, wie ich glaube, die Herleitung der Echinodermen in den meisten Punkten bis zu großer Ausführlichkeit im einzelnen zu versuchen. Ich betrachte das *Myxostoma asteriae* unter allen Organismen als dasjenige, welches der Urform der Echinodermen am nächsten stand. Auf das scheinbare Paradoxon, wie ein Tier von seinen Schmarotzern abstammen könne, komme ich

⁸ Auch HENSEN hat hierauf bereits 1893 hingewiesen. (Bienenw. Zentralbl. Nr. 23—24.)

¹ Dr. RUDOLF RITTER VON STUMMER-TRAUNFELS, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Myxostomen. Zeitschr. f. wiss. Zool., LXXV. 1903.

nachher zurück. Zunächst sei aus der Beschreibung des *Myzostoma* hervorgehoben, was mir für die verwandtschaftlichen Beziehungen wichtig zu sein scheint. Das ist aber beinahe alles. Fast nur untergeordnete Organe, Hautdrüsen, Speicheldrüsen und dergleichen, können unberücksichtigt bleiben.

A. *Myzostoma asteriae* Mar.

a) Das Äußere.

Das *Myzostoma* stellt eine abgeflachte, etwas in die Breite gezogene Scheibe dar (Fig. 1). An der Unterseite erblickt man den

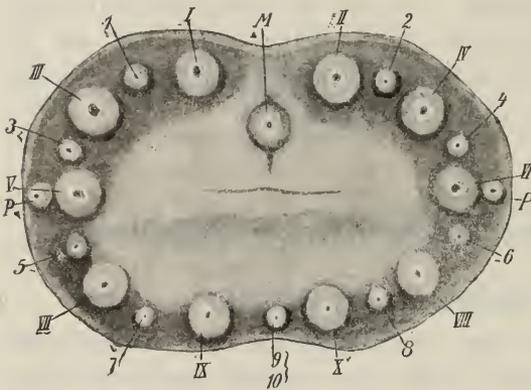


Fig. 1. *Myzostoma asteriae* MAR. M Mund. P Penis, bez. männliche Geschlechtsöffnung. Die römischen Ziffern bezeichnen die Hakensäcke oder Parapodien, die arabischen bedeuten die eingestülpten Sinnesknospen oder Seitenorgane. Nach v. STUMMER.

Mund etwas vor der Mitte. Rings am Rande, ungefähr gleichmäßig radiär verteilt, liegen 10 sogenannte Parapodien; ich verwende die in der Zoologie üblichen Bezeichnungen, wiewohl sie eine theoretische Voreingenommenheit ausschließen und in unserm Falle auf die präsumptive Annelidennatur des Schmarotzers gegründet sind. Zwischen den Parapodien liegen 9 sogenannte Seitenorgane, so zwar, daß die Stelle zwischen den beiden Parapodien vor dem Munde frei bleibt. Das entgegengesetzte Organ, also am Hinterende, denkt sich STUMMER ebenfalls in Anlehnung an die Annelidentheorie aus zweien verschmolzen, er bezeichnet es als 9 + 10, wiewohl in der Struktur kein Anhalt gegeben ist. Ich komme darauf zurück.

Rechts und links liegt noch neben den beiden äußersten Parapodien, in Symmetriestellung je eine männliche Geschlechtsöffnung.

Die Oberseite zeigt in der Medianlinie hinter der Mitte nur einen Porus, den After, beziehungsweise die Kloakenöffnung (Fig. 2). Übrigens werden auch Parapodien und Seitenorgane durch feine Öffnungen markiert, bei den Parapodien sind es die Öffnungen der Hakensäcke, während die Seitenorgane eingestülpte Sinnesknospen sind, die nach anderweitigen Beobachtungen auch ausgestülpt werden können (Fig. 2 und 3).

Mund etwas vor der Mitte. Rings am Rande, ungefähr gleichmäßig radiär verteilt, liegen 10 sogenannte Parapodien; ich verwende die in der Zoologie üblichen Bezeichnungen, wiewohl sie eine theoretische Voreingenommenheit ausschließen und in unserm Falle auf die präsumptive Annelidennatur des Schmarotzers gegründet sind. Zwischen den Parapodien liegen 9 sogenannte Seitenorgane, so zwar, daß die Stelle

b) Wesentliche Beziehungen der inneren Organe.

1. Der Darm. Auf den Mund folgt ein dickwandiger, ausstülpbarer Pharynx (Fig. 2). Er geht in einen Magen über, der sich zu

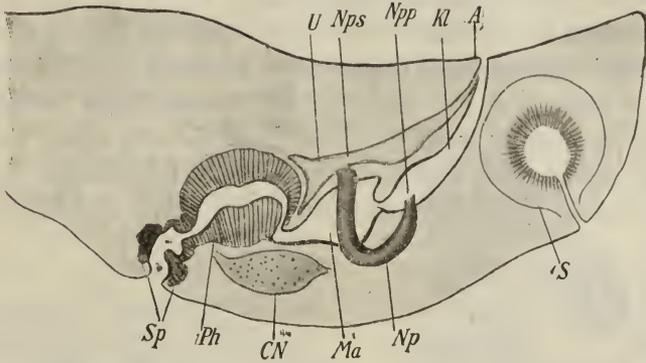


Fig. 2. Medianer Längsschnitt durch *Myxostoma asteriae*, mit eingezeichnetem linken Nephridium. Das Vorderende ist weggelassen. A After. CN Bauchmark. Kl Kloake. Ma Magendarm. Np Nephridium. Npp dessen Mündung in die Kloake. Nps dessen proximaler Anfang. Ph Pharynx. S Sinnesorgan. Sp Speicheldrüsen. Nach v. STUMMER.

einem Enddarm verengt, der im vorliegenden Falle als Kloake zu betrachten ist, denn er nimmt sowohl median den weiblichen Porus, die Öffnung des Uterus auf, wie auch von beiden Seiten in ihn je ein Nephridium mündet, d. h. ein derber, kurzer, gebogener Schlauch, dessen proximales Ende, das Nephrostom, in der Leibeshöhle liegt. Die angegebenen Darmabschnitte liegen in der Medianebene hintereinander zwischen Mund und After. Vom Magen aus gehen nun, in zwei Ebenen übereinander, nach beiden Seiten Darmäste aus, die sich weiter strahlig verzweigen und mit zahlreichen Blindsäcken peripherisch zwischen Parapodien und Seitenorganen enden (Fig. 3, 4, 5).

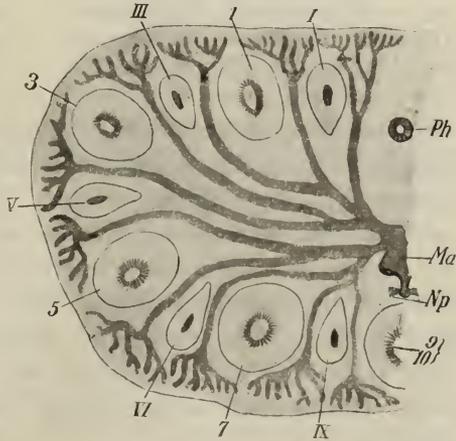


Fig. 3. Linke Hälfte von *Myxostoma asteriae*; die verzweigten Darmäste sind in eine Ebene projiziert. Ma Magen. Ph Pharynx. Np Nephridien. I-IX Hakensäcke. I-10 Sinnesorgane. Nach v. STUMMER.

2. Die Geschlechtsorgane. Die Geschlechtswerkzeuge bestehen aus einem System zusammenhängender Schläuche, welche den ganzen Leib ober- und unterhalb der Darmäste durchziehen. Man darf wohl auf den hermaphroditischen Charakter mehr Wert legen, als auf die räumliche Sonderung der Produkte, wobei die männlichen Stoffe mehr in der verzweigten Leibeshöhle unter dem Darm, die weiblichen mehr über dem Darm angebracht sind. Für die Erzeugung der Eier kommen zwei symmetrische Stellen, wie es scheint, in Betracht, oben rechts und links (Fig. 5). Da aber das Sperma ohne besondere Lokalisierung erzeugt zu werden scheint, liegt es wohl nahe, die Gonade sich mehr diffus auf die ganze verzweigte Leibeshöhle verteilt zu denken, als daß dieser Zusammenhang erst durch nachträglichen Zu-

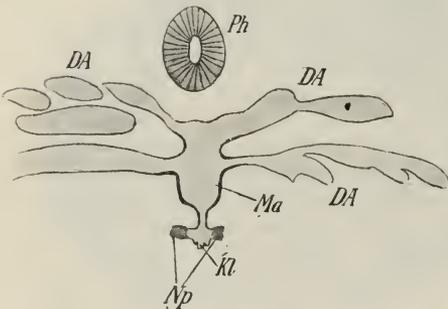


Fig. 4. Darmteile von *Myxostoma asteriae*, aus einem Schnitt. DA Darmäste. Kl Kloake. Ma Magen. Np Nephridium. Ph Pharynx. Nach v. STUMMER.

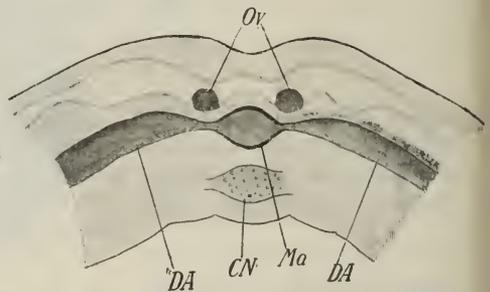


Fig. 5. Aus einem senkrechten Schnitt durch *Myxostoma asteriae*. CN Zentralnervensystem. Da Darmäste. Ma Magen. Ov Ovarien. Nach v. STUMMER.

sammenfluß entstanden wäre, wenigstens liegt für die Annahme eines derartigen Vorgangs nicht der geringste Anlaß vor. Das verzweigte System hat drei Öffnungen nach außen, die oben gekennzeichnet wurden. Die beiden seitlichen dienen den männlichen, die mittlere in der Kloake den weiblichen Produkten. Die beiden Penes sind, trotzdem sie von Sperma strotzen, nicht mehr funktionsfähig, was aus ihrer rudimentären Muskulatur hervorgeht, es findet also schwerlich noch Begattung statt, vielmehr wird der Same vermutlich frei entleert. Durch den Uterus scheinen allein die Eier in die Kloake einzutreten.

Von Bedeutung dürfte die Beziehung der oberen radiären Genitalschläuche zu den Darmästen sein. Sie ziehen nämlich gerade über ihnen nach außen, und zwar scheint ein direkter nutritiver Austausch stattzufinden, denn diese Darmschläuche zeigen in ihrer oberen Hälfte, die den Genitalschläuchen zugewendet ist, ein besonderes braunes Epithel, auf das ich unten zurückkomme.

Ebenso sollen die eigenartigen Zoospermien erst am Schluß Berücksichtigung finden.

3. Die Parapodien. Was man als Parapodien bezeichnet, sind nichts anderes als Hakensäcke, von denen jeder genau vier Haken enthält. Der erste Haken gabelt sich am Ende, die Zweige bilden eine Klammer, so bildet er eine Stütze, in welche sich der zweite Haken hineinlegt. Dieser ist am Ende zugespitzt und etwas gekrümmt, wie ebenso die beiden übrigen, etwas kleineren, die von STUMMER als Ersatzhaken bezeichnet, wieder unter hypothetischer Anticipation ihrer Funktion (Fig. 6). Die Klammer oder Stütze und der erste Haken bilden das eigentliche Greiforgan; eine reiche Muskulatur faßt an ihrer Basis an; andre Muskeln setzen sich an der Wand des Säckchens distal an, um das Öffnen zu besorgen.

Am Bau der Haken ist nun wesentlich, daß jedes dieser Kalkgebilde von einer einzigen Zelle erzeugt wird, ferner daß nach Entkalkung in der organischen Grundsubstanz eine Struktur zum Vorschein kommt, welche auf Cilien zurückweist, selbst mit Wimperwurzeln im Cytoplasma (Fig. 6 unten). Auflagerungen auf dem Haken, die ihm eine wulstige Oberfläche geben können (Fig. 6 rechts), kommen hier nicht in Betracht.

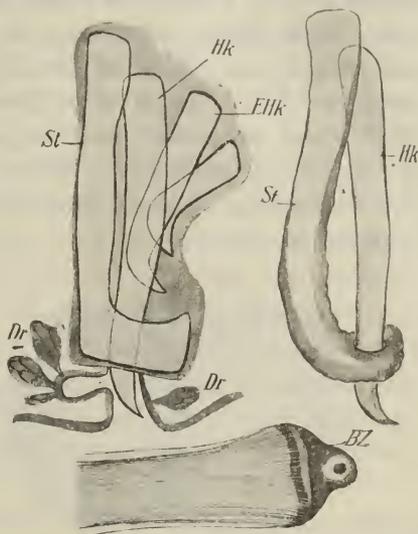


Fig. 6. Haken von *Myxostoma asteriae*. Links ein Hakensack. Rechts die beiden Hauptborsten daraus isoliert. Unten das Basalstück eines einzelnen Hakens. BZ Basalzelle. Dr Drüsen des Hakensackes. Ehk Ersatzhaken. Hk Haken. St Stützstab. Nach v. STUMMER.

EISTGS Nachweis, daß auch die Borsten der Capitelliden von je einer Zelle erzeugt werden, drängte sich da v. STUMMER gleich auf als Argument für die Annelidennatur der Myxostomiden. Doch erachte ich den Beweis für um so weniger bindend, als auch die Stacheln in der Haut der Amphineuren auf je eine Bildungszelle zurückgehen. Nebenbei mag hier gleich bemerkt werden, daß meiner Meinung nach alle diese kapillaren Hautgebilde aus derselben Wurzel sich herleiten (s. u.).

Viel wichtiger dürfte die konstante Vierzahl der Haken sein. Und da fällt ohne weiteres die gleiche Zahl von Zellen in der Entwicklungsgeschichte jener verschiedenen Tiere auf, bei denen man

zuerst in der Tierreihe eine scharfe Bilateralität während der Furchung beobachtet; es sind das die Polycladen unter den Turbellarien, die Anneliden und die Prosobranchien, Tiere, die sämtlich ein typisches Trochophorastadium durchmachen. Hier schalten sich aus den Mikromeren, d. h. den Blastomeren am animalen Pole, bald in scharfer Symmetriestellung Zellen aus, die zunächst sich nicht weiter teilen, während die übrigen in reger Weiterbildung begriffen sind, die sogenannten Primärtrochoblasten. Nachher jedoch zerlegen sie sich in je vier Zellen, welche die Grundlage des Trochs oder Velums bilden. Diese Geißelzellen scheinen später, wie jede funktionell bald in Anspruch genommene Zelle des larvalen Ectoderms, nicht weiter am Aufbau des Körpers sich zu beteiligen und keine Mitose mehr durchzumachen, sondern gewöhnlich abgestoßen zu werden.

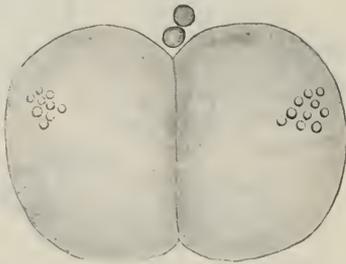


Fig. 7. Gefurchtes Ei von *Neritina fluviatilis* im Stadium von zwei Blastomeren. Oben die Richtungskörperchen. In den Blastomeren je eine Gruppe von Exkretkörnern. Frei nach BLOCHMANN.

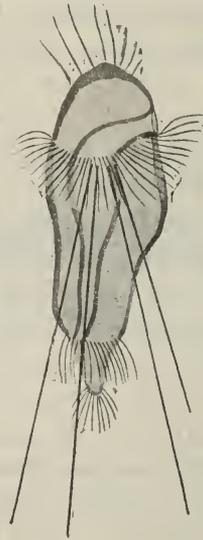


Fig. 8. *Myxostoma*-Larve von links. Aus KORSCHOLT und HEIDER.

Wie aber tierische Bewegung in erster Linie mit stickstoffhaltigen Abfallprodukten verbunden ist, so zeigen sich auch oft genug in den Zellen des Trochs oder Velums Exkretkörnchen; und bei den Gastropoden läßt sich deutlich verfolgen, wie Zellen im Velum oder unmittelbar daneben (Subvelarzellen) die Funktion der Urniere übernehmen, während umgekehrt Embryonen ohne das schwärmende Veligerstadium, dagegen mit stärkerer Bewegung der Kopfblase durch kontraktile, innere Mesodermzellen auch tiefer eingesenkte echte Urnieren aufweisen (also Vorderkiemer auf der einen, Lungenschnecken auf der andern Seite). Hier kommt nun eine alte Beobachtung, die BLOCHMANN am sich furchenden Ei von *Neritina* gemacht hat, zu Hilfe. Da lassen sich die Exkretkörnchen in bilateraler Anordnung bereits erkennen, wenn die Furchung erst bis zum Stadium von zwei Blasto-

meren gediehen ist (Fig. 7). Da liegt es nahe, die Larve von *Myxostoma* heranzuziehen, welche rechts und links im Velum vier lange Borsten trägt (Fig. 8), die naturgemäß als Schwebmittel gedeutet werden. Der ganze Zusammenhang dürfte also der sein: Im Velum oder Troch dienen je vier seitlich gelegene Wimperzellen zugleich als erste Exkretionsorgane, die sich mit stickstoffhaltigen Abfallprodukten beladen. Durch diese Abfallprodukte (bei denen man an die nahe Verwandtschaft der Harnsäure mit Conchin und Chitin zu denken hat), werden die Wimpern verklebt und zu Borsten; und es mag darauf hingewiesen werden, daß selbst die Wimpern im apicalen Schopf oder Scheitelorgan des Nemertinenpilidium nach BÜRGER zu einer starren Borste verkleben können. Sobald aber die Borsten an Stelle der Geißeln auftreten, sobald sie namentlich vom Mesoderm her Muskelfasern erhalten, wird durch diese Muskulatur sogleich verstärkte Stickstoffabscheidung bedingt, und die Ursache ist gegeben für die Verlängerung und Verstärkung der Borsten zu Stacheln, wie wir sie beim *Myxostoma* haben. Ohne behaupten zu wollen, daß die Borstenbildung ihre allererste Ursache in der Larvenentwicklung habe, die sie vielmehr erst wieder von einem früheren erwachsenen Stadium übernommen haben kann (s. u.), scheint mir doch der Zusammenhang klar genug; und die Vermehrung der Borstenbündel oder der Parapodien kann leicht auf die überzähligen Wimperkränze des *Myxostoma*, auf Meso- und Telotroch, bezogen werden.

Freilich bleibt bei dieser Ableitung, wie nicht geleugnet werden darf, eine Schwierigkeit bestehen, eine Schwierigkeit, die aber bei diesem Objekt nicht größer ist, als bei den gewohnten Homologierungen der Lehrbücher, die sich leicht genug darüber hinwegsetzen. Ich meine die Tatsache, daß wir in der Furchung der Trochophoriden zwar vier Primärtrochoblasten sehen, aber nur zwei Borstenbündel im Quadranten *A* und *C* nach der üblichen Nomenklatur der Embryologen. Man könnte annehmen, daß es sich nicht um die Primärtrochoblasten selbst handelt, sondern um Urnierenbildung im Velum rechts und links, eben in *A* und *C*. Dann würde die Vierzahl sich eben nicht auf die Trochoblastenabkömmlinge beschränken, sondern auch für die sekundär ins Velum einbezogenen Blastomere gelten. Doch sind diese Spekulationen so lange ohne Wert, als wir von den Embryologen keinen Aufschluß darüber haben, warum die meisten Anneliden, z. B. die Lumbriciden, in jedem Segment vier Parapodien haben, zwei Noto- und zwei Neuropodien, andre aber, wie die Naiden, nur zwei Borsten oder Borstenbündel, je eins auf jeder Seite. In letzterem Falle hätten wir es mit den Quadranten *A* und *C* zu tun, im ersten mit den vier Zwischenräumen zwischen

den vier Quadranten *A—D*. Diese Dinge sind künftig erst klar zu stellen.

Wohl aber scheint der Hinweis nicht ohne Wert, daß die Vierzahl in den Borstenbündeln auch sonst vorkommt, nämlich bei den pelagischen Larven der Brachiopoden; und eben jetzt in Tübingen stellt Herr RICHTERS einen minimalen in Moos lebenden Nematoden von den Kerguelen aus, der jederseits 12 lappenförmige, symmetrisch angeordnete Anhänge trägt, deren jeder durch vier Borsten gestützt wird.

B. Der Übergang vom Myzostoma zu den Echinodermen.

Die Echinodermen sind meiner Meinung nach dadurch aus den Myzostomen hervorgegangen, daß je ein Darmblindsack in eine Sinnesknospe hineinwucherte und sich mit dieser verband.

Das dürfte das ganze Geheimnis sein. Die Myzostomen sind Würmer, die in bezug auf den Darm den Tri- und Polycladen am nächsten stehen. Noch fehlt Blut und Kreislauf. Jeder Körperteil bezieht seine Nahrung unmittelbar aus dem Darm, indem ihm der Darm einen Ast zuschickt. Hier liegt die Magenfrage, so gut wie bei den Cölenteraten, die ich von Turbellarien glaubte ableiten zu sollen, noch in ihrer ganzen Nacktheit vor.

Der wesentlichste Unterschied zwischen Myzostomen und Dendrocölen ist nur der, daß jene dicker geworden sind, daher die Darmäste sich nicht auf eine Ebene beschränken, sondern in mehreren Schichten über und hintereinander liegen. Wir erhalten daher auch beim Echinoderm eine Reihe von Darmausstülpungen schräg übereinander, die sich nach der Cölomtheorie, nachdem sie neue Funktionen übernommen haben, vom Darm abschnüren und vollständig neue Organe oder Organsysteme bilden. Diesen Vorgang beobachten wir bei den Stachelhäutern in der Entwicklung direkt. Die unterste Ausstülpung wird zum Hydrocöl, die nächste zum Enterocöl. Es muß aber betont werden, daß nach BURY bei Echiniden und Ophiuriden nicht nur zwei solche Ausstülpungen sich bilden, sondern zwei Paar (vgl. KORSCHULT und HEIDER, Entwicklungsgeschichte). Daß der Vorgang noch weiter geht, ist leicht zu zeigen, worauf ich gleich zurückkomme.

Man kann die Verbindung des ersten Darmastes oder Hydrocöls mit einer Sinnesknospe zum Ambulacralfüßchen leicht beobachten an der vielzitierten Zeichnung einer Holothurienlarve von SELENKA (Fig. 9), und die Figur stimmt auch sonst mit der von *Myzostoma* überein, insofern als der Mund in beiden ungefähr die gleiche Lage auf der

Unterseite einnimmt. Der Hauptunterschied liegt im Enddarm, insofern als beim *Myxostoma* die Nephridien in die Kloake münden, bei der Holothurienlarve dagegen der einem Nephridium homologe Steinkanal getrennt vom After frei am Rücken sich öffnet. Dieser Unterschied dürfte leicht dadurch zu erklären sein, daß die Kloake als eine nachträgliche Bildung zu betrachten ist, bei der sich die Körperöffnungen, wohl zum Schutz (gegen Trocknis) weiter ins Innere zurückgezogen haben. Es liegen aber gute Gründe vor für die Annahme, daß die Holothurien sich in zwei getrennten Zweigen aus den Myxostomen entwickelt haben, aus solchen nämlich mit Kloake und aus solchen mit frei mündendem After (s. u.).

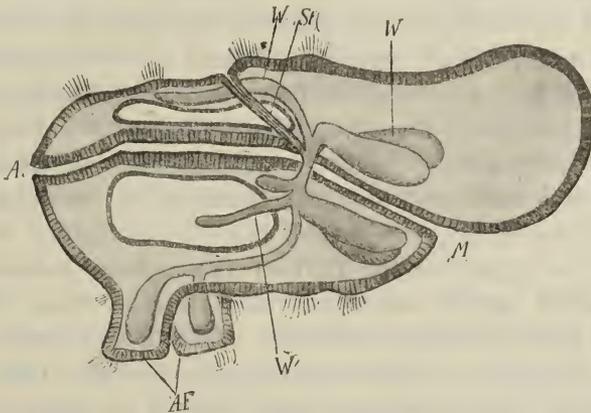


Fig. 9. Larve einer *Holothurie* (*Cucumaria*). A After. AF Ambulacralfüßchen. M Mund. St Steinkanal. W Wassergefäßsystem. Nach SELENKA.

Mir persönlich lag die Ableitung der Ambulacralfüßchen aus der Verbindung eines Darmastes mit einer Sinnesknospe besonders nahe, weil ich zu einem gleichen Schluß auf verwandtem Boden schon einmal gedrängt wurde, als ich die Ehre hatte, vor zwei Jahren vor der gleichen Versammlung »über das natürliche System der Erde« zu sprechen. Damals leitete ich die Rückenpapillen der Aeolidier ebenfalls aus einer Verbindung von Darmästen mit Sinnesknospen ab, indem ich auf die Janelliden zurückgriff. Widerspruch gegen diese Auffassung hat sich bis jetzt nicht erhoben.

Versuchen wir nunmehr, die einzelnen Körperorgane der Echinodermen auf die der Myxostomen zu beziehen!

a) Das Ambulacralsystem.

Wenn es zunächst nicht gelingen will, den Zusammenhang im einzelnen klar aufzudecken, so liegt das viel weniger an dem Phantastischen und Hypothetischen der vorliegenden Ableitungen, als an

der beklagenswerten Unvollständigkeit unsrer entwicklungsgeschichtlichen Erfahrungen. Die embryologischen Studien und Experimente an der Echinodermlarve beschränken sich fast durchweg auf das Studium der Larve bis zur Anlage des strahligen Echinoderms. Von da an sind wir auf allgemeine vergleichend anatomische Schlüsse angewiesen, die bisher nur unsicher genug sind. Wir wissen kaum etwas Genaueres über die komplizierte Verzweigung der Hauptambulacralgefäße; wir wissen nicht, wie die oft einfache, oft doppelte, oft mindestens vierfache Reihe der Ambulacralfüßchen daraus hervorgeht. Für die Ophiuren² habe ich vor einigen Jahrzehnten zeigen zu können geglaubt, daß die fortwachsende einfache Spitze intermittierend durch vorgelagertes Bildungsgewebe an der Armspitze im Vordringen gehemmt wird und daß jedesmal während einer solchen Stauungsperiode der im ganzen Gefäß wirksame Druck zu zwei seitlichen Ausstülpungen führt, d. h. zur Bildung von zwei Ambulacralfüßchen, wie ich denn ebenso die nachträgliche Schlingenbildung ihrer Wassergefäße auf mechanische Momente zurückführen zu müssen meinte. Bei Seesternen schienen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen. Noch wissen wir aber nicht, wie es sich etwa bei Echiniden verhält, und wie es bei den abgeplatteten Formen unter ihnen kommt, daß das Ambulacralfeld seitlich am Rande eine Unterbrechung erfährt. Sie kann wohl nur nachträglich eintreten. Wir wissen ferner nicht, ob wirklich das Hydrocöl immer nur einseitig sich vom Darm ausstülpt und nachträglich herumwächst, oder ob auch ein paariges Hydrocöl vorkommt. Denn man hat sich meines Wissens in der Untersuchung der Ontogenese immer nur auf fünfstrahlige Formen beschränkt. Die Annahme scheint mir nahe genug zu liegen, daß bei den vielarmigen Solasterarten die hohe Zahl sich aus einer symmetrischen, doppelten Hydrocölanlage herleitet (s. u.). So lange diese Unsicherheit aber besteht, wird man gezwungen sein, auf Erklärungen entweder zu verzichten oder zu Hypothesen zu greifen, welche die Tatsachen auf möglichst einfache Weise beleuchten.

Wesentlich scheint mir folgendes zu sein:

Der unterste, verzweigte Darmast der einen Seite, — wahrscheinlich bisweilen auch beide, — schiebt je einen seiner Blindschläuche in je eine Sinnesknospe. Diese wird, so weit sich nach dem vorhin erwähnten Verhalten der Ophiuren schließen läßt, zum endständigen Ambulacralfüßchen eines Armes; wie bei der Ophiure, ergeben sich die übrigen Füßchen desselben Armes als gleichartige Gebilde

² H. SIMROTH, Anatomie und Schizogonie der *Ophiactis virens* Sars. Zeitschr. f. wiss. Zool., XXVII. und XXVIII. 1877.

aus mechanischen Gründen. Die alten Blastoideen und Cystideen scheinen noch wenig solche Füßchen gehabt zu haben. Gleichzeitig aber drängen sich, wenn diese Darmverbindung mit einem Hautorgan eingetreten ist, auch die übrigen reichen Darmäste in die Haut, die sie vor sich hertreiben, und liefern die oft so stark verzweigten Tentakel, die schon in dieser ihrer Verzweigung an die büscheligen Darmstrahlen des *Myxostoma* erinnern.

Wie aber im *Myxostoma* das System der Seitenorgane und Parapodien am meisten den Eindruck radiärer Anordnung macht, so wächst auch das Ambulacralsystem, das sich als Hydrocöl vom Darm absehnürt, alsbald streng radiär, ohne sich irgendwie um die Orientierung des Darmes zu kümmern. Dabei kann es, je nach der Dicke und Wölbung des *Myxostoma*, verschieden weit gegen den oberen Pol vordringen. Es bleibt oft auf die Unterseite beschränkt, wie bei Crinoiden, Ophiuren, Asteriden, oder es erreicht den oberen Pol, wie bei Echiniden und Holothurien. Dabei hat man nicht nötig, solche fünfeckigen Seesternformen, wie *Culcita* oder *Asterina*, mühsam mit langstrahligen in Verbindung zu bringen, man hat sie einfach als Tiere zu betrachten, die der alten Myxostomastufe noch näher geliebt sind.

Die Entstehung der Ambulacralbläschen kann man sich ebenfalls aus den Blindästen der Darmstrahlen leicht verständlich machen. Man braucht sich nur vorzustellen, daß nach innen von dem Cöcum, welches in die Sinnesknospe eindringt, ein andres, benachbartes Cöcum liegt. Dann wird die Retraktion und Einstülpung der Sinnesknospe oder des Ambulacralfüßchens auf das andre Darmcöcum einen Druck ausüben und es dadurch zur Kontraktion reizen, und der Anfang zum Ambulacralbläschen ist gegeben.

Weiter auf Einzelheiten einzugehen, liegt kein Anlaß vor, solange wir von den Echinodermen nicht mehr wissen.

Wohl aber kann noch auf zwei Beziehungen zum Körperbau des *Myxostoma* hingewiesen werden. Bei den dendrochiroten Holothurien sind die über oder vor dem Munde gelegenen Tentakel kürzer als die übrigen, von denen sie die daran angesetzten Kleintiere als Nahrung abstreifen. Das dürfte der Stelle vor dem Mund bei *Myxostoma* entsprechen, die keine Sinnesknospe besitzt. Unter den Asteriden fällt sodann *Solaster endeca* auf, dessen Armzahl schwankt. Es sind bald acht, bald zehn, meist aber neun vorhanden. Da ist es wohl kein Zufall, daß gerade das *Myxostoma*, das in Asteriden schmarotzt, neun Sinnesknospen besitzt (s. o.). v. STUMMERS Vermutung, daß es sich um Verschmelzung zweier handelt, ist vielleicht ganz überflüssig.

b) Die festsitzenden Stachelhäuter.

In der brandenden Litoralzone des Meeres dürften, wie so unendlich viele Tiere, auch manche Echinodermen sessil geworden sein und zwar so, daß sie sich mit dem oberen Pol anhefteten, nicht wie SEMON sich dachte, mit einer Seite. Das sind in erster Linie natürlich die Crinoiden, in zweiter aber auch ein Seestern, *Astropecten*, dieser aber nur vorübergehend. Immerhin kann man aus dem Mangel des Afters wie aus der kegelförmigen stielartigen Verlängerung des Rückens den Schluß ziehen, daß er sich zeitweilig im Schlickgrunde befestigte.

Man hat aber jedenfalls noch weiter zu gehen und die Eigenart des *Myxostoma*, als eines noch frei lebenden, nicht schmarotzenden Tieres aus der Sesshaftigkeit in der Litoralzone abzuleiten. Das Prinzip LANGS, die strahligen Tiere aus solcher Lebensweise zu erklären, findet auch hier Anwendung, doch zunächst nicht in seinem Sinne für die Echinodermen, sondern für deren Vorläufer, die Myxostomiden. Man hat sich vorzustellen, daß deren Ahnen, Würmer mit metamer angeordneten Borstenbündeln, sich mit Hilfe der Borsten anklammerten und die breite, saugnapfartige Form annahmen.

Auch dafür fehlt die Parallele nicht. v. GRAFF³ hat einmal bei Triest ein Turbellar gefunden, das er seiner merkwürdigen, jedem Turbellariencharakter widersprechenden Ausstattung mit randständigen, hakenartigen Dornen wegen *Enantia spinifera* benannte (Fig. 10). Er denkt an Einrichtungen zur Wehr oder zur Bewältigung der Beute. Beides wird man sich schwer vorstellen können. Wohl aber liegt es nahe, die Haken im Umkreise des breiten, flachen Tieres als Klammerorgane zu deuten. Und wenn der Wurm jetzt etwas unterhalb der Litoralzone haust, so tritt hier die Pendulationstheorie ein, wonach während der letzten Polschwankung, d. h. während der Eiszeit, das Land aus dem Wasser auftauchte, die jetzt tieferen Stellen also in die Litoralzone rückten. Das Vorkommen paßt insofern noch besonders gut, als diese Verschiebung sich am Mittelmeer am stärksten in den nördlichen Zipfeln bemerkbar machen mußte, etwa dort, wo *Enantia* lebt.

Da ist nun der wesentliche Unterschied, daß bei *Enantia* die Dornen sich aus einem Drüsensekret bilden unter Zuhilfenahme der benachbarten Wimpern (Fig. 10 unten rechts). Bei *Myxostoma*

³ L. v. GRAFF, *Enantia spinifera*, der Repräsentant einer neuen Polycladen-Familie. Mitteilungen des naturwiss. Ver. für Steiermark 1889.

dagegen sind es je vier von je einer Zelle gebildete Haken. Die Differenz erklärt sich aus der Entwicklungsgeschichte: bei den Strudelwürmern haben wir oft noch die Entwicklung ohne strenge Bilateralität, und so vermutlich auch bei *Enantia*. *Myxostoma* dagegen folgt dem bilateralen Typus mit vier Makromeren, und damit haben wir die Primärtrochoblasten, die sich, noch ohne ersichtlichen Grund, in je vier Zellen zerlegen.

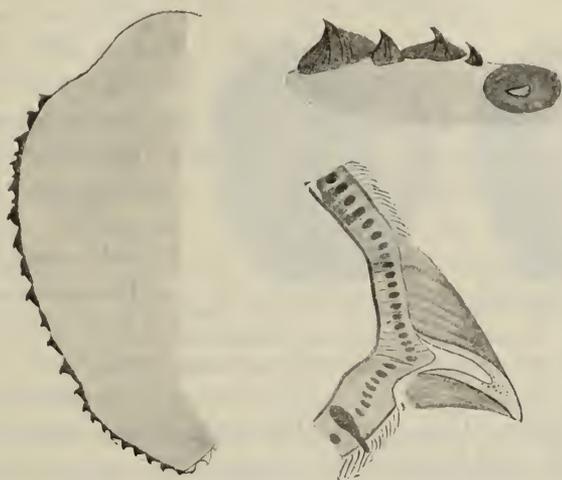


Fig. 10. *Enantia spinifera* v. GRAFF. Links die linke Hälfte des Tieres, wobei die Randdornen der Deutlichkeit wegen zu groß gehalten sind. Rechts oben einige vereinzelt Dornen. Rechts unten Hautschnitt, durch einen Dorn geführt.

Nach v. GRAFF.

c) Der Darm.

Nimmt man, wie es hier geschieht, die Ableitung vom *Myxostoma* an, dann fällt eine große Menge Schwierigkeiten, die sich bisher aus den Beziehungen regulärer und symmetrischer Formen ergaben, weg. Der Darm geht seinen eignen Weg, ohne Rücksicht auf die Radiärstellung des Ambulacralsystems. Er kann sich der Radiärstellung, mit geringer Verschiebung von Mund und After, leicht anschmiegen, wie bei allen Ophiuriden und Asteriden, er kann aber auch die ursprüngliche Lage der Körperöffnungen beibehalten. Bei den Spatangiden, *Toxaster* z. B. (Fig. 11), liegt noch der Mund auf der Unterseite, der After auf der Oberseite in gleicher Entfernung vom Vorder- und Hinterende, wie bei *Myxostoma*. Bei *Pourtalesia* (Fig. 12) liegt der Mund vorn, der After aber vor dem Hinterende in einer Rückeneinsenkung, an ganz ähnlicher Stelle wie

bei dem Wurm. Auch die Verschiebung der Öffnungen bei den Crinoideen erklärt sich jetzt ungezwungen.

Daß der Darm sich in verschiedener Weise verlängert, macht selbstverständlich keine theoretischen Schwierigkeiten. In der Ontogenese läßt sich's überall beobachten, bei alten Formen, wie *Chiton* und *Patella*, oft am meisten.

Das Prinzip der über und hintereinander liegenden Darmausstülpungen, das für *Myxostoma* charakteristisch ist und die Echinodermen daraus entstehen läßt, ist bei letzteren keineswegs zu

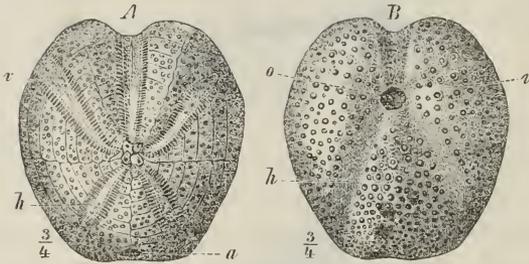


Fig. 11. *Toxaster complanatus* L. A von oben, B von unten. *r* vordere, *h* hintere Ambulacra. *a* After. *o* Mund. (Aus STEINMANN-DOEDERLEIN.)

Ende gekommen. Während die unterste Ausstülpung die Wassergefäße liefert, bilden sich oben noch neue:

Die Wasserlungen der Holothurien, und die zehn rectalen Blindschläuche

der Asteriden. Und es mag hier noch einmal darauf hingewiesen

werden, daß die Asteriden in erster Linie radiär geworden sind; am schärfsten im Darm, womit der Verlust des zentralen Afters beim sessilen *Astropecten* zusammenhängt, in der mutmaßlich vorkommenden Symmetrie und vollständigen Ausbildung der beiderseitigen unteren Darmäste beim *Solaster* und in den zehn Enddarmschläuchen.



Fig. 12. *Pourtalesia* von links. Der Mund liegt vorn, der After in der Rückeneinsenkung. Nach LEUNIS-LUDWIG.

Der Asteridendarm knüpft aber noch in einer andern Hinsicht an den von *Myxostoma* an. Wie dieses einen ausstülpbaren Pharynx hat nach Art der Turbellarien, so ist die überraschende Manier, wie Seesterne ihren »Magen« herauskrämpeln, um etwa eine Auster, die sie durch andauernden Zug ihrer Darmausstülpungen, bez. Saugfüßchen geöffnet haben, durch Verdauung außerhalb des Körpers auszunutzen, in ganz demselben Sinne zu deuten. Es handelt sich um den ausstülpbaren Pharynx. Der Magen und Darm der Seesterne ist so kurz geblieben wie beim *Myxostoma asteriae*.

Aber noch mehr. Allein die Seesterne haben in ihren Armen die radiären, oft als Lebern bezeichneten braunen Blindschläuche. Diese entsprechen scharf den oberen Magenschläuchen, während die unteren zum Wassergefäßsystem geworden sind. Was v. STUMMER von der Ausbildung des braunen Epithels in diesen Blindschläuchen unter den Genitalschläuchen festgestellt hat (s. o.), führt unmittelbar zu dieser Deutung.

d) Parapodien und Stacheln.

Einige Parallelen ergeben sich ganz von selbst.

Die Anker der Holothurien entsprechen der gegabelten Stütze des *Myxostoma*, zumal auch hier Einzelligkeit bewiesen ist.

Die Pedicellarien schließen sich an. Zweiarmlige Greiforgane dürften den beiden großen greifenden Haken, der Stütze und dem ersten Haken entstammen, unter Verlust der sog. Ersatzhaken; dreiarmige dagegen, bei denen die drei Arme durchaus gleich sind, dürften auf die drei Haken des *Myxostoma* zurückgehen, unter Vernachlässigung der Stütze.

Inwieweit die Platten und Stacheln des Echinodermenpanzers auf die einzelnen Elemente der Parapodien zu beziehen sind, läßt sich nicht scharf ausmachen, solange keine besseren Beobachtungen der Entwicklung vorliegen. Klar tritt die Parallele jedoch insofern hervor, als im Skelett diese Elemente scharf nach den Ambulacralfüßchen oder Sinnesknospen gegliedert sind.

e) Die Genitalorgane.

Die Geschlechtswerkzeuge der verschiedenen Echinodermenklassen zeigen so wenig Übereinstimmung, daß man leicht daraus gegründete Einwürfe gegen die Einheit des Typus herleiten könnte. Man würde es wohl versucht haben, wenn nicht das Ambulacralsystem so sehr zur Zusammenfassung gedrängt hätte.

Diese Schwierigkeit scheint durch die Beziehung auf das *Myxostoma* die allereinfachste Lösung zu finden. Dessen verzweigtes Genitalorgan birgt alle Elemente in sich, um daraus die der Stachelhäuter hervorgehen zu lassen, unter der einfachen Annahme, daß es ursprünglich durch und durch zwitterig war (s. o.).

Die einfache oder paarige Geschlechtstraube der Holothurien mit ihrer einfachen Öffnung dürfte auf den Uterus des *Myxostoma* mit den benachbarten Teilen zurückgehen, unter Verlust der übrigen Verzweigungen. Wo die Gonade selbst paarig ist mit einfachem Schlauch, da ist an die beiden Ovarien mit dem Uterus zu denken.

Bei allen übrigen ist dieser Ausführungsgang, wie es scheint, abortiv geworden, unter Benutzung und Vermehrung der beiden männlichen Pori, die schon beim *Myxostoma* nicht mehr als Penes fungieren, oder unter Gewinnung neuer Öffnungen.

Bei den Seeigeln haben die irregulären oft genug die Bilateralität gewahrt und zeigen vier Öffnungen, wobei die Gonaden nach Form und Lage, sowie nach der Lage der Pori auf die Ovarien zurückweisen. Bei durchgebildetem Radiärtypus erhalten wir entsprechend die Fünffzahl.

Ähnlich verhält sich's mit den Bursae der Ophiuren, die dann durch je eine oder zwei Spalten nach außen münden. Kein Mensch wird Bedenken tragen, den letzteren Numerus auf später gewonnene Durchbrüche zurückzuführen, eine Stütze mehr für die Annahme, daß das ganze Genitalsystem auch an andrer Stelle solche Durchbrüche erwerben kann.

Bei den Asteriden haben wir die büschelförmigen Gonaden, entsprechend den radiär verzweigten Schläuchen des *Myxostoma*. Die Beziehung dieser Schläuche zu den Lebern wurde oben erörtert. Wieder deckt sich die Ausbildung der beiderlei Organe. Eine taschenförmige Ausprägung der Gonaden würde hier der Deutung Schwierigkeiten machen, während verzweigte Genital- und Leberschläuche der Theorie nur zum Halt reichen können.

Bei den Crinoideen endlich ist die Beziehung zwischen Genital- und Darmschläuchen am innigsten geblieben. Erstere folgen den letzteren bis in die feinsten Verzweigungen, wo sie sich an den Pinnulae öffnen und von den Zeugungsstoffen befreien.

f) Einige weitere Organe.

Die Steinkanäle habe ich auf die Nephridien von *Myxostoma* bezogen. Beide bilden, zumal wenn man die Larve der Echinodermen ansieht, enge, derbwandige Schläuche (Fig. 9 u. 2). Für die wechselnden Zahlen werden ähnliche Gesetze gelten, wie bei den Genitalien. Wo nur ein Steinkanal vorhanden ist, dürfte der Partner durch das einseitige Hydrocöl unterdrückt sein. Von Interesse ist es, daß es Holothurien gibt, bei denen der Steinkanal nach außen, andre, bei denen er nach innen in die Leibeshöhle mündet. Das dürfte Myzostomen entsprechen ohne und solchen mit Kloakenbildungen (s. o.). Die weitere Ableitung ergibt sich dann von selbst.

Das Nervensystem macht anscheinend Schwierigkeiten. Die Myzostomen haben nach den Untersuchungen von v. GRAFF, NANSSEN, v. STUMMER einen Schlundring und ein strickleiterförmiges Bauchmark. Wer indes bedenkt, wie bei den Mollusken aus der Strick-

leiter der Chitonen, *Haliotis*, *Fissurella* usw. etwa der einfache Schlundring einer *Tethys* (s. *Aplysia*) hervorgeht, wird ohne Anstand über dieses scheinbare Hindernis hinweggehen.

Über Herz und Blutgefäße der Echinodermen sagt uns die Embryologie bisher so gut wie nichts, daher ich mich damit nicht aufzuhalten brauche.

Das Epithel verdient noch einige Beachtung. Nach v. STUMMER trägt die Körperwand von *Myxostoma* eine Cuticula, doch so, daß noch kein fester Zusammenhang besteht. Jede Zelle erscheint gewissermaßen noch mit ihrem Cuticularsaum isoliert. Wir haben meiner Meinung nach den ersten, relativ schwachen Einfluß des Landlebens vor uns (s. u.). Es dürfte wenig auf sich haben, daß der Saum sich wieder in Cilien auflöst. Er ist noch nicht gefestigt genug.

C. *Myxostoma* freilebend?

Das *Myxostoma asteriac* trägt kaum irgendwelche Merkmale der Rückbildung durch Parasitismus an sich. Die Theorie, welche von ihm die Echinodermen ableitet, würde an und für sich früheres Freileben zur Voraussetzung haben. Mir erscheint es leicht, bestimmtere Anhaltspunkte in dieser Richtung zu finden. Das eben geschilderte Epithel weist auf das Landleben zurück, mit noch größerer Sicherheit die einstülpbaren Sinnesknospen. Solche liegen meines Wissens in ähnlicher Vollkommenheit nur noch an einer Stelle vor, in den Fühlern der Stylomatophoren. Hier ist der Einfluß des Landlebens ganz unzweifelhaft. Über die Örtlichkeit werden wir belehrt durch die Klammerorgane und die breite, saugnapfartige Körperform. Sie weisen auf die Litoralzone zurück. Der Kalkgehalt, welcher die Echinodermen vom *Myxostoma* unterscheidet, weist auf tropische Meere. Man braucht nur an die Korallen zu denken, oder an die moderne Altersbestimmung der Fische nach den Jahresringen in den Otolithen und Schuppen, oder an die entsprechenden Jahresringe in den Schalen unsrer Najaden. Überall zeigt sich, daß der Kalk in der Wärme, sei es der geographischen Breite, sei es der Jahreszeiten, abgelagert wird.

Wir hätten also das *Myxostoma* in den oberen Stellen der Litoralzone zu suchen, in tropischen Meeren. Sollte es da noch vorkommen, so wäre es nach der Pendulationstheorie in den Schwingpolgebieten zu suchen, vermutlich am Ostpol, d. h. der malaiischen Inselwelt mit ihrer reichen Küstengliederung, wo noch fortwährend altertümliche Formen entdeckt werden.

Dieselbe Pendulationstheorie läßt das *Myxostoma* bei einer nach dem Äquator zu gerichteten Schwankung untergetaucht werden, woraus

die Echinodermen entstehen⁴. Sie entwickeln sich teils freilebend, wie die Spatangiden im Schlick, teils festsitzend in der Brandungszone. Es wurde oben darauf hingewiesen, daß zwei Formen sessil wurden, die Crinoiden und einzelne Seesterne.

Wenn nun nach der ersten Ausbildung des Echinodermenstammes (vielleicht in entgegengesetzter Schwingungsphase) die in der Litoralzone fortlebenden Myzostomiden weiterhin untergetaucht wurden, dann lag ihnen ein doppelter Weg offen: entweder lieferten sie fortgesetzt neue Echinodermen, was eine bisher vollkommen unsichere zeitlich polyphyletische Entstehung bedingen würde, wiewohl auch eine solche bereits erschlossen wurde von STEINMANN, oder sie suchten Schutz gegen die Wogen da, wo sie ihn naturgemäß fanden, bei ihren sessilen Nachkommen, d. h. bei Crinoiden oder bei Asteriden. Somit erscheint auch diese Beschränkung des Parasitismus auf bestimmte Echinodermen nichts weniger als zufällig.

Man mag für diesen Zusammenhang in erster Linie chemotaktische Erwägungen heranziehen. Das ist noch dunkel genug. Das Prinzip halte ich indes für zweifellos richtig. Wahrscheinlich wird der Parasitismus, von dieser Seite betrachtet, sich für weitere Aufschlüsse noch sehr fruchtbar erweisen. Vorläufig weise ich nur auf zwei Parallelen hin: die altertümliche *Myxine* schmarotzt nur in Fischen; parasitische Quallen, *Cunina* unter den Narcomedusen, leben nur in andern Medusen; ihre Altertümlichkeit erweisen sie durch ihre Bilateralität, die sich in ihren beiden soliden Tentakeln ausdrückt. Es würde zu weit führen, den Gedankengang an dieser Stelle weiter auszuspinnen, für Dicyemiden, zellparasitische Protisten usw.

Für die Myzostomiden kommt aber ein Punkt noch besonders in Betracht. Die Crinoidenschmarotzer sind Ectoparasiten und erwarben infolge dessen in ihrem Ectoderm neue Anpassungen, das *Myxostoma asteriae* lebt im Innern und hatte daher keine Veranlassung, von der ursprünglichen Form abzuweichen. Deshalb konnte die hier vorgetragene Theorie mit ihrer, wie ich hoffe, immerhin leidlich genauen Rechnung erst entstehen nach der Auffindung und soliden Beschreibung des *Myxostoma asteriae*.

⁴ Über den Ort dieser Umbildung läßt sich zunächst nichts Bestimmtes ausmachen. Die Wahrscheinlichkeit spricht dafür, daß sie unter dem Schwingungskreis, also etwa bei uns, statt hatte, weil hier der Ausschlag und damit der Anlaß am ausgiebigsten ist. Dafür spricht u. a. das Auftreten von *Palaeopneustes* (s. u.). Die Schwingpolgebiete sind weniger Gebiete der Umwandlung, als konservative Stellen, in welche sich die Tropenbewohner aller Zeiten geflüchtet und in denen sie sich erhalten haben.

D. Die Herleitung des Myzostoma.

Die übliche systematische Einordnung der Myzostomiden unter die Anneliden schließt mancherlei Unzuträglichkeiten in sich, ganz abgesehen davon, daß eine bestimmte Definition für die Anneliden schwer zu geben ist. Man frage eine Reihe von Zoologen danach, und man wird lauter verschiedene Antworten erhalten (ich spreche aus Erfahrung). Ohne mich weiter auf Einzelheiten einzulassen, weise ich nur darauf hin, daß die Ableitung der Myzostomen

von Anneliden wohl nur als eine Art Rückbildung unter Verlust der Metamerie gedeutet werden könnte, aus der eine Pseudometamerie hervorgegangen wäre. Nun denke man etwa, um für die Beurteilung eine Unterlage zu gewinnen, an die Chitoniden mit ihrer Pseudometamerie. v. IHERINGS Hypothese, wonach sie von gegliederten Würmern abstammen sollten, ist allgemein auf Widerspruch gestoßen; und wer noch an einem verwandten Gedankengang festhält, sucht die Homologie doch nur noch beim Annelidkopf. Als ob es frei für sich lebende Annelidenköpfe gäbe! Diese ganze Denkweise scheint mit der allgemeinen Neigung unsrer Vorstellungen zum Schematisieren zusammenzuhängen. Sicherlich sind bei den metamer gebauten Tieren, den Anneliden, Arthropoden und Vertebraten mancherlei Verschmelzungen der postcephalen Halssegmente mit dem Kopf eingetreten. Daraus folgt aber keineswegs, daß der ganze Kopf aus Seg-

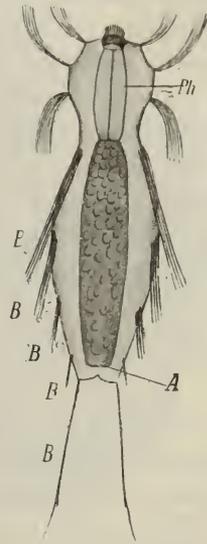


Fig. 13. *Dasydytes*.
A After. B Borstenbündel. Ph Pharynx.
Frei nach M. VOIGT.

menten zusammengewachsen sei. Hier ist die GOETHE-OKENSche Theorie des Wirbeltierschädels, die nur eine Etappe der Erkenntnis bildete, schließlich gescheitert; und so wird jede Theorie Schiffbruch leiden müssen, die das Schema ins Extrem treibt. Die Metamerie mag verschiedene Ursachen haben, Gliederung eines erst einheitlichen Leibes, Sprossung, Regeneration; immer wird dabei das Vorderende, der Kopf, resp. der Vorderteil des späteren Kopfes, sich auf eigne Weise mit einer Anzahl von Organen versehen, von denen sich nur ein Teil, vielleicht der größere, auf die übrigen Segmente überträgt und wiederholt. Doch ich verlasse diese Ideenkette, da sie zu keinem positiven Ziele führt und nur die schwerfällige Endlosigkeit der indirekten Beweisführung im Gefolge haben würde.

Viel wichtiger scheint es mir, auf Grund des Körperbaus positive Anknüpfungspunkte zu suchen. Da scheint denn der *Myxostoma*-Darm mit seinen Ästen ohne weiteres auf die Turbellarien zurückzuweisen. In derselben Richtung deutet der ausstülpbare Pharynx.

Doch glaube ich, daß man dabei nicht stehen bleiben darf. Auch die Parapodien, als Borstenbündel genommen, finden ihre Pendants bereits auf niederer Stufe, bei den Gastrotrichen, etwa bei *Dasydyles* (Fig. 13). Wie ich aber vor zwei Jahren die Turbellarien auf Infusorien zurückführen zu sollen glaubte, die vielzellig geworden wären, dadurch, daß die schärfere Trainierung des Landlebens die Spaltung des Nucleus in einen physiologischen Kern, den Makronucleus, und einen Vererbungskern, den Mikronucleus, verhinderte, so glaube ich nunmehr die Gastrotrichen, über deren systematische Stellung bis jetzt kaum ein Zoologe eine feste Meinung zu äußern imstande war, in gleicher Weise auf hypotriche Infusorien zurückführen zu sollen. Damit sind wir denn bei den Protozoen angelangt, und weiter wage ich zunächst nicht zu gehen. Doch zunächst einige Worte zur Begründung.

Über den Zusammenhang der Acölen und Gastrotrichen mit den Infusorien.

Als ich vor zwei Jahren die Ableitung der Acölen von den Infusorien aussprach, ahnte ich nicht, daß mir die Beobachtung so schnell ein wichtiges neues Argument liefern würde.

Die sorgfältigen Untersuchungen von GAMBLE und KEEBLE⁵ an *Convoluta roscoffensis* haben zunächst ergeben, daß das Tier in großen Kolonien an der oberen Grenze der Gezeitenzone lebt, daß es auch während der Ebbe, wo es im Trocknen liegt, munter bleibt, ohne sich einzukapseln. Sie haben weiter gezeigt, daß die Ernährung nicht ausschließlich, wie v. GRAFF und HABERLANDT, die nicht vor Ort arbeiteten, anzunehmen sich gezwungen sahen, auf Kosten der symbiotischen Zoochlorellen geschieht, sondern daß auch fremde Organismen, Diatomeen u. a., unmittelbar als Nahrung aufgenommen werden. Die Aufnahme geschieht (Fig. 14) durch eine Mundöffnung, die nach Art eines Blastoporus während der Entwicklung vom Hinterende gegen das vordere sich verschiebt. An dieser Öffnung lauert ein Syncytium phagocytärer Zellen, welche die Fremdkörper in sich aufnehmen und sie in Vacuolen verdauen. Das Syncytium kreist

⁵ F. W. GAMBLE and FREDERICK KEEBLE, The bionomics of *Convoluta roscoffensis*, with special reference to its green cells. Quart. Journ. of micr. Sc. XLVII. N. S. 1904.

aber im Innern des Tieres und bringt die Nahrung an alle Körperstellen, genau wie das Entoplasma eines Infusors.

Hat man so einen naheliegenden Zusammenhang zwischen Acölen und holotrichen Infusorien gefunden, so fällt die äußere Ähnlichkeit zwischen gastrotrichen und hypotrichen Infusionstieren nach Form, Wimper- und Borstenbesatz ähnlich in die Augen. Dazu kommt, daß beide dieselbe hochgradige Thigmotaxis zeigen, daß sie nicht schwimmen, sondern auf feste Unterlage, bzw. den Boden angewiesen sind. Hierzu ferner die Entwicklung. Das Gastrotrichon kriecht aus dem einzigen großen Ei, ohne eine sichtbare Furchung durchzumachen, gleich in der fertigen Form aus, wie ein encystiertes Infusor. Dabei ist besonders bemerkenswert, daß der Pharynx sogleich seine volle Ausdehnung besitzt; weiteres Wachstum findet nur hinter ihm statt. Dieser Schlundkopf entspricht aber dem Schlund der Infusorien, die Hartteile an der Mundöffnung und am Übergange in den Darm, wo sie eine Art Reuse bilden, entsprechen den gleichnamigen Gebilden am Infusorienschlund, wo gerade bei Hypotrichen die gleiche Reuse sich findet. Dazu kommt, daß sowohl bei Infusorien (*Didinium*) als bei Gastrotrichen vereinzelt dasselbe Ausstülpen und Vorstrecken des Pharynx beobachtet worden ist, wie es die Turbellarien so häufig zeigen; ein Argument mehr für die hier vertretene Auffassung. Das Nervenzentrum der Gastrotrichen steht noch auf der untersten Stufe, es liegt im Ectoderm u. dgl. m.

Ja ich glaube, es läßt sich unschwer auch für die kleinen Gastrotrichen mit Wahrscheinlichkeit nachrechnen, wo sie zu Landtieren geworden sind und als solche noch hausen. Bei uns gehören sie der Fauna an, welche LAUTERBORN als sapropelische bezeichnet hat, sie sind Bewohner faulenden Schlammes, zumeist in kleinen Tümpeln. Sie erfordern eine bestimmte Konzentration dieses eigenartigen Wassers, schon eine Verdünnung durch starke Regengüsse kann ihren

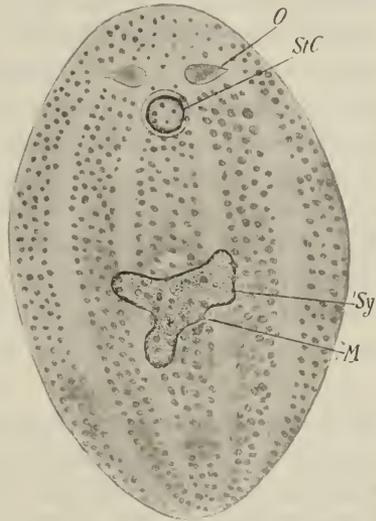


Fig. 14. *Convoluta roscoffensis*.
M Mund. O Augen. StC Statocyste.
Sy Syncytium phagocytärer Zellen
mit Vacuolen, die Nahrungsteilchen
enthalten. Die Punktreihen bedeuten
die Zoochlorellen. Frei nach GAMBLE
und KEEBLE.

Bestand gefährden. Das aber scheint mir mit Sicherheit darauf hinzuweisen, daß wir es nicht mit Tieren zu tun haben, die von einer breiteren Süßwasserfauna aus sich dem Leben in den kleinen Tümpeln angepaßt hätten, sondern es sind ursprünglich Bewohner des feuchten Humus, also des Landes. In den Tropen, zumal am Ostpol, wird man sie als solche vorfinden, bei uns ist der Temperaturwechsel außerhalb des Wassers zu stark, daher sie eben ins Wasser gegangen sind.

Es mag hier gleich ein Einwurf gegen solche Auffassung berücksichtigt werden. Bei uns zeigen die Gastrotrichen ihre Hauptlebensenergie während der kälteren Jahreszeit, was scheinbar ihrer Herleitung von tropischen Landformen zuwiderläuft. Der Grund für das scheinbar paradoxe Verhalten ist wohl einfach der, daß in der Kälte die Diffusion stark herabgesetzt wird; daher die Wärme eben wegen zu starker Verdünnung der Körpersäfte den meisten verhängnisvoll werden muß; man denke etwa an das Zerfließen der Blutzellen von Meerestieren im Süßwasser. Der Gesichtspunkt läßt sich weithin verfolgen und nutzbar machen. Hier mag die Andeutung genügen!

Somit fasse ich denn die Turbellarien und Gastrotrichen als ein gemeinsames von benachbarten Infusoriengruppen entsproßtes Phylum auf. Die schärfere Differenzierung des Hypotrichenkörpers macht sich sogleich bei den Gastrotrichen bemerkbar, insofern als die wimperlose Rückendecke nach dem Zerfall des gesamten Leibes in Zellen sich auf dem Lande in konsequenter Weiterführung mit Hartgebilden umgibt, die sämtlich, die Schuppen so gut als die Borsten, je einer Epithelzelle ihre Abscheidung verdanken dürften. Hier setzt, vielleicht schon in Anlehnung an die Tastborsten der Hypotrichen, die Pseudometamerie ein, die sich in den Borstenbündeln ausspricht. Noch wechselt die Zahl der Borsten im Bündel, wenn auch die 4 bereits den Durchschnitt zu bilden scheint.

Weitere Ableitungen.

EHLERS hat meines Wissens die Gastrotrichen mit den Nematoden zuerst in Verbindung gebracht. Der erwähnte muscicole Nematode, den Herr RICHTERS demonstriert, bezeichnet einen vortrefflichen Übergang. Hier ist noch die Rückenseite von der Bauchseite verschieden. Die erstere hat schon die geringelte Decke der Rundwürmer, die Bauchseite hat, in stärkerer Adaption an Land und Trocknis, die Wimperung eingebüßt und sich mit polygonalen Cuticularteilen überzogen. Der dreikantige Schlund, das einzelne große Ei dieses und mancher andern freilebenden Nematoden bilden weitere Übereinstimmungen. Auf andre gehe ich nicht ein.

Gastrotrichen, die beim Untertauchen pelagisch wurden, scheinen die Sagitten geliefert zu haben, mit denen man bisher so wenig anzufangen wußte. Die Gliederung in zwei Segmente scheint auf die metamere Verteilung der Geschlechtsorgane zurückzuführen, die schon bei den Gastrotrichen sich zeigt. Wenn man da die kleinen Hoden noch als zweifelhaft betrachtet, weil man keine Spermatozoen darin unterscheiden konnte, so dürfte das in der Eigenart der ursprünglichen Zoospermien liegen (s. u.).

Die Pseudometamerie, die sich in der Anordnung der Borstenbündel ausdrückt, scheint weiter zu den Seitenorganen, kurz zu der Epipodiallinie geführt zu haben, mit der THIELE so nachdrücklich operiert hat, ohne den Schlüssel zu finden.

Wenn ich stets, mit andern, die Mollusken von den Turbellarien herleitete, so sind jetzt zur Wurzel die Gastrotrichen dazuzunehmen. Die Amphineuren gehen unmittelbar auf die letzteren zurück, wofür die Hautbedeckung und die wimpernde Bauchfurche beweisend eintreten. Die Rückenschuppen der *Dondersia*-Larve, die man bald auf die Chitonschale beziehen, bald als nebensächliche Hautgebilde vernachlässigen wollte, gehen auf die Rückenschuppen der Gastrotrichen zurück. Auch diese Richtung soll hier nicht weiter verfolgt werden.

Die Myzostomiden, die uns hier interessieren, haben, unter Vergrößerung des Leibes, einen Schritt weiter gegen die Anneliden hin getan, insofern als das Bauchmark sich in ähnlicher Weise, wie bei den Amphineuren, etwas weiter differenziert hat, in Anlehnung an die Borstenbündel, bez. die Epipodiallinie, die sich entsprechend stärker ausgebildet hat, unter Einschaltung von Sinnesknospen zwischen die Borstenbündel, unter schärferer Verwendung der Borstenbündel als Klammerorgane, womit die Einstülpung in Säckchen und die Versorgung mit kräftiger Muskulatur zusammenhängt. Andeutung von Gliederung, bez. Verbreiterung der Borsten gegen das Ende hin findet sich schon bei den Gastrotrichen.

Im übrigen scheint noch nicht viel geändert, wenigstens nichts Prinzipielles. Der Darm entwickelt sich wie bei den Turbellarien, nur mit reicherer Verzweigung (s. o.). Der After bleibt rückenständig wie bei den Gastrotrichen. Daß die Tiere auf dem Lande, zum mindesten in der obersten Stufe der Gezeitenzone lebten, wurde bereits zu beweisen versucht (s. o.).

Die Spermatozoen von *Myzostoma*.

Als ein wichtiges Glied in der Beweiskette erachte ich die Beschaffenheit der Samenfäden. Im allgemeinen scheint mir die Form

des Keimplasmas, zum mindesten der Zeugungsstoffe, noch viel zu wenig für die Systematik und Biologie nutzbar gemacht zu werden. Ich will hier nur einmal darauf hinweisen, daß alle Tiere, deren Ursprung ich früher⁶ aus ganz andern Gründen auf das Land verlegen zu sollen meinte, die Nematoden, Krebse und Arthropoden schlechthin, der gewöhnlichen geißelförmigen Zoospermien entbehren, mit Ausnahme der Insekten, welche letzteren aber auch sonst schon mancherlei schleimige Abscheidungen und Aufquellungen (Bewegung von Fliegenmaden, Laiche von Wasserkerfen) wieder gewonnen haben.

Myxostoma hat nach WHEELER Samenfäden mit langen, spindelförmigen Köpfen und einer ebensolangen Geißel daran (Fig. 15). Die Geißel kann auch fehlen. WHEELER deutet die Sache als aberrante Neubildung, er meint, die Geißel könne verloren gehen, und der spindelförmig verlängerte Kopf habe gelernt, sich vollständig zu bewegen.

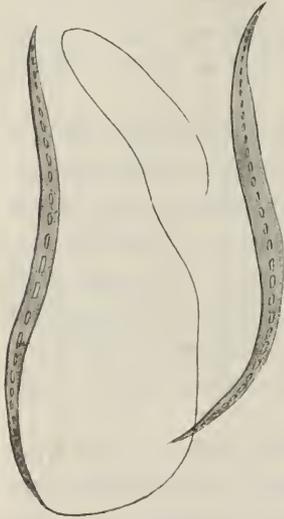


Fig. 15. Zwei Zoospermien von *Myxostoma*. Nach WHEELER.

Als ob dafür die geringste Parallele vorläge! Meiner Meinung nach bringt die umgekehrte Deutung sofort Klarheit. Die ursprünglichen Samenfäden bei den Metazoen sind die wurm- oder spindelförmigen, aus denen sich erst die mit konzentriertem Kopf und langer Geißel differenziert haben. Unter den Turbellarien gibt es Gattungen mit wurmförmigen, andre mit

geißelförmigen, wobei der Kopf indes noch nicht so eingengt erscheint wie bei den meisten andern Tieren (s. KORSCHULT und HEIDER. II. Teil). Bei den ersteren aber knüpfen die Myxostomen an. Als weiteren Beleg erwähne ich die Vorderkiemer unter den Gastropoden, bei denen die wurmförmigen Spermatozoen neben den geißelförmigen so viel Kopfzerbrechen gemacht haben. Die geißelförmigen vollziehen die Befruchtung, die wurmförmigen dagegen sind die ursprünglichen, die gewissermaßen noch mitgeschleppt werden nach dem Muster so mancher rudimentären Organe.

Auffallend mag für die Deutung der Umstand sein, daß schon bei Protozoen geißelförmige Spermatozoen vorkommen. Die Schwierigkeit löst sich wieder durch die Ableitung von den Infusorien. Bei ihnen sehen wir in der Konjugation den Austausch der Vererbungs-

⁶ SIMROTH, Entstehung der Landtiere. Leipzig.

substanzen durch spindelförmige Körperchen vor sich gehen. Auf diese möchte ich die wurm- oder spindelförmigen Formen niederer Metazoen zurückführen.

Ein Einwand liegt scheinbar nahe; geht es denn an, so möchte man fragen, die zufällige, flüchtig vorübergehende Gestalt des Mikronucleus während der kurzen Copulation für die bleibende Spindel-form verantwortlich zu machen? Die Hinfälligkeit des Einwandes ist leicht zu erweisen. Alle Gewebselemente eines Tierkörpers fallen, wenn sie jahrelang ganz außer Funktion gesetzt werden, dem Schwund, der Degeneration anheim, mit Ausnahme allein der Zeugungsstoffe. Die Spermatozoen im Receptaculum einer Bienenkönigin bleiben in voller Ruhe durch eine Reihe von Jahren, ohne irgendwie an Energie, Umfang oder Form einzubüßen, sie behalten streng die Form bei, die für den Gebrauchsmoment bestimmend ist. Das besagt alles.

E. Ontogenetisches.

Im Anschluß an das Keimplasma ein paar Worte über die Entwicklung. Es ist nicht schwer, die Furchung des *Myxostoma* auf die der Turbellarien zu beziehen; die Polycladen haben die gleiche Bilateralität von Anfang an; doch ist ja dieser Typus weiter verbreitet.

Auch die Larven beider Tierformen haben ähnliche Umrisse. Noch mehr erinnern wohl die der Polycladen an die Echinodermen, durch die ähnlichen Fortsätze, nur daß diese Fortsätze bei den Stachelhäutern sehr lange Schwebvorrichtungen werden. Doch gerade hier hat das entwicklungsmechanische Experiment eingesetzt und gezeigt, daß die Verlängerung auf das sekundäre, jedenfalls morphologisch unwichtige Moment der Kalkstäbe zurückzuführen ist.

Bedeutungsvoller scheint mir fast der Hinweis auf die örtliche Beschränkung der Larven. Sie fehlen so gut wie ganz im Plankton der Hochsee, halten sich also in Küstennähe. Bei dem genauer untersuchten Crinoid liegt der Fall noch prägnanter. Die *Antedon*-Larve schwärmt nur einen halben Tag umher, ohne — bei fehlendem Zugang zum Munde — Nahrung aufzunehmen; dann setzt sie sich fest. Die Crinoiden aber sollen unter den lebenden die altertümlichsten sein.

In derselben Richtung weist die weitverbreitete Brutpflege bei Kälteformen nach den Polen zu und in der Tiefsee, also ohne Metamorphose. Sie dürfte damit zusammenhängen, daß die weit verzweigten Larvenformen mit ihrer besonders großen Oberflächenentwicklung einem Wärmeverlust ausgesetzt sein würden, den sie nicht zu ertragen vermöchten. Denn wir haben sicherlich in bezug auf die

Wärmökonomie mit weit feineren Abstönungen zu rechnen, als wir's etwa an den in dieser Hinsicht leicht meß- und kontrollierbaren Homöothermen zu beobachten gewohnt sind.

Alle diese Eigenheiten drücken bei den Echinodermen den Wert der Larve und der Metamorphose herab. Sie zeigen, daß die abenteuerlichen Schwimmformen sekundäre Erwerbungen sind, um den wenig beweglichen Tieren eine etwas höhere Ausbreitungsmöglichkeit zu schaffen, ohne große Bedeutung für die Phylogenie, — Anlaß genug, die Spekulationen über die Verwandtschaft in erster Linie auf die Morphologie der Erwachsenen zu gründen, wie es im vorstehenden geschah.

Schlußbemerkungen.

Wem die vorgetragenen Deduktionen zu weit auszugreifen scheinen, der wird gebeten, die Prüfung der vorgebrachten Argumente zunächst auf die Beziehungen zwischen den Echinodermen und Myzostomen zu beschränken, wiewohl ich glaube, daß die Beweiskraft mit der Erweiterung des Gesichtspunktes kontinuierlich zunimmt.

Man wird hoffentlich zugeben müssen, daß die Theorie sich nicht einseitig auf einem Organsystem aufbaut, sondern daß sie für viele, wahrscheinlich folgerecht für alle paßt. Ein besonderer Vorteil schien mir ferner darin zu liegen, daß die Rechnung nur an rezemtem Material, welches der morphologischen Kontrolle jederzeit zugänglich ist, zu arbeiten braucht, und daß die Rechnung um so besser stimmt, je genauer sie auf die Einzelheiten eingeht, wie bei den besonders nahen Beziehungen zwischen Asteriden und dem *Myxostoma asteriae*. Dadurch werden phantastische Überbrückungen immer mehr überflüssig, ja man kann der Paläontologie, soweit sie sich nicht aufs engste an die lebenden Formen anschließt, fast ganz entraten. Es muß der Paläontologie wohl in den meisten Fällen überlassen bleiben, ihre Entwicklungsreihen selbst zu bilden, in Anlehnung an die Zoologie. Aber schon die oft betonte Tatsache, daß jetzt noch von den einfachsten bis zu den kompliziertesten Typen Vertreter auf der Erde hausen, scheint die Möglichkeit der lebenden Erhaltung des ganzen zusammenhängenden Systems zu erweisen; und die Zoologie dürfte am besten tun, wenn sie ihre Spekulationen so weit als irgend möglich auf das rezente Material beschränkt. Selbstverständlich ist auch diese Bemerkung, wie jede Verallgemeinerung, cum grano salis zu nehmen. Sie drängte sich mir aber gerade hier auf, wo so abweichende Formen, wie die regulären und die bilateralen Seeigel, sich ohne weiteres aus dem *Myxostoma* zu ergeben scheinen.

Gleichwohl will ich mit einer Tatsache aus der Paläontologie schließen. Zu den hervorstechenden Ergebnissen der Valdivia-

Expedition rechnet CHUN die Auffindung des bisher nur von Westindien bekannten *Palaeopneustes*⁷ im ostindischen Gebiet aus ähnlicher Tiefe. Der dritte Fund ist ein fossiler. Die Gattung liegt im Tertiär auf der Höhe der Alpen, ein hübscher Anhalt für die Berechnung der Pendulation, da dieses Gebiet unter dem Schwingungskreis eben in jener Zeit weiter südlich in Tropennähe lag und damit entsprechend unter das Meeresniveau getaucht war. Wenn wir die Tatsachen, so weit sie eben bekannt sind, reden lassen, so besagen sie nichts andres, als daß *Palaeopneustes* unter dem Schwingungskreis, d. h. dort, wo die Pendulation die stärksten Veränderungen bedingte, entstanden ist. Die Ammoniten bieten eine treffliche Parallele, denn auch hier sehen wir die älteste gut beglaubigte Gattung, *Ceratites*, zuerst unter dem Schwingungskreis auftauchen, im deutschen Muschelkalk.

Vortrag des Herrn Hofrat Dr. F. NÖTLING (Tübingen):

Über den Bau und die Organisation der Lyttoniidae Waagen.

I. Einleitung.

Im Jahre 1883 beschrieb WAAGEN in seiner großen Monographie des Productuskalkes¹ unter dem Namen Lyttoniinae eine neue, höchst eigenartige Gruppe von Brachiopoden. Die Lyttoniinae werden auf Grund einer eingehenden Beschreibung als Subfamilie der Thecideiden aufgefaßt, so daß diese Familie also drei Unterfamilien, nämlich die Megathyrinae DALL., die Thecideinae DALL. und Lyttoniinae WAAGEN enthalten würde.

Die Subfamilie der Lyttoniinae wird auf die zwei neuen Genera *Oldhamina* und *Lyttonia* begründet; von ersterer wird eine Art *Oldhamina decipiens* KON. spec., von letzterer drei Arten *Lyttonia nobilis* WAAG., *Lyttonia tenuis* WAAG., *Lyttonia* cf. *Richtofeni* KAYSER spec. beschrieben. Es mag jedoch bereits hier bemerkt werden, daß die Selbständigkeit der beiden letztgenannten Arten nicht aufrecht erhalten werden kann, dieselben vielmehr mit *Lyttonia nobilis* zu vereinigen sind.

Bei einer morphologisch so merkwürdigen Gruppe wie die Lyttoniinae, kann es nicht Wunder nehmen, daß dieselben von den Autoren,

⁷ J. WAGNER, Anatomie des *Palaeopneustes niasicus*. Jena 1902.

¹ Memoirs of the Geological Survey of India. Palaeontologia Indica Ser. XIII. Salt Range Fossils. I. Productus Limestone Fossils IV, fasc. 2. Brachiopoda 1883, p. 391—408.

die sich zuerst damit beschäftigten, verkannt und entweder für Gastropoden (*Oldhamina*), oder gar für Fischzähne (*Lyttonia*) gehalten wurden. WAAGEN hat in seiner oben erwähnten Abhandlung eine sehr eingehende Beschreibung der beiden Genera gegeben, aber wenn man dieselbe durchgeht, so gewinnt man den Eindruck, als ob bei aller Gründlichkeit der Beobachtung doch noch sehr wesentliche Lücken zu ergänzen seien. So hält es ungemein schwer, sich ein richtiges Bild von der Verbindung beider Klappen zu machen, und der ausgeprägt konkav-konvexe Charakter der Schale, wie er z. B. auch den Productiden eigentümlich ist, tritt bei WAAGENS Abbildungen nur wenig hervor. Desgleichen ist es schwer, sich von der Natur des Schloßmechanismus eine Vorstellung zu machen, und die Angabe, daß in der Ventralklappe Schloßzähne vorhanden sind, beruht jedenfalls auf einer irrigen Deutung der Dentalplatten. Was für *Oldhamina* besteht, gilt im großen und ganzen auch für *Lyttonia*. Diese Mängel sind wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß WAAGEN bei seinen Untersuchungen nicht genügend Material zur Aufklärung der etwa noch zweifelhaften Punkte zu Gebote stand. Aber gerade darum ist der Scharfsinn WAAGENS und sein feines paläontologisches Verständnis zu bewundern, das ihm ermöglichte, ein im allgemeinen zutreffendes Bild dieser merkwürdigen Genera konstruiert zu haben; auf alle Fälle gebührt ihm das unbestreitbare Verdienst, als erster die Zugehörigkeit zu den Brachiopoden richtig erkannt zu haben, wenn auch der Platz, den er denselben im System anwies, nicht länger mehr haltbar ist.

Wie meine Untersuchungen gezeigt haben, ist es nur möglich an der Hand eines sehr großen Materials die Morphologie von *Oldhamina* und *Lyttonia* zu einem einigermaßen befriedigenden Abschluß zu bringen, denn die Erhaltung ist meist derart, daß es eines langwierigen und mühevollen Ätzungsprozesses bedarf, um zum Ziele zu gelangen. So, wie man die Oldhaminen im Felde findet, sind es meist unansehnliche, kugelige Knollen, denen man die Schönheit und Zierlichkeit der Form nicht ansieht. Erst nachdem man durch Ätzen mit verdünnter Salzsäure das Gröbste der, die Höhlung der Dorsalklappe ausfüllenden Gesteinsmasse weggeschafft und nachher durch tropfenweises Betupfen entweder das Innere der Ventralklappe oder, falls die Dorsalklappe noch erhalten ist, deren Außenseite freigelegt hat, treten die eigenartigen Charaktere der Schale hervor. Dabei ist jedoch zu beachten, daß die Verkieselung der Schale eine sehr ungleichmäßige ist, so daß bei der geringsten Unachtsamkeit größere Teile rasch zerstört werden. Ferner erfordert die große Dünne beider Klappen ganz besondere Vorsicht, da im Zusammenhang mit der

unvollständigen Verkieselung ein Zerbrechen derselben leicht zu befürchten ist.

Die oben erwähnten Bedenken bezüglich des Baues der Schalen waren mir schon seit längerer Zeit gekommen, aber leider war das mir zu Gebote stehende Material, die Originale WAAGENS, insofern unzufriedenstellend, als es keinen weiteren Aufschluß geben konnte. Erst im Winter 1902/03 gelang es Herrn KOKEN und mir bei Chideru einen neuen Fundort zu entdecken und eine größere Anzahl von Exemplaren zu sammeln, welche das Material zu meinen Untersuchungen lieferten. Eine Revision, verbunden mit einer Neubeschreibung beider Genera erschien mir um so erforderlicher, als mir doch klar geworden war, daß bei aller äußerlichen Ähnlichkeit mit *Megathyris* die Lyttoniinae sich unmöglich zu diesem Genus in Beziehung bringen lassen. Ich gebe nun zunächst eine schärfere Definition der Familie und daran anschließend eine präzisere Fassung der Genera *Oldhamina* und *Lyttonia*; dann folgt eine kurze Beschreibung der Arten, erläutert durch schematische Figuren, die auf Grund von Originalien entworfen sind, und hieran knüpft sich die Diskussion einiger allgemeinerer Fragen bezüglich der Verwandtschaft, sowie der geologischen und geographischen Verbreitung.

II. Beschreibender Teil.

1. Beschreibung der Familie und der Genera.

Familie Lyttoniidae WAAGEN emend. NOETLING.

Die konkav-konvexe, sehr ungleichklappige Schale kann eine beträchtliche Größe erreichen. Die Ventralklappe war in der Jugend mit dem Wirbel an einen Fremdkörper angewachsen. Im späteren Alter wird die Schale frei und die Anhaftstelle durch lamellöse Wucherungen des Schloßrandes verhüllt. Die Ventralklappe ist entweder halbkugelig oder beinahe flach und zeigt auf der Innenseite neben einem mehr oder minder entwickelten Medianseptum eine Reihe von quergestellten, nach vorn konvexen Lateralsepten, welche aber stets von dem Medianseptum getrennt sind. Die Dorsalklappe ist durch laterale, quengerichtete Incisionen fiederförmig zerschlitzt und zeigt auf der Innenseite ein Medianseptum, das in einen, den Stirnrand teilenden Medianschlitz endigt.

Area, Delthyrium, Schloßzähne und Brachialgerüst fehlen, dagegen sind zwei mehr oder minder rudimentäre Dentalplatten in der Ventralklappe vorhanden. Schloßfortsatz der Dorsalklappe sehr schwach entwickelt, beinahe rudimentär. Muskeleindrücke schwach, die Muskeln selbst wahrscheinlich stark verkümmert, vielleicht auch nicht mehr

funktionsfähig. Dorsalklappe entweder unbeweglich oder nur schwach beweglich, mit der Ventralklappe verbunden.

Die Schale besteht aus zwei Schichten, die Außenseite der Dorsalklappe sowie die Wucherungen des Schloßrandes granuliert, die der Ventralklappe glatt nur mit Wachstumsstreifen versehen.

Genera: 1. *Oldhamina* WAAGEN. 2. *Lyttonia* WAAGEN.

Vorkommen: Im oberen Perm (Zechstein) Asiens.

1. Genus. *Oldhamina* WAAGEN 1883.

Die dünne, konkav-konvexe, sehr ungleichklappige Schale ist von mäßiger Größe. Die Ventralklappe war in der Jugend mit dem Wirbel an einem Fremdkörper festgewachsen. Im späteren Alter wird die Schale frei, der wahrscheinlich nur lose ansitzende Fremdkörper abgestoßen und die Anhaftstelle durch lamellöse Wucherungen des Schloßrandes verhüllt. Die Ventralklappe ist stark, beinahe halbkugelig aufgetrieben und zeigt auf der Innenseite neben einem mehr oder minder entwickelten Medianseptum etwa 14—15 dünne, quer gerichtete, nach vorn konvexe Lateralsepten, welche jedoch niemals mit dem Medianseptum verschmelzen. Die Dorsalklappe, welche noch in der Höhlung der Ventralklappe liegt, ist etwas kleiner wie erstere, ebenfalls stark gewölbt und durch eine mediane Incision, sowie durch eine Reihe von Lateralincisionen fiederförmig zerschlitzt. Auf der Innenseite befindet sich ein Medianseptum, das in den, den Stirnrand teilenden Medianschlitz endigt. Beide Klappen schwach beweglich miteinander verbunden. Area, Delthyrium, Schloßzähne und Brachialgerüst fehlen, dagegen sind zwei kurze, dünne Dentalplatten in der Ventralklappe vorhanden. Der Schloßfortsatz der Dorsalklappe ist kurz, vierteilig. Muskeleindrücke sternförmig gerieft, nur in der Ventralklappe deutlich ausgeprägt, in der Dorsalklappe dagegen sehr wenig markiert.

Die Schale besteht aus zwei Schichten. Außenseite der Ventralklappe glatt mit zahlreichen Wachstumsstreifen; Außenseite der Dorsalklappe und die Wucherungen des Schloßrandes mit zahlreichen feinen Granulationen bedeckt.

Einzigste Art: *Oldhamina decipiens* KONINCK spec.

Vorkommen: Mittlerer und oberer Productuskalk (Virgal- und Chiderugruppe) der Saltrange (Indien).

Bemerkungen: *Oldhamina* unterscheidet sich von *Lyttonia* durch die geringere Größe, die beträchtliche Dünne der Klappen, die stark aufgetriebene halbkugelige Gestalt, die etwas regelmäßigeren Wucherungen des Schloßrandes, die geringere Zahl stärker gebogener Lateralsepten und die beweglich verbundenen Klappen.

2. Genus: *Lyttonia* WAAGEN 1883.

Die starke, konkav-konvexe, sehr ungleichklappige Schale erreicht eine beträchtliche Größe. Die Ventralklappe war in der Jugend mit dem Wirbel an einem Fremdkörper festgewachsen. Im späteren Alter wird die Schale frei und der Fremdkörper, welcher wahrscheinlich ziemlich fest saß, durch sehr unregelmäßige lamellöse Wucherungen des Schloßbrandes verhüllt. Die Ventralklappe ist schwach konvex, beinahe flach, und zeigt auf der Innenseite neben einem schwach entwickelten Medianseptum bis zu 40 dicke, quergerichtete, nach vorn nur schwach konvexe Lateralsepten, welche jedoch niemals mit dem Medianseptum verschmelzen. Die Dorsalklappe ist etwas kleiner als die Ventralklappe und durch eine Reihe von tiefen quergerichteten Lateralincisionen fiederförmig zerschlitzt. Wahrscheinlich war auch eine mediane Längsincision vorhanden. Auf der Innenseite ein kräftiges Medianseptum, das jedenfalls in den medianen Hauptschlitz endigte. Beide Klappen durch Verwachsung der Schloßränder unbeweglich miteinander verbunden.

Area, Delthyrium, Schloßzähne und Brachialgerüst fehlen vollständig, in der Ventralklappe zwei kurze, schwache Dentalplatten. Schloßfortsatz der Dorsalklappe rudimentär, kaum sichtbar. Muskeleindrücke der Ventralklappe sehr schwach und undeutlich, in der Dorsalklappe bisher nicht beobachtet. Fransenförmige Gefäßeindrücke entweder auf der Vorder- oder meistens Hinterseite der Lateralsepten stets vorhanden.

Die Schale besteht aus zwei Schichten. Außenseite der Ventralklappe glatt; Außenseite der Dorsalklappe und die Wucherungen des Schloßbrandes mit zahlreichen groben Granulationen bedeckt.

Arten: *Lyttonia richthofeni* KAYSER spec.

Lyttonia nobilis WAAGEN.

Lyttonia spec. YABÉ.

Vorkommen: Im oberen Perm von Japan, China, Himalaya, Saltrange.

Bemerkungen: *Lyttonia* unterscheidet sich von *Oldhamina* durch die stets bedeutendere Größe, die dickere Schale, die nahezu flachen Klappen, die sehr unregelmäßigen Wucherungen des Schloßbrandes, die zahlreicheren und nur schwach gebogenen Lateralsepten, sowie die unbeweglich miteinander verbundenen Klappen.

2. Spezialbeschreibung der Arten.

Oldhamina decipiens KONINCK spec.

1883. *Oldhamina decipiens* WAAGEN, Productus Limestone Fossils. Palaeontol. Indica Ser. XIII, p. 406, taf. 31 fig. 1—9.

Die außergewöhnlich dünne Schale erreicht eine Länge bis zu 70 mm und zeigt im allgemeinen eine halbkugelig aufgeblähte Form. Ventral- und Dorsalklappe von sehr verschiedener Gestalt. Erstere ganzwandig, im Innern mit einem Medianseptum und einer Reihe von stark konvexen Lateralsepten, letztere fiederförmig zerschlitzt, im Innern mit einem Medianseptum, das in einen Medianschlitz endigt. Schloßzähne, Area, Delthyrium und Brachialgerüst fehlen vollständig. Dagegen zwei dünne Dentallamellen in der Ventralklappe. Am Wirbel der Ventralklappe befindet sich eine kleine Anwachsstelle, welche im späteren Alter durch die Wucherungen des Schloßrandes verdeckt wird. Muskel- und Gefäßeindrücke nur in der Ventralklappe deutlich wahrnehmbar. Erstere ziemlich groß, in zwei Gruppen im hinteren und mittleren Teil der Ventralklappe befindlich, letztere kurz schlitzförmig in Reihen zwischen den Septen und auf dem medianen Teil der Schale angeordnet. Schale aus zwei Schichten, einer inneren, aus welcher sich die Septen in Gestalt von Ausstülpungen entwickeln, und einer äußeren Schicht, die auf der Außenseite der Dorsalklappe granuliert, der Ventralklappe glatt ist, bestehend.

a) Ventralklappe. Die Ventralklappe mißt bei dem größten untersuchten Stück 59 mm Länge und 52 mm Breite. Letztere ist immer etwas größer als die erstere, und da die Schale stark, beinahe halbkugelig aufgebläht ist, so stellt sich das Verhältnis der drei Durchmesser, wenn man die Länge = 1 setzt, etwa wie 1 : 0.9 : 0.6. Sämtliche Ränder mit Ausnahme des Schloßrandes sind dünn und scharf. Am Schloßrand entwickeln sich schon frühzeitig zu beiden Seiten der Medianlinie, dünne, lamellöse Wucherungen, welche sich nach außen umschlagen und auf der Außenseite der Schale anheften.

Charakteristisch ist, daß die Wucherungen auf den Seiten kräftiger wachsen als in der Mitte; von oben gesehen gleicht der Schloßrand somit einem kräftigen, in der Mitte etwas eingeschnürten Wulst. Auf der Unterseite dieses Wulstes befindet sich in der Mitte eine kurze, etwas vorspringende Kante, welche als Angel für die Dorsalklappe dient. Beiderseits derselben bemerkt man zwei kurze, dünne Dentalplatten.

Am Wirbel der Ventralklappe befindet sich eine mäßig große Anwachsstelle, welche bei älteren Exemplaren stets durch die Wucherungen des Schloßrandes verdeckt ist. Bemerkenswert ist, daß sich niemals der Fremdkörper, an welchem die Schale festhaftete, darunter fand, derselbe muß also sehr lose angeheftet und schon in früher Jugend abgedrückt worden sein.

Die Schaloberfläche ist glatt und nur mit zahlreichen, dicht gedrängten Wachstumsstreifen bedeckt. Irgend welche Punktierungen

oder Granulation waren selbst unter starker Vergrößerung nicht wahrnehmbar.

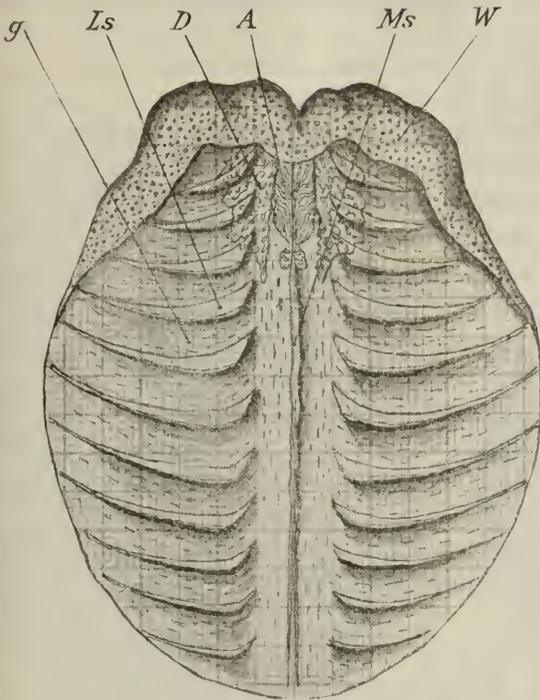


Fig. 1. Innenseite der Ventraklappe.

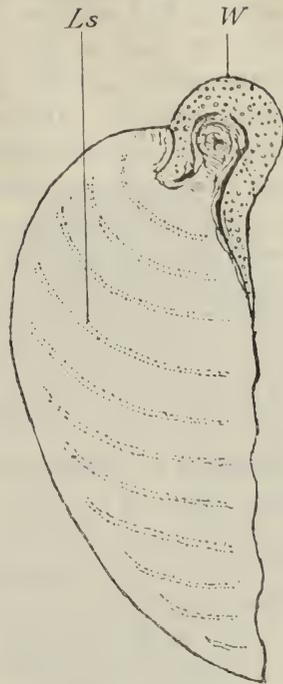


Fig. 1a. Seitenansicht der Ventraklappe.

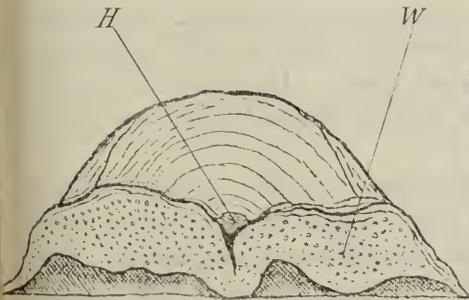


Fig. 1b. Wirbelansicht der Ventraklappe.

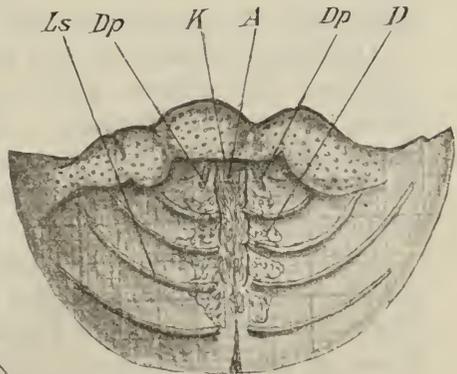


Fig. 1c. Vorderansicht; etwas gedreht.

A Haftstelle der Aductoren. *D* Haftstelle der Diductoren. *Dp* Dentalplatten. *H* Anwachsstelle der Ventraklappe. *K* Schloßkante der Dorsalklappe. *Ls* Lateralsepten der Ventraklappe. *Ms* Medianseptum der Ventraklappe. *W* lamellöse Wucherungen des Schloßrandes.

Auf der Innenseite der Schalen bemerkt man ein Medianseptum und höchstens 15 quergerichtete, nach vorn konvexe, dünne und scharfe Lateralsepten. Das Medianseptum ist immer im hinteren und vorderen Teil weniger stark entwickelt als in der Mitte. Bemerkenswert ist, daß es vorn stets in zwei feine, fadenförmige Linien ausläuft, welche auf die gleich zu besprechende Struktur ein gewisses Licht verbreiten. Die Lateralsepten sind im allgemeinen symmetrisch zu beiden Seiten des Medianseptums in querer Richtung angeordnet, und folgen sich in mäßig breiten regelmäßigen Abständen. Sämtliche Septen sind nach vorn stark konvex und nehmen rasch von hinten nach vorn an Größe zu, wobei die hinteren, also älteren, Septen stets kräftiger entwickelt sind als die vorderen. Alle Septen sind schräg nach vorn geneigt, und zwar ist der proximale Teil derselben stets höher als der distale Teil. Es muß hervorgehoben werden, daß die Lateralsepten sich niemals mit dem Medianseptum verbinden, sondern stets durch einen freien, jedoch nicht sehr breiten Raum, welcher jedenfalls zur Aufnahme der Medianstämme des Mantelsinus bestimmt war, getrennt sind.

Gefäßeindrücke sind auf der Innenseite in Form von schmalen, kurzen, häufig reihenförmig angeordneten Furchen zwischen den Septen wahrnehmbar.

Die Muskeleindrücke liegen im hinteren Teile zu beiden Seiten des hier sehr reduzierten Medianseptums, und zwar läßt sich ein medianer, ziemlich schmaler, sternförmig geriefter Eindruck von zwei größeren, seitlichen und stark verästelten Eindrücken unterscheiden. Man kann erstere ungezwungen als die Haftstelle der Adductoren, letztere als jene der Diductoren auffassen.

Die Schale besteht aus zwei deutlich wahrnehmbaren gesonderten Schichten. Die äußere, welche zugleich die Oberfläche der Schale bildet, ist auf der Innenseite entweder punktiert oder granuliert, genau hat sich dies nicht feststellen lassen. Die innere ist glatt; durch Einstülpungen der inneren Schicht in das Lumen der Schale bilden sich die Septen.

b) Dorsalklappe. Die Dorsalklappe ist um geringes kleiner als die Ventralklappe, und zwar paßt dieselbe bequem in die lichte Weite der letzteren, deren Umriß sie sich genau anschmiegt. Ihre Form ist jedoch durchaus verschieden von jener und läßt dieselbe sich am besten mit einem, tief federförmig, zerschlitzen Blatte vergleichen, dadurch, daß sie durch eine vom Stirnrand ausgehende Medianincision und durch etwa 14 von den Seitenrändern ausgehende Lateralincisionen tief zerschlitzt und in eine Reihe von schmalen, etwas gewölbten, nach vorn säbelartig gebogenen Lappen zerlegt ist.

Im medianen Teil bemerkt man auf der Außenseite eine ziemlich tiefe Furche, welche am Stirnrande in die mediane Incision endigt. Auf der Innenseite entspricht der Furche ein kräftiges Medianseptum.

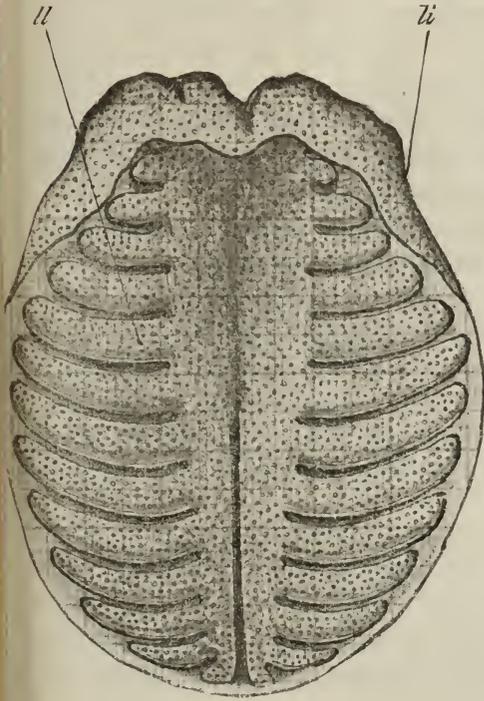


Fig. 2. Dorsalklappe von außen;
in natürlicher Lage.

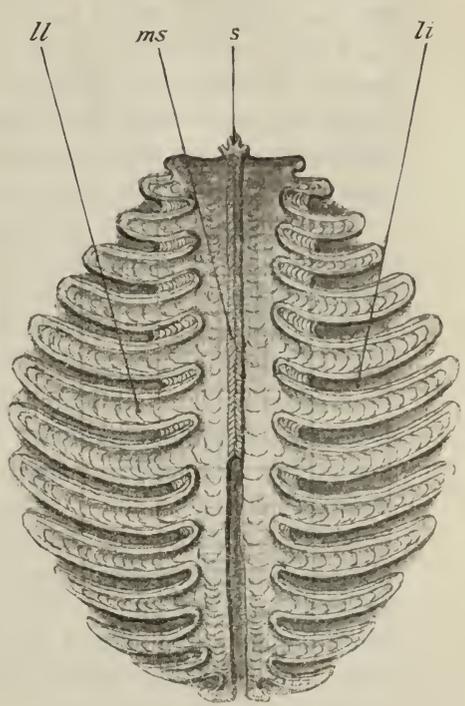


Fig. 2a. Dorsalklappe von innen.

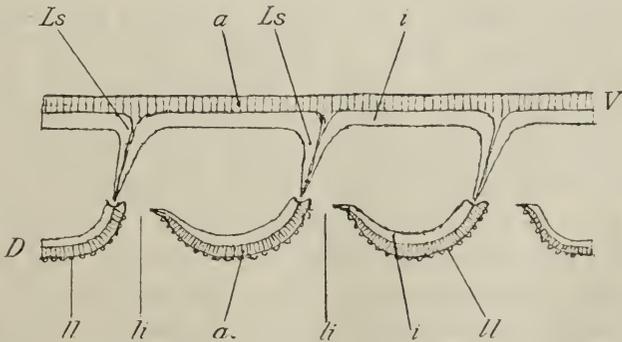


Fig. 3. Schalstruktur und Lage der Dorsalklappe gegen die Ventralklappe.

D Dorsalklappe. *Ls* Lateralsepten der Ventralklappe. *V* Ventralklappe. *a* äußere Schicht. *i* innere, glatte Schicht. *li* Lateralincisionen der Dorsalklappe. *ll* Lateralloben der Dorsalklappe. *ms* Medianseptum der Dorsalklappe. *s* Schloßfortsatz.

Die Oberfläche der Klappe ist mit feinen, nicht sehr dicht gedrängten Granulationen bedeckt.

Die Innenseite ist glatt, doch zeigen die Laterallappen stets sehr deutliche, dichtgedrängte Wachstumsstreifen. Man bemerkt ferner, daß das proximale Ende der Lateralincisionen durch Verschmelzung des Vorder- und Hinterrandes stets, wenn auch nur für eine kurze Strecke, überdeckt ist, wodurch gewissermaßen ein kurzes Lateralseptum entsteht. Wir sehen hieraus, daß das Medianseptum in der gleichen Weise gebildet wurde wie die kurzen Lateralsepten, daß also beide ihrer Entstehung nach genau homolog sind.

Am Schloßrande, der gewöhnlich schmal und gerade abgeschnitten ist, endigt das Medianseptum in einen kurzen, vierteiligen Fortsatz. Zu beiden Seiten desselben bemerkt man zwei kleine, dreieckige Eindrücke, welche als Anwachsstellen der Adductoren aufzufassen sind.

Die Dorsalklappe besteht aus zwei deutlich gesonderten Schichten. Die innere Schicht ist glatt; die äußere zeigt auf der Innenseite zahlreiche feine Punktierungen, welche die Schale perforieren, aber nach außen blind geöffnet sind, wo sie sich nur in Form der feinen Granulation zeigen.

Die Dorsalklappe legt sich nun derart auf die Ventraklappe auf, daß die Laterallappen mit dem Vorderrand auf einem Lateralseptum der Ventraklappe ruhen, und zwischen dem Hinterrand und dem nächst dahinter folgenden Laterallappen ein schmaler, offener Schlitz bleibt, durch welchen augenscheinlich das Meerwasser zirkuliert.

Lyttonia nobilis WAAGEN.

1883. *Lyttonia nobilis* WAAGEN, Productus Limestone Fossils. Palaeont. Indic. Ser. XIII, p. 398, taf. XXIX, XXX fig. 1, 2, 5, 6, 8, 10, 11.

Die kräftige konkav-konvexe Schale muß eine sehr beträchtliche Größe erreicht haben, denn ein Exemplar besitzt ohne vollständig zu sein eine Länge von 135 mm. Im allgemeinen ist der Umriss eiförmig, nach vorn stark verbreitert, nach hinten zugespitzt. Beide Klappen sind nur leicht gewölbt, beinahe flach. Ventral- und Dorsalklappe sehr verschieden gestaltet; erstere ganz wenig auf der Innenseite mit einer großen Zahl von quergerichteten Lateralsepten. Letztere durch Lateralincisionen fiederförmig zerschlitzt; auf der Innenseite mit einem Medianseptum versehen, das wahrscheinlich in einen medianen Schlitz am Stirnrande endigte. Schloßzähne, Area, Delthyrium und Brachialgerüst fehlen, ebenso sind die Dentalplatten in der Ventraklappe nur sehr rudimentär entwickelt. Im Jugendzustande war die Ventraklappe festgewachsen, später wurde dieselbe frei und die Haftstelle wurde durch kräftige unregelmäßige Wucherungen

des Schloßrandes verdeckt. Muskeleindrücke sehr schwach und undeutlich. Schloßfortsatz der Dorsalklappe rudimentär. Die Schale besteht aus zwei Schichten.

a) Ventralklappe. Die Ventralklappe kann augenscheinlich eine recht beträchtliche Größe erreichen, doch dürfte die größte Länge 150 mm schwerlich übersteigen. Die Breite ist durchweg etwas geringer; vom Wirbel an verbreitert sich die Ventralklappe rasch nach vorn, nimmt aber dann wiederum langsam nach vorn ab. Dabei ist dieselbe so schwach konvex, daß sie als flach bezeichnet werden kann. Wenn man wiederum die Länge = 1 setzt, so beträgt das Verhältnis von Länge zu Breite zu Höhe wie 1 : 0.73 : 0.07, woraus die außerordentlich geringe Höhe zur Genüge ersichtlich ist. Die Ränder sind zum Teil scharf, dagegen scheint der hintere Teil der Seitenränder sowie der Schloßrand nach außen eingeschlagen zu sein. Der Schloßrand entwickelt sehr unregelmäßige, lamellöse Wucherungen, welche sich nach außen umbiegen und auf der Außenseite der Schale festheften, wodurch der Wirbelpartie ein sehr unregelmäßiges, knorriges Aussehen verliehen wird. Die Haftstelle des Wirbels ist nicht direkt beobachtet worden, doch beweist ein junges Exemplar, daß die Schale in der Tat ursprünglich an einem Fremdkörper haftete und später frei wurde. Ob durch die Wucherungen des Schloßrandes der Fremdkörper abgedrückt wurde wie bei *Oldhamina*, oder durch dieselben verhüllt wurde, läßt sich nicht sagen, doch macht die sehr unregelmäßige Form der Wucherungen letzteres wahrscheinlich.

Die Schaloberfläche war wahrscheinlich glatt, vielleicht mit feinen konzentrischen Wachstumstreifen bedeckt.

Auf der Innenseite bemerkt man eine große Zahl, bis zu 33 und mehr, ziemlich dicke, niedrige Quersepten, welche sich in zwei Gruppen beiderseits eines mäßig breiten, flachen, von hinten nach vorn verlaufenden Kanals anordnen. Im allgemeinen sind die Quersepten symmetrisch gestellt, doch kommen Abweichungen vor. Sämtliche Quersepten sind nach vorn schwach konvex, am proximalen Ende etwas knotig verdickt und nehmen nach vorn rasch an Größe zu. Die Zwischenräume sind sehr regelmäßig, etwa 2—3 mm breit und im medianen Teil tiefer als am Rand.

Unter der Lupe zeigen die Quersepten eine sehr eigenartige Struktur. Man sieht zunächst, daß jedes Septum aus einem innern Kern und einer, auf der Vorder- und Hinterseite, daran gelagerten Schicht besteht, welche nicht ganz bis zum Kamm des Septums reicht. Diese Schicht füllt auch den Zwischenraum zwischen zwei Septen aus. Der mediane Teil ist oben und auf der Hinterseite mit sehr feinen Querriefen bedeckt. Der obere Raum der angelagerten Schicht

zeigt auf der Vorderseite, meistens aber auf der Hinterseite der Septen sehr regelmäßige, schräg gerichtete fransenförmige Eindrücke, welche auch am Rande zwischen je zwei Septen auftreten. Zwischen

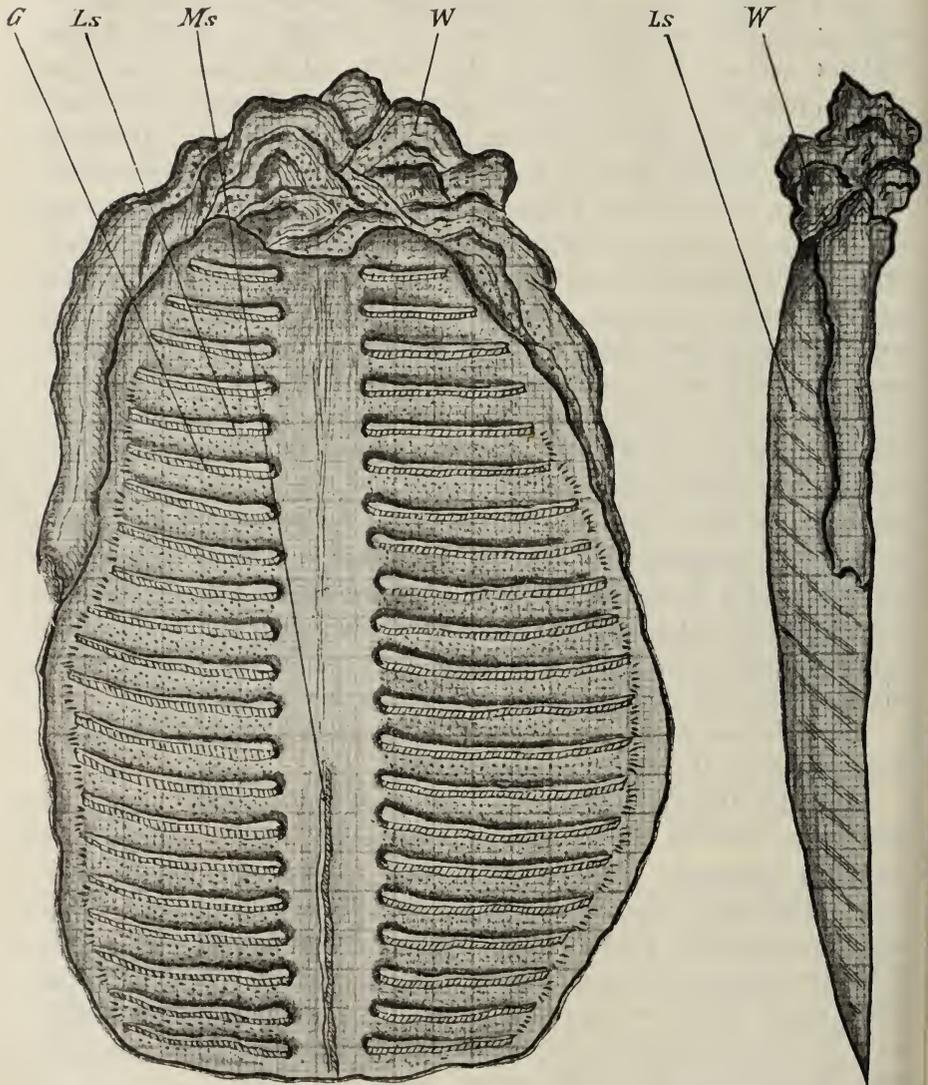


Fig. 4. Innenseite der Ventralklappe.

Fig. 4a. Seitenansicht der Ventralklappe.

G Gefäßeindrücke. *Ls* Lateralsepten der Ventralklappe. *Ms* Medianseptum der Ventralklappe. *W* lamellöse Wucherungen des Schloßrandes.

den Septen finden sich grobe, meist reihenförmig angeordnete Punktierungen. Diese sowohl wie die fransenförmigen Eindrücke sind wohl als Gefäßeindrücke zu deuten.

Ein Medianseptum scheint sich nur bei jugendlichen Exemplaren im hinteren Teile der Schale zu finden, später verschwindet dasselbe und bleibt nur noch im vorderen Teil erhalten.

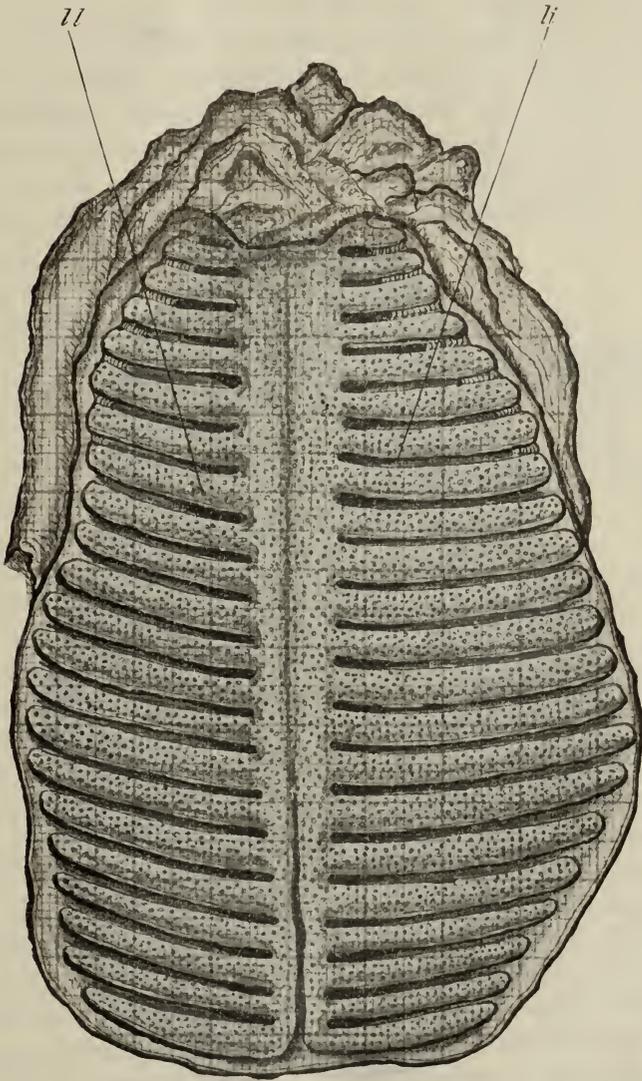


Fig. 5. Dorsalklappe von außen in natürlicher Lage. *li* Lateralincisionen der Dorsalklappe. *ll* Laterallappen der Dorsalklappe.

Schloßzähne sind nicht vorhanden, dagegen bemerkt man am Schloßrande zwei kurze, dünne, schrägerichtete Leisten, welche man nach der Analogie von *Oldhamina* als Dentalplatten aufzufassen hat.

Die Muskeleindrücke sind sehr rudimentär und kaum sichtbar, und man kann daraus schließen, daß die betreffenden Muskeln wohl atrophiert waren, daß also das Bewegungsvermögen der Klappen ein sehr unvollkommenes war.

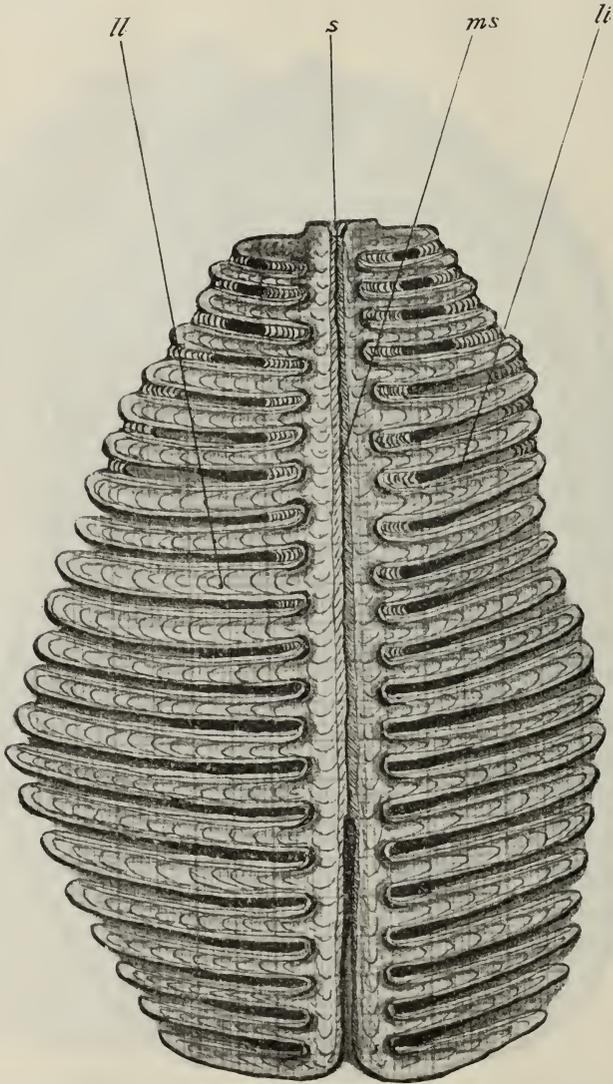


Fig. 6. Innenseite der Dorsalklappe. *li* Lateralincisionen der Dorsalklappe. *ll* Laterallappen der Dorsalklappe. *ms* Medianseptum der Dorsalklappe. *s* Schloßfortsatz.

Die Schale besteht aus zwei Schichten; die äußere, welche auf der Außenseite glatt war, bildet durch Einstülpung den medianen Kern der Quersepten. Leider ließ sich nicht ermitteln, ob diese

Schicht punktiert war. Auf dieser Außenschicht lagert die zweite Schicht, welche namentlich die Zwischenräume der Septen in dicken Lagen ausfüllt, welche durch eine feine, chagrinartige Granulierung ausgezeichnet ist.

b) Dorsalklappe. Die Dorsalklappe, welche im großen und ganzen den Umriß der Ventralklappe hat, war etwas kleiner wie jene. Entsprechend der flachen Krümmung der letzteren war auch die Dorsalklappe beinahe flach. Im übrigen war dieselbe durch die Lateralincisionen fiederförmig zerschlitzt, und in eine große Zahl von schmalen, leicht gekrümmten Laterallappen zerlegt, welche von vorn nach hinten an Größe zunehmen. Ob eine Medianincision vorhanden war, läßt sich mit Bestimmtheit nicht sagen, es ist dies aber sehr wahrscheinlich.

Der Schloßrand ist mäßig gerade, aber ziemlich kurz und legt sich fest unter den Vorsprung in der Ventralklappe. Die Seitenränder sind tief zerschlitzt, der Stirnrand war jedoch wohl nur durch die Medianincision geteilt.

Die Außenseite zeigt einen ziemlich breiten, kompakten Medianteil, der mit groben Granulationen bedeckt ist, auf dem in der Medianlinie eine schwache Furche angedeutet ist. Indem die Lateralincisionen nach vorn zu tiefer einschneiden, wird der kompakte Medianteil an Breite reduziert. Die Laterallappen sind stark gewölbt, vorn scharfrandig.

Auf der Innenseite bemerkt man ein kräftiges Medianseptum, das am Schloßrande in einen vollkommen rudimentären Schloßfortsatz endigt, nach vorn aber wahrscheinlich in eine Medianincision auslief. Das proximale Ende der Lateralincision ist im hinteren Teil gewöhnlich durch Verschmelzung der beiden Ränder geschlossen, aber eine ähnliche Verschmelzung tritt auch am distalen Ende ein, so daß die hinteren Lateralincisionen gewissermaßen nur noch Schlitze in der Schalendecke darstellen.

Muskeleindrücke nicht wahrnehmbar.

Die Dorsalklappe setzt sich ebenfalls aus zwei Schichten zusammen; die innere ist glatt und zeigt nur Anwachsstreifen; die äußere ist auf der Außenseite grob granuliert und demnach, wenn wir aus

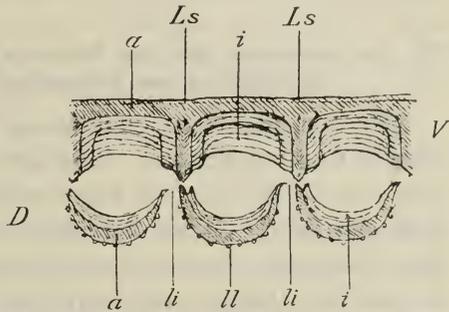


Fig. 7. Querschnitt durch Ventral- und Dorsalklappe. D Dorsalklappe. Ls Lateralsepten der Ventralklappe. V Ventralklappe. a äußere Schalschicht. i innere glatte Schicht. li Lateralincisionen der Dorsalklappe. ll Laterallappen der Dorsalklappe.

der Analogie mit *Oldhamina* schließen dürfen, auf der Innenseite punktiert.

Da die Muskeln schwach, wenn überhaupt nicht vollständig verkümmert waren, so ist eine Bewegungsfähigkeit beider Klappen gegeneinander ausgeschlossen. Durch direkte Beobachtung wurde erwiesen, daß die Dorsalklappe am Schloßrand mehr oder weniger fest mit der Ventralklappe verwachsen war, also völlig unbeweglich gegen jene war. Die Laterallappen lagen dabei derart auf den Lateralsepten der Ventralklappe, daß sich ihr Vorderrand fest auf jene legte, während zwischen dem Hinterrand und dem Vorderrand des nächstfolgenden Septums ein schmaler, offener Schlitz bleibt, durch welchen das Meerwasser in Verbindung mit den Branchien treten konnte.

III. Betrachtungen über die Ursachen der zerschlitzten Dorsalklappe und die Bildung von Lateralsepten in der Ventralklappe.

Wenn man nun eine Erklärung für die Ursache des höchst eigenartigen Baues der Schale von *Oldhamina* und *Lyttonia* sucht, so muß man dabei folgendes im Auge behalten. Die ganze Form der Dorsalklappe deutet darauf hin, daß dieselbe sehr wenig beweglich war. Eine Lateralbewegung, ein Gleiten war jedenfalls völlig unmöglich, da die Dorsalklappe von der Ventralklappe allseitig umschlossen war. Aber daß auch eine Bewegung dazu senkrecht, in ventro-dorsaler Richtung, also ein Öffnen und Schließen beider Klappen, nur schwer, wenn überhaupt ausgeführt werden konnte, wird am besten durch den rudimentären Schloßfortsatz der Dorsalklappe bewiesen. Die Muskelstränge, welche hieran hafteten, können kaum die Stärke eines dünnen Bindfadens besessen haben, sie waren also unzweifelhaft verkümmert und bei *Lyttonia* überhaupt nicht mehr funktionsfähig. Wenn wir der Dorsalklappe von *Oldhamina* auch eine gewisse Bewegungsfähigkeit zuerkennen mögen, so war eine solche bei *Lyttonia* jedenfalls ausgeschlossen, da die Dorsalklappe mit der Ventralklappe am Schloßrand verwachsen, also starr verbunden war.

Um aber doch eine Zirkulation des Meerwassers zu ermöglichen, setzte eine Zerschlitzung der Dorsalklappe ein, die sich so energisch entwickelte, daß dieselbe als ein merkwürdiges, blattförmiges Gebilde erscheint, das von dem Aussehen einer normalen Brachiopodenschale erheblich abweicht.

Die Erklärung für die Lateralsepten ist etwas schwieriger; man könnte dieselben als Stützen für die Lappen der Dorsalklappe auffassen, und in gewissem Sinne mögen sie auch diese Funktion ausgeführt haben, allein andre Ursachen mögen auch maßgebend gewirkt haben. Herr Professor BLOCHMANN machte mich freundlichst darauf

aufmerksam, daß die beiden Medianstämme des Mantelsinus jedenfalls in dem Raum zu beiden Seiten des Medianseptums gelegen haben. Davon zweigten sich die Seitenstämme ab und verliefen in Form von breiten, flachen, gefäßreichen Strängen zwischen je zwei Lateral lamellen. Der Reiz, welcher die Zerschlitung der Dorsalklappe hervorrief, wirkte jedenfalls auch auf die Ventralseite des Tieres und indem sich auf der dorsalen Seite die Seitenstämme des Mantelsinus regelmäßig zerteilten, setzte sich diese Teilung bei der ungemainen Dünne des Tieres auch auf die Ventralseite fort, wobei derjenige Teil des Mantels, welcher die äußere Schalschicht absonderte, jedenfalls so zerschlitzt wurde, daß die Folge davon die Absonderung der Lateralsepten war.

Die Lateralsepten der Ventralklappe sind also eine Folge der Zerschlitung der Dorsalklappe, und diese wiederum eine Folge der geringen Beweglichkeit der Klappen gegeneinander, da anders eine Zufuhr und Zirkulation des, für den Lebensprozeß des Tieres nötigen, Meerwassers unmöglich gewesen wäre.

Daß die Zwischenräume der Lateralsepten in der Tat zur Aufnahme der Seitenstämme des Mantelsinus dienten, wird am besten durch den Vergleich mit andern Brachiopoden erwiesen. Wenn man z. B. die Ventralklappe von *Rafinesquina expansa* untersucht, so bemerkt man die Eindrücke von zwei parallelen Medianstämmen, von welchen sich stark verästelte Lateralstämme abzweigen. Man denke sich die Seitenstämme einfach, statt verästelt und man hat genau das Bild, welches ein Ausguß der Ventralklappe von *Oldhamina* zeigen würde².

Im Anschluß hieran seien noch einige Bemerkungen über die Lebensweise der Lyttoniiden erwähnt. Die zarte, feine Schale von *Oldhamina* deutet jedenfalls darauf hin, daß diese Art in stillem ruhigen Wasser, mit der Dorsalklappe nach unten gerichtet, wahrscheinlich teilweise im Schlamm vergraben gelebt hat. *Oldhamina* gehörte also zum sessilen Benthon der Flachsee.

Lyttonia dagegen zeigt eine äußerst kräftige, große Ventralklappe, die einen gewissen Widerstand vertragen konnte. Da *Lyttonia* sich mit Vorliebe in den, aus zerriebenen Crinoidenstielgliedern zusammengesetzten, Crinoidenkalken findet, so scheint es mir wahrscheinlich, daß diese Art mehr bewegteres Wasser vorzog, wo sie ebenfalls mit der Dorsalklappe nach unten, ohne direkt festgewachsen zu sein, zum sessilen Benthon gehörte.

² Man könnte auch sagen das Bild, welches den Steinkern der Ventralklappe nach Entfernung der Schale zeigt.

IV. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Lyttoniiden.

WAAGEN ist nach eingehender Diskussion der Schalcharaktere zur Ansicht gelangt, daß die Lyttoniiden unter die Familie der Thecideiden einzureihen sei. Ich glaube auf Grund meiner Untersuchungen annehmen zu können, daß trotz einer gewissen scheinbaren Übereinstimmung in den Charakteren der Innenseite, eine tatsächliche Verwandtschaft zwischen den Lyttoniiden und Thecideiden nicht existiert. Es ist nämlich offenbar übersehen worden, daß bei *Megathyris* und *Thecidium* der Brachialapparat mit der Schale verwachsen ist. Nun zeigt aber weder *Lyttonia* noch *Oldhamina* die Spuren eines Brachialapparates und das Vorhandensein eines solchen ist meiner Ansicht nach auf eine irrtümliche Deutung der zerschlitzten Dorsalklappe zurückzuführen.

Es fragt sich nun, wo wir die nächsten Verwandten der Lyttoniiden zu suchen haben. Die allgemeine Form der Schale gibt in dieser Hinsicht bereits einen deutlichen Hinweis. Ähnliche, stark konkav-konvexe Schalen beobachten wir nur bei den Productiden und ihren Verwandten. Es liegt auf der Hand, daß die äußere Form einer konkav-konvexen Schale nicht so ohne weiteres für die Verwandtschaft maßgebend sein kann, und wir müssen, wenn möglich, noch einige weitere Merkmale auffinden, um darauf die Verwandtschaft zu begründen. Als solche möchte ich die Anordnung der Muskeleindrücke, namentlich aber die Form des rudimentären Schloßfortsatzes erkennen. In dieser Beziehung beobachten wir eine große Übereinstimmung mit den Productiden und ich bin darum geneigt, die Lyttoniiden als eine aberrante Familie in die Nachbarschaft der Productiden zu stellen. Daß natürlich eine große Reihe von Unterschieden existieren, braucht wohl kaum erwähnt zu werden.

Mit ein paar Worten möchte ich noch der Beziehungen zu *Keyserlingina* aus den carbonen (permischen?) Ablagerungen des Urals gedenken. Zwischen *Oldhamina* und *Keyserlingina* scheint auf den ersten Blick eine große Ähnlichkeit zu bestehen; bei genauerer Untersuchung ergeben sich jedoch gewisse Schwierigkeiten. Zunächst läßt sich der sogenannte Septalapparat der Ventralklappe von *Keyserlingina* eher mit der von innen gesehenen Dorsalklappe von *Oldhamina* vergleichen, als mit der Innenseite der Ventralklappe. Ich habe jedoch oben bemerkt, daß die Lateralsepten von *Oldhamina* aus zwei primären getrennten Lamellen bestehen. Man kann nun aus dem Septalapparat von *Keyserlingina* die Septen von *Oldhamina* dadurch ableiten, daß man zunächst die beiden Mediansepten zu einem, und je zwei aufeinander folgende Seitenlamellen ebenfalls zu einem Septum

verwachsen läßt, womit gleichzeitig eine Trennung am proximalen Ende verbunden ist. Wenn diese Ansicht richtig ist, so gehört *Keyserlingina* allerdings in die Nähe von *Oldhamina*, steht aber gleichzeitig auf einer niederen, morphologischen Stufe.

V. Geologische und geographische Verbreitung der Lyttoniiden.

Die Lyttoniiden sind bisher, soweit dieselben mit Sicherheit erkannt sind, nur im oberen Perm nachgewiesen worden. Dies gilt jedenfalls für die beiden Typen der Familie *Oldhamina* und *Lyttonia*, die in der Saltrange im mittleren und oberen Productuskalk, d. h. in der Virgal- und Chiderugruppe vorkommen. Dabei scheint es, als ob *Lyttonia* etwas früher auftritt als *Oldhamina* und möglicherweise auch früher ausstirbt als jene. *Lyttonia nobilis* erscheint nämlich zuerst im oberen Teil der Virgalgruppe in der danach benannten Zone der *Lyttonia nobilis*. In der höheren Zone der *Xenodiscus carbonarius* fehlt sie dagegen, ebenso wäre noch genauer festzustellen, ob die als *Lyttonia* bezeichneten Reste des oberen Productuskalkes in der Tat zu diesem Genus gehören, denn Fragmente namentlich der Dorsalklappe sind sehr schwer von *Oldhamina* zu unterscheiden, und Verwechslungen daher nicht ganz ausgeschlossen. Wenn somit die obere Grenze von *Lyttonia* noch nicht ganz sicher fixiert ist, so läßt sich dagegen die vertikale Verbreitung von *Oldhamina* genau feststellen. Dieses Genus tritt zum ersten Male in der Zone des *Xenodiscus carbonarius* auf, wo es einen großen Reichtum an Individuen entwickelt. Es setzt sich dann durch die ganze Chiderugruppe (oberer Productuskalk) fort, und stirbt etwa $5\frac{1}{2}$ engl. Fuß unter den ersten nachweisbaren Ceratiten und etwa $2\frac{1}{2}$ engl. Fuß unter der ersten zur Trias gerechneten Schicht mit *Gyrolepis*-Schuppen ganz plötzlich aus.

Im Himalaya findet sich *Lyttonia* im Productusschiefer (oberen Perm).

Bei Loping in China tritt *Lyttonia* in Schichten auf, die nach KAYSER dem Obercarbon angehören, wahrscheinlich aber auf Grund neuerer Untersuchungen als oberes Perm anzusehen sind.

Nach YABÉ findet sich *Lyttonia* auf Rikuzen in carbonen Schichten; da aber YABÉ wohl mit Recht annimmt, daß diese Schichten dem mittleren Productuskalk gleichzusetzen sind, so müßte man die Schichten mit *Lyttonia* auf Rikuzen ebenfalls als oberes Perm ansprechen.

Damit ist also eine ganz enorme horizontale Verbreitung der Lyttoniiden, welche von Japan durch China den Himalaya und die Saltrange reicht, erwiesen. Es wäre gleichzeitig bemerkenswert, daß

alle die bis jetzt bekannten Vorkommen sich auf einen verhältnismäßig schmalen Streifen zwischen dem 30. und 47. Grad nördlicher Breite verteilen und wenn man nur die asiatischen Fundorte in Betracht zieht, gar nur auf einen Streifen von 10° Breite (30.—40. Grad) beschränkt sind. Trotz dieser enormen horizontalen Verbreitung ist die vertikale Verbreitung eine sehr beschränkte. Nirgends treten die Lyttoniiden früher als in Obercarbon auf und wenn man die Fundorte von Loping und Rikuzen wie ich als Perm ansieht, so sind die Lyttoniiden auf die kurze Periode des oberen Perm beschränkt, dessen Schichten sie bis zur Oberbank der paläozoischen Ära charakterisieren würde. In diesem Sinne wären die Lyttoniiden als eine charakteristische Leitform des oberen Perm aufzufassen. Jedenfalls ist bemerkenswert, daß gerade diese Periode eine solche Reihe von aberranten Formen wie *Richthofenia*, *Oldhamina*, *Lyttonia*, wozu auch noch der merkwürdige *Productus mytiloides* kommt, gezeitigt hat, eine Beobachtung, die auch bereits SCHELLWIEN gemacht hat. Man gewinnt ganz unwillkürlich den Eindruck, als ob die paläozoischen Brachiopoden kurz vor ihrem endgültigen Erlöschen noch einmal unter Entfaltung ihrer ganzen Lebenskraft zu einer großen Blüte gelangt sind, daß aber vielleicht gerade diese aufs höchste gesteigerte Entwicklung gleichzeitig den Keim des baldigen Aussterbens in sich trug, der sich zunächst in der Ausbildung aberranter, wenig widerstandsfähiger, vielleicht sogar degenerierter Formen äußerte.

Diskussion:

Herr Prof. BLOCHMANN hält die von dem Vortragenden gegebene Deutung für durchaus zutreffend unter Hinweis auf die Anordnung des Mantelsinus bei rezenten Formen.

Vortrag des Herrn Prof. V. HÄCKER (Stuttgart):

Bericht über die Tripyleen-Ausbeute der Deutschen Tiefsee-Expedition.

Als mir vor anderthalb Jahren von Herrn Prof. CHUN der Vorschlag gemacht wurde, die Tripyleen der Deutschen Tiefsee-Expedition zu bearbeiten, bin ich mit größtem Vergnügen darauf eingegangen. Denn es wurde mir damit die längst erwünschte Gelegenheit gegeben, auf dem Gebiet der Protozoen eigne zellgeschichtliche Erfahrungen zu sammeln.

Als ein doppeltes Glück habe ich es aber begrüßt, daß mir gerade die Tripyleen der Tiefsee zugefallen waren, und daß ich so eine

Entdeckungsreise machen durfte in diese unterseeische Wunderwelt, die, wie keine andre, eine Welt der Schönheit ist und hinter der äußeren Formenschönheit noch eine solche Fülle von Rätselfen verschlossen hält.

An die Übergabe des Materials hatte der Leiter der Expedition den Wunsch geknüpft, daß die Bearbeitung recht vorangehen möge. Es wäre mir unter den für mich bestehenden Arbeitsbedingungen nicht möglich gewesen, diesem Wunsche nachzukommen, wenn mir nicht Herr Prof. CHUN in liberalster Weise die Mittel des Expeditionsfonds zur Verfügung gestellt hätte und wenn es mir nicht gelungen wäre, in Fräulein MARIAN MÜLBERGER eine vortreffliche zeichnerische Hilfe und Mitarbeiterin zu gewinnen.

Sehr willkommen ist es mir gewesen, daß mir im Frühjahr dieses Jahres durch Herrn Kollegen VANHÖFFEN auch die Tripyleen-Ausbeute der Deutschen Südpolexpedition zur Verfügung gestellt wurde. Da der »Gauß« ähnliche Meeresgebiete, wie die »Valdivia«, jedoch zu anderer Jahreszeit, besuchte, so hat mein Untersuchungsmaterial, nach verschiedenen Richtungen hin, eine wertvolle Ergänzung erfahren.

Ich möchte zunächst einige Mitteilungen über den Formenreichtum, die horizontale und vertikale Verbreitung der Tripyleen im allgemeinen machen.

Es ist in erster Linie zu sagen, daß in dem Material der »Valdivia« sämtliche HÄCKELSche Familien vertreten sind und daß ich keine Veranlassung gefunden habe, neue Familien aufzustellen.

Es soll noch hinzugefügt werden, daß zwei der HÄCKELSchen Familien, die Cölographiden und Cölodendriden, in dem antarktischen *Coelechinus wapticornis* n. sp. (Fig. 1) ein eigentliches Verbindungsglied gefunden haben. Diese Art entspricht einerseits in bezug auf die Beschaffenheit und Anordnung der Stacheln nahezu vollkommen dem in wärmeren Meeresgebieten weit verbreiteten *Coelodendrum furcatisimum*, andererseits finden sich alle jene merkwürdigen Differenzierungen des Schalenaufsatzes vor, welche für die Cölographiden charakteristisch sind und auf welche neuerdings A. LANG wieder die Aufmerksamkeit weiterer Kreise gelenkt hat, indem er in seinen »Protozoen« die Cölographide *Coclospathis ancorata* als Beispiel eines hochdifferenzierten einzelligen Organismus gewählt hat.

Mit einem gewissen Bedauern habe ich mich genötigt gesehen, das formenprächtige Geschlecht der Orosphäriden aus dem Verband der Tripyleen auszuschalten und den Thalassosphäriden anzureihen. Die Beschaffenheit der Zentralkapsel und die eigentümliche Art der Sporenbildung lassen eine nähere Verwandtschaft mit der Gattung

Thalassozanthium erkennen, mit welcher sie auch die gleichmäßige Verbreitungsweise gemein haben¹.

Das Verhältnis der im »Valdivia«-Material vorhandenen Arten zu den von HAECKEL beschriebenen ist in den einzelnen Formengruppen

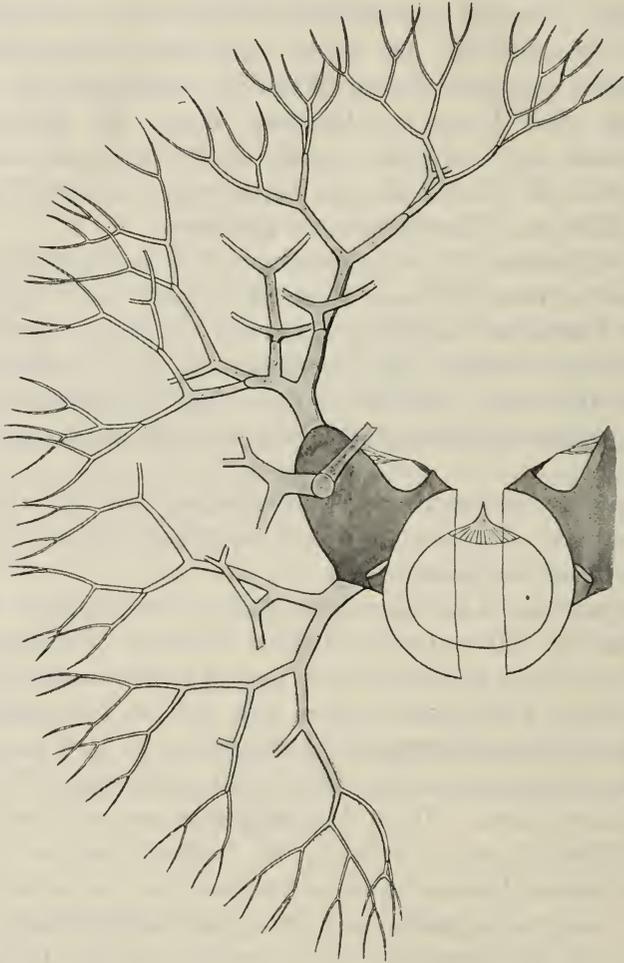


Fig. 1. *Coelechinus wapiticornis* n. g. n. sp., Zwischenform zwischen den Cölodendriden und Cölographiden.

ein verschiedenes. In Familien mit vorwiegend pelagischen Formen,

¹ Schon BORGERT (Vorbericht über einige Phäodarien-Familien der Plankton-Expedition, Erg. d. Pl.-Exp., Bd. I, A, 1892) hat betont, daß auf der südlichen Hälfte der Reiseroute des »National« fast jeder Fang einzelne, meist 1—5, Orosphäriden enthielt. Die »Valdivia« erhielt in etwa zwei Dritteln aller Vertikalnetzzüge jeweils einzelne Exemplare von *Orosцена*, *Oroplegma* oder *Thalassozanthium*.

z. B. bei den Challengeriden, decken sich die Bestände nahezu vollkommen, wie denn auch die von BORGERT und den skandinavischen Forschern aufgestellten novae species keineswegs als »gute« Arten, sondern höchstens als lokale Unterarten zu betrachten sind.

In andern, mehr in den Tiefenschichten verbreiteten Familien ergab sich dagegen eine ziemlich große Ausbeute an neuen und interessanten Formen, wie ich dies später speziell für die Tuscaroriden noch zeigen werde.

Bei mehreren dieser Familien, so bei den Aulacanthiden, steht freilich dem Gewinn an neuen Formen die Notwendigkeit gegenüber, die HAECKELschen Arten zu Unterarten zu degradieren und miteinander gruppenweise zu guten Arten (LINNÉschen Kollektivarten) zu vereinigen.

Um die veränderte Sachlage, welche durch die reiche Ausbeute der »Valdivia« in dieser Hinsicht geschaffen worden ist, zu kennzeichnen, möchte ich die Gattung *Aulospathis* als Beispiel vorführen.

Diese Gattung ist dadurch charakterisiert, daß die Radialstacheln zwei Wirtel von Ästen tragen, von denen der eine am Ende des Stachels, der andre etwas unterhalb desselben gelagert ist (Fig. 2 *c*).

Je nachdem das den äußeren Wirtel tragende Stachelende blasig aufgetrieben ist (Fig. 2 *h* u. *k*) oder nicht, und je nach der Zahl der Äste unterscheidet HAECKEL zwei Untergattungen und zehn Arten, von welchen er aber selber sagt, daß sie wegen der außerordentlich variablen Verhältnisse, welche die Stacheläste zeigen, als »Darwinian species« zu bezeichnen sind.

Ich habe Station für Station die immer nur in geringer Zahl vorhandenen *Aulospathis*-Individuen der »Valdivia«-Ausbeute durchmustert und bin zu dem Resultat gelangt, daß in der Tat wenigstens die HAECKELschen Arten und einige andre Formen sämtlich ineinander übergehen und daher nur den Rang von nebeneinander vorkommenden Rassen, bzw. geographischen Unterarten haben.

Welche dieser Unterarten die eigentliche Stammform darstellt, mag zunächst dahingestellt sein. In der Gegenwart ist jedenfalls *Au. triodon* (Fig. 2 *d*) die verbreitetste Form und mit ihr sind fast alle übrigen direkt oder indirekt durch Zwischenstufen verbunden. So finden wir auf der Route der »Valdivia« nördlich des Äquators neben *Au. triodon* und mit ihr durch Übergänge verbunden *Au. tetradon* (Fig. 2 *e*), in den äquatorialen Gegenden des Atlantischen Ozeans und ebenso in den entsprechenden Gebieten des Indischen schließt sich an *triodon* und *tetradon* die Form *aulodendroides* (n. subsp.) mit zerstreut stehenden Proximalästen und spindelartig aufgetriebenem

Schafte an (Fig. 2 *a—b*), südlich des Äquators geht *triodon* ganz allmählich in *diodon* (Fig. 2 *e*) über und steht mittelbar durch diese Form mit *monodon* (n. subsp., Fig. 2. *f*) in Verbindung. Die wärmeren Gegenden der Ozeane scheinen auch den Mutterboden für die Formen

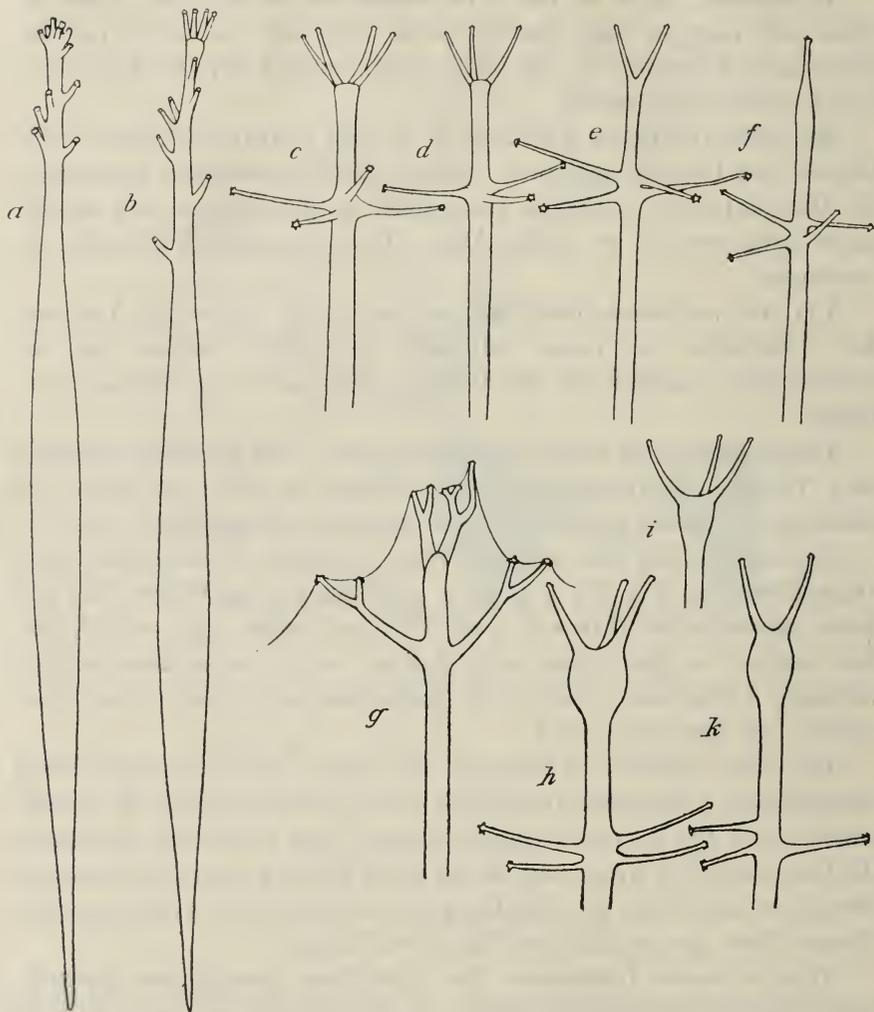


Fig. 2. Geographische Unterarten von *Aulospathis variabilis* (HAECKEL); *a* und *b* *aulodendroides* n. subsp., *c* *tetradon* (HAECKEL), *d* *triodon* (HAECKEL), *e* *diodon* (HAECKEL), *f* *monodon* n. subsp., *g* *hexodon* (HAECKEL), *h* *trifurca* (HAECKEL), *i* Zwischenform zwischen *triodon* und *trifurca*, *k* *bifurca* (HAECKEL).

trifurca und *bifurca* (Fig. 2 *h* u. *k*) zu bilden. In diesen Gebieten finden sich nämlich zwischen *trifurca*—*bifurca* einerseits und *triodon*—*diodon* andererseits alle Übergangsstufen (z. B. Fig. 2 *i*), während in den kälteren Meeren eine stärkere Emanzipation wenigstens der Unter-

art *bifurca* eingetreten zu sein scheint. Im Gegensatz zu den meisten bisher genannten Formen, welche in ausgeprägter Weise den Charakter von geographischen Unterarten tragen, scheinen die HÄECKEL'Schen Arten *hexodon* und *furcata* keine lokal begrenzte Verbreitung zu haben, wenigstens zeigt *triodon* in nahezu allen Meeresteilen hier und da die Neigung zu einfacher oder doppelter Gabelung der Terminal- und Proximaläste (Fig. 2 *g*) und führt auf diese Weise zu den beiden gabelästigen Typen hinüber.

Wir hätten also das Beispiel einer wahrhaft kosmopolitischen Großart vor uns, welche die Tendenz hat, in den einzelnen Meeresgebieten Rassen und lokal begrenzte Unterarten zu bilden, und alle hier aufgezählten Formen würden folgerichtig ternär zu benennen sein, z. B. *Aulographis variabilis triodon*, *Au. v. tetradon* usw. Eine Ausnahmestellung nimmt nach dem bisher vorliegenden Material die in der antarktischen Trift verbreitete *Aulographis pinus* n. sp. (Fig. 3) ein, für welche Übergänge zu *triodon* oder zu einer der andern Formen fehlen und welche daher bis auf weiteres als eine zweite, selbständige Art zu betrachten ist.

Die besprochenen Verhältnisse legen die Frage nahe, ob bei der Bildung der einzelnen Rassen und geographischen Unterarten ein Einfluß des äußeren Mediums in deutlicher Weise vor Augen tritt. Wir müssen uns in erster Linie darüber Klarheit zu verschaffen suchen, welche biologische Bedeutung die Stacheln der Aulacanthiden, insbesondere auch deren Äste und Spathillen², d. h. die Hakenkranzähnlichen Endbildungen, haben. HÄECKEL spricht sich in dieser Hinsicht nicht bestimmt aus, jedoch geht aus einigen Andeutungen³ hervor, daß er auch bei den Aulacanthiden diesen so verschiedenartigen Differenzierungen die Bedeutung von Schutz- und Fangapparaten zuerkennen will. Ich habe gleich von Anfang an, während des Sortierens, auf alles geachtet, was etwa auf diesen Punkt Licht werfen könnte, und bin zunächst von der Ansicht abgekommen, daß die Äste und Spathillen irgend eine direkte Beziehung zur Nahrungsaufnahme haben könnten, in dem Sinne etwa, daß die vorzugsweise aus Diatomeen bestehende Nahrung durch die Häkchen der Spathillen festgehalten wird⁴.

Vielmehr weisen die Befunde mit Bestimmtheit auf eine andre Hauptfunktion hin. Überall da, wo der Weichkörper einen guten

² Von σπαθίς (σπάθη), Quirl, Wirtel.

³ HÄECKEL, Report Challenger, V. 18, 1887, p. 1540, 1572.

⁴ Es soll damit nicht gesagt sein, daß nicht auch bei den Aulacanthiden wirkliche Fangapparate vorkommen. Vielleicht haben die Ankerfäden von *Aulographis xethesios* (FOWLER) eine entsprechende Funktion.

Erhaltungszustand zeigt, läßt sich mit Sicherheit erkennen, daß das äußere Sarkodehäutchen, welches die Gallerte oder das Calymma umgibt, sich über sämtliche Spathillen wie ein Baldachin oder ein Zelttuch herüberspannt (Fig. 2 g, 3). Nirgends treten die Spathillen über

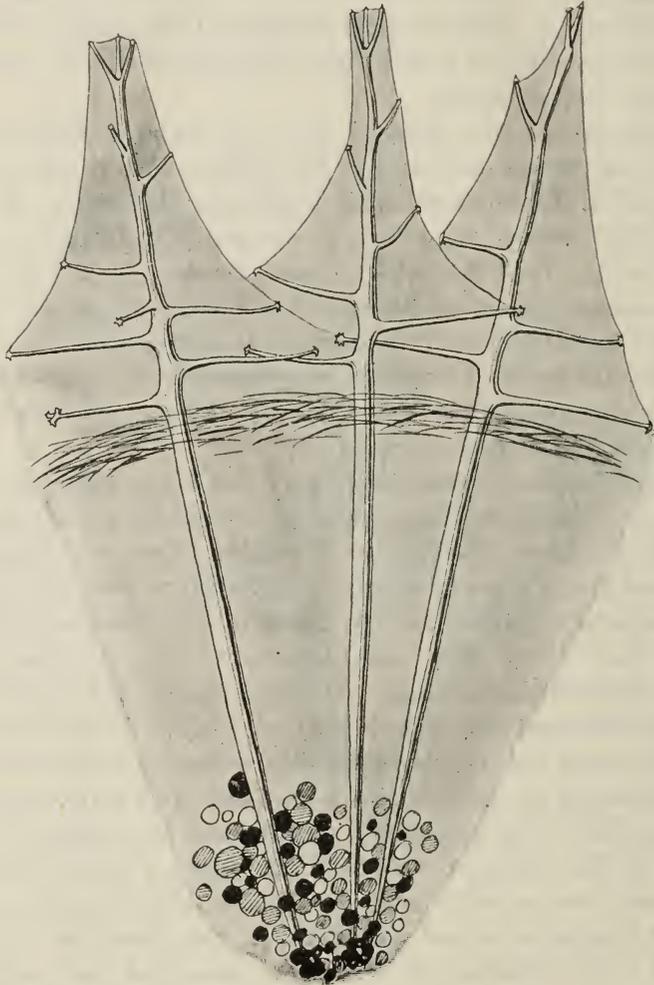


Fig. 35. *Aulospathis pinus* n. sp. (Antarktis; Schließnetzfang, Atl. 40° N.)

diese extrakalymmale Sarkode heraus und nirgends läßt sich mit Sicherheit nachweisen, daß etwa ein spathillentrager Stachelast ganz in der Tiefe des Calymma gelegen ist. Es kann also, soviel ich

⁵ Die Figur 3 ist insofern nicht ganz richtig, als neueren Präparaten zufolge der Mantel von Tangentialnadeln auf der Höhe der unteren Etagen der Seitenäste der Radialstacheln liegt.

sehe, kaum bezweifelt werden, daß die Äste und Spathillen in erster Linie als Stützapparat für das die Gallerte umhüllende, die Nahrungsaufnahme vermittelnde äußere Sarkodehäutchen dienen, daß sie also nur indirekt mit der Ernährung im Zusammenhang stehen.

Neben dieser Hauptfunktion kommen aber den Stacheln offenbar noch mehrere andre Funktionen zu. Es ist wohl anzunehmen, daß sie gegen Feinde verschiedener Art als Schutzapparat dienen und daß sich so die stützende und schützende Funktion kaum voneinander trennen lassen, sowenig dies bei schalenartigen Außenskeletten organischer oder anorganischer Natur der Fall ist.

Indem ferner, wenigstens bei der Gattung *Aulospathis*, die oberflächliche Sarkodeschicht durch die Terminaläste der Stacheln vielfach ausgebuchtet wird, wird eine Oberflächenvergrößerung des Tieres herbeigeführt, welche einerseits die Berührung mit dem umgebenden Nährmaterial begünstigt, andererseits das Schwebevermögen erhöht (Fig. 3). So dienen denn die Nadeln gleichzeitig auch als Fangapparat und als Schwebepapparat⁶ und wir haben also ein schönes Beispiel dafür, wie die Natur mit einfachen architektonischen Mitteln gleichzeitig eine ganze Anzahl von Zwecken erreicht.

Bei dieser funktionellen Vielseitigkeit der in Frage stehenden Organisationen ist es klar, daß die Beziehungen zwischen Form und Medium nicht so klar und eindeutig hervortreten, wie dies z. B. nach SCHIMPER bei den Schalenfortsätzen der Peridineen der Fall ist. So sind denn auch bisher meine Versuche erfolglos gewesen, im einzelnen Falle zu ermitteln, weshalb die Zahl der Äste und Spathillen vermehrt oder vermindert wird, weshalb die Stachelenden in Form einer blasigen Auftreibung ein Postament für die Terminaläste bilden, in ähnlicher Weise, wie dies bei manchen *Aulographis*-Arten wiederkehrt, oder weshalb der Schaft, offenbar zur Erhöhung der Druckfestigkeit, eine spindelförmige Anschwellung erhalten hat. Ich muß mich hier mit der ganz allgemeinen Feststellung begnügen, daß bei *Aulospathis* ebenso wie bei einigen andern Gattungen (*Aulographis*,

⁶ Angesichts des Umstandes, daß die Aulacanthiden-Stacheln, und zwar gerade die unverletzten, auf Kanadabalsampräparaten häufig lufthaltig sind, könnte man zu der Ansicht verleitet werden, daß dieselben auch im lebenden Zustand gashaltig sind und demzufolge den eigentlichen Schwebepapparat darstellen. Indessen hat schon HAECKEL gezeigt, daß die Stacheln in ihrem Innern eine gallertige Flüssigkeit enthalten. Herr Kollege RHUMBLER hatte vor kurzem die große Freundlichkeit, mir nach Untersuchung von lebenden Aulacanthiden zu bestätigen, daß die Stacheln während des Lebens nicht mit einer Gasart, sondern mit irgend einer Flüssigkeit oder Gallerte gefüllt sind.

Coelechinus u. a.), im Kaltwasser der Antarktis die Zahl der Stacheln selber und ihrer Äste und damit also die Zahl der Stützpunkte für die Plasmahaut eine beträchtliche Vermehrung zeigt. So zeichnen sich *Aulospathis pinus*, *Aulospathis diodon*, ebenso wie z. B. *Aulographis pandora antarctica*, *Coelechinus wapiticornis* u. a., durch ein auffällig struppiges, stacheliges Aussehen aus im Vergleich mit den ihnen korrespondierenden, oder nahestehenden Formen der wärmeren Meeresabschnitte, und wenn sich auch bisher keine direkte Beziehung zur physikalisch-chemischen Beschaffenheit des Wassers ermitteln läßt, so führt doch die Summe der Erscheinungen zu der Auffassung, daß diese Konvergenzbildungen durch eine derbere Konsistenz des Plasmas bedingt sind und damit indirekt zu den physikalischen, insbesondere auch zu den osmotischen Verhältnissen der Umgebung in Beziehung stehen⁷.

Wir haben in der Gattung *Aulospathis* einen Formenkreis kennen gelernt, welcher eine ganze Reihe von lokalen, auf einzelne größere Meeresteile beschränkten Unterarten (*aulodendroides*, *monodon* u. a.) aufweist. Neben dieser Art von Variabilität ist bei den Tripyleen eine andre weit verbreitet. Bei vielen Formen, so bei Challengeriden, Tuscaroriden u. a. zeigt sich ein individueller und zwar ausgesprochen sprungweiser Wechsel zwischen zwei oder höchstens drei Typen. Handelt es sich speziell um die Zahl der Stacheln, so ist bemerkenswert, daß die nebeneinander vorkommenden Zahlen eine einfache Reihe zu bilden pflegen: so besitzt z. B. *Challengerion swirei* 0, 1 oder 2 Stacheln, *Tuscarusa tubulosa* 3, 4 oder 5, *Tuscarusa passercula* 4, 5 oder 6 Aboralstacheln usw. Es kommen, wenigstens bei den Tuscaroren, niemals Individuen vor, welche unausgebildete Stacheln aufweisen und also eine Art Übergangsstufe repräsentieren, d. h. es finden keine gleitenden Übergänge zwischen den einzelnen Typen statt. Vielmehr haben wir hier ein besonders klares, zoologisches Beispiel vor uns, in welchem die Individuen gewissermaßen eine Auswahl haben zwischen wenigen, sprungweise ineinander übergehenden, der Art zur Verfügung stehenden Anlagen, und man wird lebhaft an die Anschauungen erinnert, welche DE VRIES vom Standpunkt seiner Mutationstheorie aus bezüglich der Entstehung von »Halbrassen« und »Mittelrassen« entwickelt hat, insbesondere an seine Auseinandersetzungen über den mehrblättrigen Klee und die tricotylen Keimpflanzen.

Ich glaube gezeigt zu haben, daß die Tripyleen noch manchen interessanten Beitrag für die Lehre von der Artbildung zu liefern

⁷ Nachtrag bei der Korrektur. Ich hoffe über diese Verhältnisse demnächst an anderer Stelle Näheres berichten zu können.

imstande sind und gehe nun zu einigen Bemerkungen über die Horizontalverbreitung der Tripyleen über.

Dank den reichen Fängen im Antarktischen und Indischen Ozean läßt die »Valdivia«-Ausbeute viel deutlicher, als dies bisher möglich war, hauptsächlich eine Erscheinung hervortreten, nämlich den Gegensatz zwischen Warmwasser- und Kaltwasserformen, d. h. zwischen Formen, welche ausschließlich die wärmeren Gebiete der drei großen Ozeane, und solchen, welche ausschließlich die Eismeer und die von ihnen ausgehenden kalten Strömungen bewohnen.

Von den ersteren sind nicht wenige Arten auf die eigentlich äquatorialen Gebiete der drei Ozeane beschränkt, also auf drei Verbreitungszentren, von welchen jedenfalls zwei, nämlich das tropisch-atlantische und das tropisch-indische, seit der Eocänzeit durch weite Meeresstrecken getrennt sind, in welchen sich keine Spur von den betreffenden Arten vorfindet. So hat z. B. der »Challenger« die *Tuscarusa bisternaria* an einem einzigen Punkt des Stillen Ozeans, im Gebiete der nordäquatorialen Strömung gefischt. Dieselbe Art wurde dann von der »Valdivia« im Guineastrom und ebenso südlich von Ceylon aufgefunden.

Ein vollkommenes Gegenstück zu diesen triozeanischen Warmwasserformen bilden diejenigen Kaltwasserformen, welche gleichzeitig in beiden Eismeer verbreitet sind und vielleicht als amphipol bezeichnet werden können. Hierher gehören vor allem mehrere Cannosphäriden, Aulosphäriden und Sagosphäriden, z. B. die im nördlichen und südlichen Eismeer gleichmäßig verbreitete *Cannosphaera antarctica* HAECKEL, ferner *Auloscena verticillus* HAECKEL, welche bisher nur in der Irmingersee, im Labradorstrom und im Antarktischen Ozean gefischt wurde, und die von BORGERT aus der Irmingersee beschriebene *Sagenoscena irmingeria*, welche sich in meinem antarktischen Materiale wiederfand.

Während die Verbreitungsweise der triozeanischen Formen sich wohl nur dadurch erklären läßt, daß die von ihnen bewohnten Gebiete früher in engerem Zusammenhang standen, und so vielleicht gewisse Rückschlüsse geologischer Natur gestattet, weisen einzelne Befunde darauf hin, daß zwischen den beiden polaren Gebieten ein unterseeischer Zusammenhang besteht, insofern die Bewohner der Eismeer in den wärmeren Gebieten auf größere Tiefen beschränkt sind.⁸ Die bereits erwähnte *Aulospathis pinus* z. B. wurde von der »Valdivia«

⁸ Die Annahme eines derartigen unterseeischen Zusammenhangs zwischen den beiden polaren Gebieten ist zuerst von CHUN gemacht worden. (C. CHUN, Die Beziehungen zwischen dem arktischen und antarktischen Plankton, Stuttgart 1897. S. 60.)

und ebenso vom »Gauß« nahezu ausschließlich in der antarktischen Trift und besonders im Treibeisgebiete mittels des Vertikalnetzes erbeutet. Ganz unvermittelt wurde aber dieselbe Art auch einmal an einer Station des Nordatlantischen Ozeans, zwischen Portugal und den Azoren, und zwar mittels des Schließnetzes aus einer Tiefe von 1550—1850 m, heraufgeholt. Nun ist allerdings speziell für diese Art ein arktisches Vorkommen noch nicht nachgewiesen, aber immerhin geben dieser und einige ähnliche Funde einen Fingerzeig, in welcher Weise die faunistische Übereinstimmung des nördlichen und südlichen Eismeereres zustande gekommen sein mag.

Ich möchte noch mit einigen Worten auf die Warmwasserformen zurückkommen. Es fielen mir beim Sortieren sehr bald die außerordentlich regelmäßigen Zahlenverhältnisse auf, welche die häufigeren Formen in dem vom Vertikalnetz heraufgebrachten Materiale zeigen. Die folgende Tabelle gibt den Inhalt je eines Gläschens von 4 Stationen, zwei atlantischen und zwei indischen, an:

	St. 46 V. 3000	St. 49 V. 3500	St. 182 V. 2400	St. 218 V. 2500
<i>Aulacantha</i>	27	36	zahlreich	1
<i>Aulographis pandora</i>	2	24	4	8
<i>Aulographis</i> , andre Arten (<i>can-</i> <i>delabrum</i> , <i>pulvinata</i> usw.) .	einzeln	4	1	0
<i>Auloceros</i> sp.	9	11	6	7
<i>Aulospathis</i> sp.	1	1	0	1
<i>Coelodendrum furcatissimum</i> .	3	zahlreich	zahlreich	14
<i>Coelographis</i> sp., <i>Coelodecas</i> sp.	0	14	6	4
<i>Gaxelletta</i> sp.	Reste	2	Reste	0
<i>Castaneliden</i> , große Formen	zahlreich	massenhaft	einzeln	massenhaft
<i>Tuscarora</i> sp.	1	18	5	18
<i>Orosceua</i> sp.	0	4	5	1
<i>Thalassocanthium</i>	2	1	0	0

Wir sehen aus der Tabelle, daß unter den Aulacanthiden fast immer *Aulacantha* und zwar meist *Au. scolymantha* die vorherrschende Form ist. Seltener (z. B. St. 218) tritt die gewöhnlich an zweiter Stelle stehende *Aulographis pandora* in den Vordergrund. Daneben treten fast immer einige wenige Individuen der selteneren *Aulographis*-Arten, ferner eine weitverbreitete *Auloceros*-Art, sowie mit merkwürdiger Regelmäßigkeit ein paar Exemplare der einen oder andern *Aulospathis*-Art auf. Zum eisernen Bestand der Vertikalnetzfünge gehören in den wärmeren Gebieten ferner: *Coelodendrum furcatissimum* in wechselnder Individuenzahl, einzelne Cölographiden, große Castaneliden, Tuscaroren, sowie Reste von *Gaxelletta*, endlich, wie bereits

früher erwähnt wurde, mit großer Regelmäßigkeit einzelne Exemplare von *Oroslena* und *Thalassozanthium*.

Je mehr das Studium der Tiefseeformen und insbesondere der Tiefsee-Tripyleen die engen Wechselbeziehungen zutage fördert, welche schon die äußerlich erkennbare Organisation dieser Formen zu der Beschaffenheit des Mediums zeigt, um so weniger wird es Wundernehmen, wenn man sieht, daß sich in einer Umgebung von großer Stabilität im Laufe ungeheurer Zeiträume auch stabile Zahlenverhältnisse herausgebildet haben.

Ich wende mich nun zur Besprechung der Vertikalverbreitung der Tripyleen. Die Plankton- und Vertikalnetzfänge, namentlich aber die mit dem Schließnetz ausgeführten Stufenfänge geben uns ein ziemlich deutliches Bild von der Verteilung der Arten in vertikaler Richtung und gewähren auch eine Handhabe, um gewisse feste Beziehungen zwischen Organisation und Medium aufzustellen.

Es war mir zuerst bei den Challengeriden und Conchariden die zunächst überraschende Tatsache aufgefallen, daß die pelagischen, aus den Planktonfängen stammenden Formen, abgesehen von der Zentralkapsel, durchweg nur spärliche Reste des Weichkörpers aufweisen, daß dagegen die Gehäuse der in sehr großen Tiefen (2000 bis 5000 m) gefischten Formen geradezu vollgepfropft mit Phäodellen und Diatomeenresten sind, mit einem Wort, daß, ganz gegen die Erwartung, die Oberflächenarten einen viel weniger guten Erhaltungszustand des Weichkörpers zeigen, als die Tiefenbewohner. Eine eingehendere Untersuchung führte zu der Anschauung, daß diese Verschiedenheit offenbar bedingt ist durch die zartere oder derbere Beschaffenheit des Plasmas, insbesondere der extrakalymmalen Hautschicht, bzw. durch deren geringere oder größere Resistenz gegen Druckunterschiede.

Diese bei den Challengeriden und Conchariden gewonnenen Ergebnisse werfen ein Licht auf verschiedene andre Beobachtungen, insbesondere auf die zunächst befremdende Tatsache, daß die Aulosphäriden und Sagosphäriden fast niemals auch nur eine Spur von dem Weichkörper zeigen. Die Zentralkapsel sitzt frei und lose innerhalb der Gitterschale, wie ein Vogel im Käfig (s. u. Fig. 21). Dieses Verhalten erklärt sich nun ohne weiteres dadurch, daß die Aulosphäriden und Sagosphäriden zu einem großen Teil pelagische, d. h. in den Oberflächenschichten lebende Formen sind; jedenfalls aber nicht in sehr große Tiefen heruntergehen.

Speziell bei den Challengeriden treten noch andre regelmäßige Unterschiede in der Organisation der Oberflächenformen und derjenigen der Tiefenbewohner hervor, Unterschiede, von denen

wenigstens einige zu den besonderen Lebensbedingungen in Beziehung gesetzt werden können.

Ich führe als Beispiel zwei *Challengeria*- (*Protocystis*-)Arten vor, welche sich durch das einzählige ungeteilte Peristom von allen andern Challengeriden unterscheiden: *Challengeria Naresii* (Fig. 4 a) ist eine Tiefenform, welche in Schließnetzfangen aus 900—2700 m und außerdem nur in sehr tiefgehenden Vertikalnetzjügen vorgefunden wurde, *Ch. xiphodon* (Fig. 4 b) ist eine weitverbreitete Oberflächenform, welche von der »Valdivia« fast ausschließlich in Plankton-

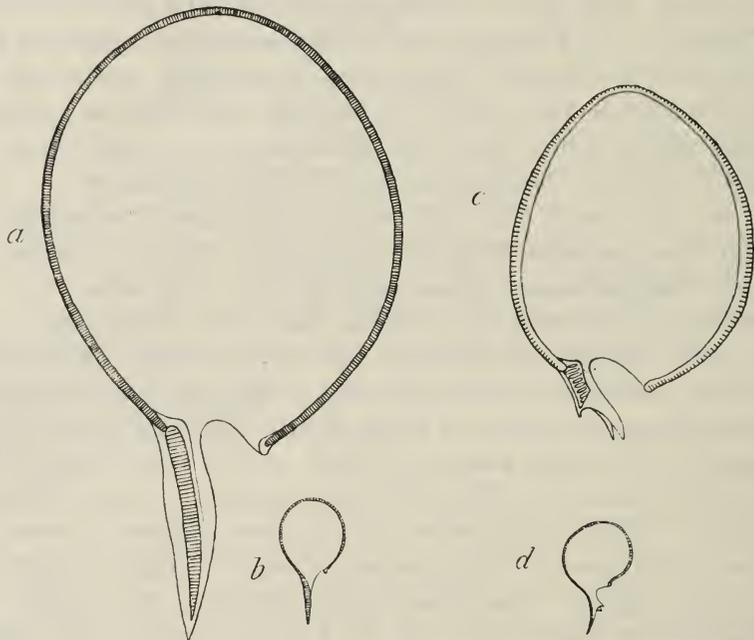
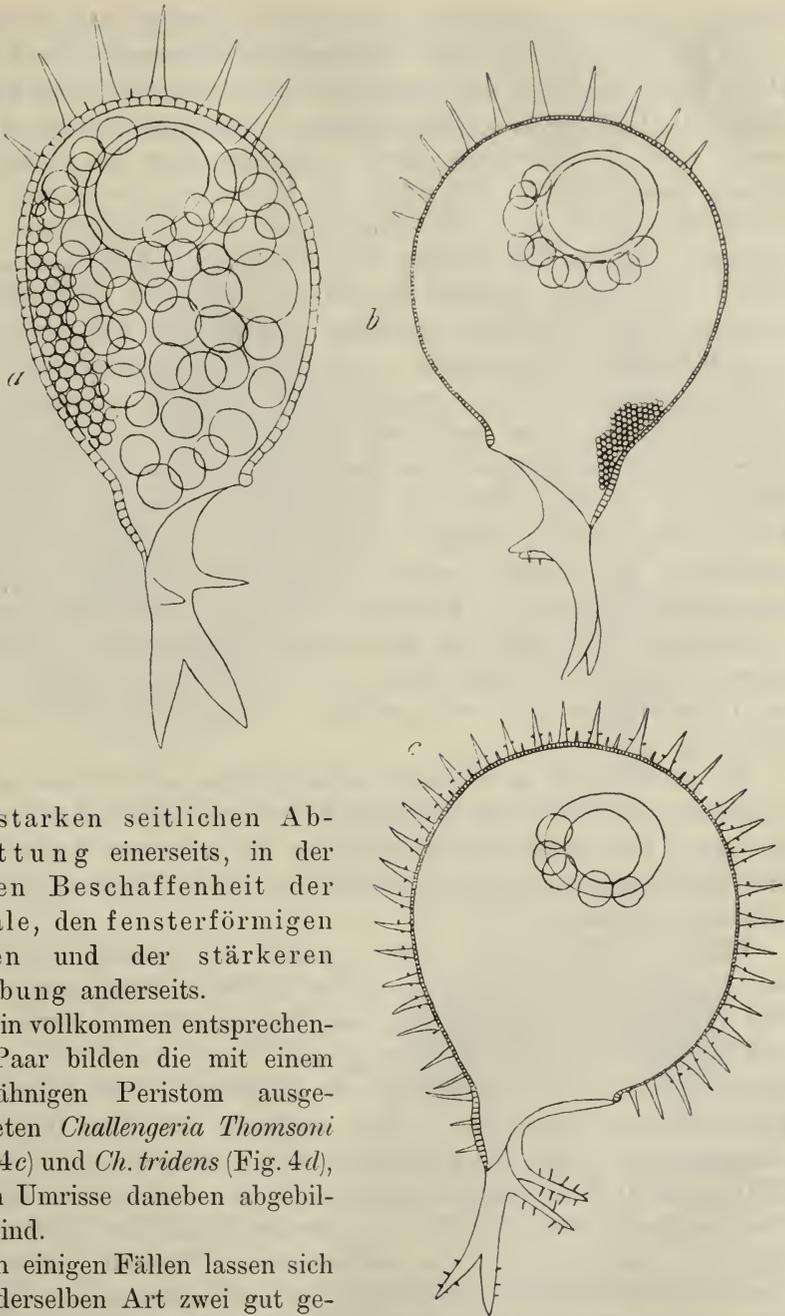


Fig. 4. a. *Challengeria Naresii*, Tiefenform. b. *Ch. xiphodon*, Oberflächenform. c. *Ch. Thomsoni*, Tiefenform. d. *Ch. tridens*, Oberflächenform.

fängen aus Tiefen von 0—200 m erbeutet wurde. Es fällt in erster Linie der ungeheure Größenunterschied auf: die Schalenlänge von *Ch. Naresii* beträgt ohne das Peristom 0,576 mm, mit dem Peristom 0,856 mm, *Ch. xiphodon* ist ohne Peristom 0,088, mit demselben 0,136 mm lang⁹. Demnach beträgt die Größe der ersteren Form das 6—7fache von der zweiten. Weitere Unterschiede liegen in der Derbwandigkeit, in den feinen kanalförmigen Poren und in

⁹ Der Güte der Herren Kollegen NORDGAARD und JÖRGENSEN in Bergen verdanke ich eine Anzahl von Präparaten, welche die in den nordischen Meeren gefundenen Challengeriden enthalten und mir bei der Feststellung der Identität der Arten große Dienste geleistet haben.



der starken seitlichen Abplattung einerseits, in der zarten Beschaffenheit der Schale, den fensterförmigen Poren und der stärkeren Wölbung anderseits.

Ein vollkommen entsprechendes Paar bilden die mit einem dreizähligen Peristom ausgestatteten *Challengeria Thomsoni* (Fig. 4c) und *Ch. tridens* (Fig. 4d), deren Umrisse daneben abgebildet sind.

In einigen Fällen lassen sich von derselben Art zwei gut gesonderte Typen unterscheiden, von denen der eine in den Oberflächenschichten, der andre ausschließlich in größeren Tiefen

Fig. 5. a. *Challengeron Willemoesii*, Tiefenform (St. 229). b. *Challengeron Willemoesii*, Oberflächenform (St. 229). c. *Challengeron Willemoesii*, Oberflächenform (St. 41 und 43).

auftritt. Solche vertikale Unterarten finden sich besonders schön bei dem sehr variablen *Challengeron Willemoesii* (Fig. 5 a—b). Diese Form ist durch das vierzählige Peristom und die wechselnde Zahl von Randstacheln ausgezeichnet. Bei verschiedenen Lokalrassen wird die Bewehrung durch zahlreiche, über die Schale verstreute Nebentacheln und durch die Bedornung der Randstacheln vervollständigt (Fig. 5 c). Die Stufenfänge der im Indischen Ozean gelegenen Station 229 ergaben nun folgende Verhältnisse: in den Tiefen von 1600 m aufwärts bis 600 m fanden sich zahlreiche, mit Diatomeen und Phäodellen geradezu vollgepfropfte Individuen einer verhältnismäßig dickschaligen, mit wenigen Randstacheln ausgestatteten Form (Fig. 5 a); zwischen 800 und 600 m kamen einige leere Gehäuse einer auffallend dünnschaligen, mit zahlreicheren Randstacheln versehenen Form hinzu (Fig. 5 b); im nächstfolgenden Stufenfang aus einer Tiefe von 600 bis 400 m trat die dickschalige Form stark zurück, dagegen fanden sich hier bereits zahlreiche Individuen der zweiten, sonst nur in Planktonfängen erbeuteten dünnschaligen Form vor. Erwähnen will ich nur noch, daß auch bei *Challengeron Willemoesii* die planktonische Form außer der Zentralkapsel stets nur spärliche Reste des Weichkörpers zeigt (Fig. 5 b), im Gegensatz zu den wie gemästet erscheinenden Tiefenformen (Fig. 5 a).

Ich glaube auch noch einigen andern Fällen auf der Spur zu sein, in denen eine Art in zwei vertikale Unterarten differenziert ist, und wir hätten also damit ein Gegenstück zu der bekannten Sonderung in Tal- und Bergformen, wie sie sich bei so vielen Festlandtieren und -pflanzen vorfindet.

Häufiger läßt sich die zuerst erwähnte Erscheinung beobachten, daß die verschiedenen Arten einer größeren Formengruppe zum Teil ausgesprochen planktonisch, zum Teil wirkliche Tiefenbewohner sind, insbesondere bietet sich uns, wenn wir von den Challengeriden zu den Conchariden übergehen, ein besonders schönes Beispiel von Konvergenzentwicklung dar. Man vergleiche die hier abgebildete *Conchopsis*-Art¹⁰ (Fig. 6), welche mit dem Schließnetze aus Tiefen von 2700 bis 3300 Meter heraufgeholt wurde, mit dem ausschließlich in Planktonfängen von 0 bis 200 m erbeuteten *Conchidium rhynchonella* (Fig. 7). Jene ist durch ein wohlerhaltenes Phäodium, durch bedeutende Größe, seitliche Abplattung (vgl. die Kantenansicht Fig. 6 b), Dickwandigkeit und Mangel an stachelartigen Fortsätzen, als ein vollkommenes Gegenstück zu *Challengeria Naresii* und *Thomsoni* gekenn-

¹⁰ Dieselbe steht der HAECKELschen *C. navicula* nahe.

zeichnet, dagegen zeigt das planktonische *Conchidium rhynchonella* nur spärliche Reste des Weichkörpers, eine viel geringere Größe, eine stark gewölbte Schale (Fig. 7 *b*) mit dünner, von großen, fensterartigen Poren durchlochter Wandung und eine mehr oder weniger starke Neigung zu Stachelbildung.

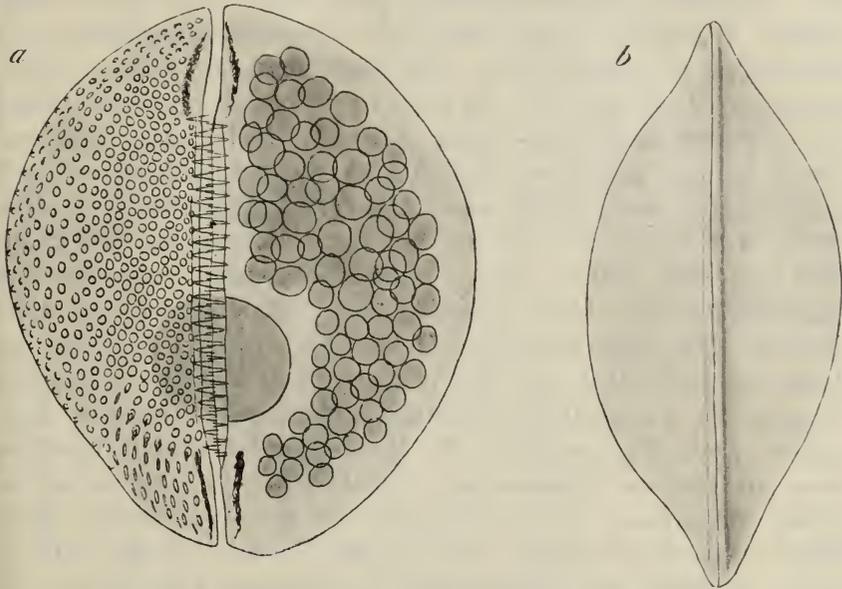


Fig. 6. *a.* *Conchopsis* sp., Tiefenform. Flächenansicht. *b.* dieselbe, Kantenansicht.

Einige der hier aufgezählten Charaktere können ohne weiteres zu den besonderen Lebensbedingungen in Beziehung gebracht werden, so dürfen wohl die stärkere Wölbung und die Stachelbildung der planktonischen Formen (Challengiden, *Conchidium*) als Mittel zur Erhöhung des Schwebemögens betrachtet werden. Daß auch durch die geringere Größe die Sinkgeschwindigkeit vermindert und damit die Schwebefähigkeit der planktonischen Formen erhöht wird, ist nach den Ausführungen von W. OSTWALD¹¹ mit Sicherheit anzunehmen und andererseits ist die Vorstellung naheliegend, daß die Beschaffenheit des Weichkörpers und die Dicke der Schalen-

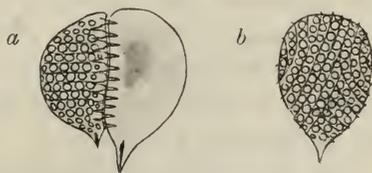


Fig. 7. *a.* *Conchidium* sp., Oberflächenform. Flächenansicht. *b.* dasselbe, Kantenansicht.

¹¹ Vgl. W. OSTWALD, Zur Lehre vom Plankton. Naturwiss. Wochenschrift, Neue Folge, 2. Bd., S. 481, 1903.

wandung in einer engeren Beziehung zu den Druckverhältnissen der Umgebung steht, sei es zu dem hydrostatischen, sei es zu dem osmotischen Druck des Wassers.

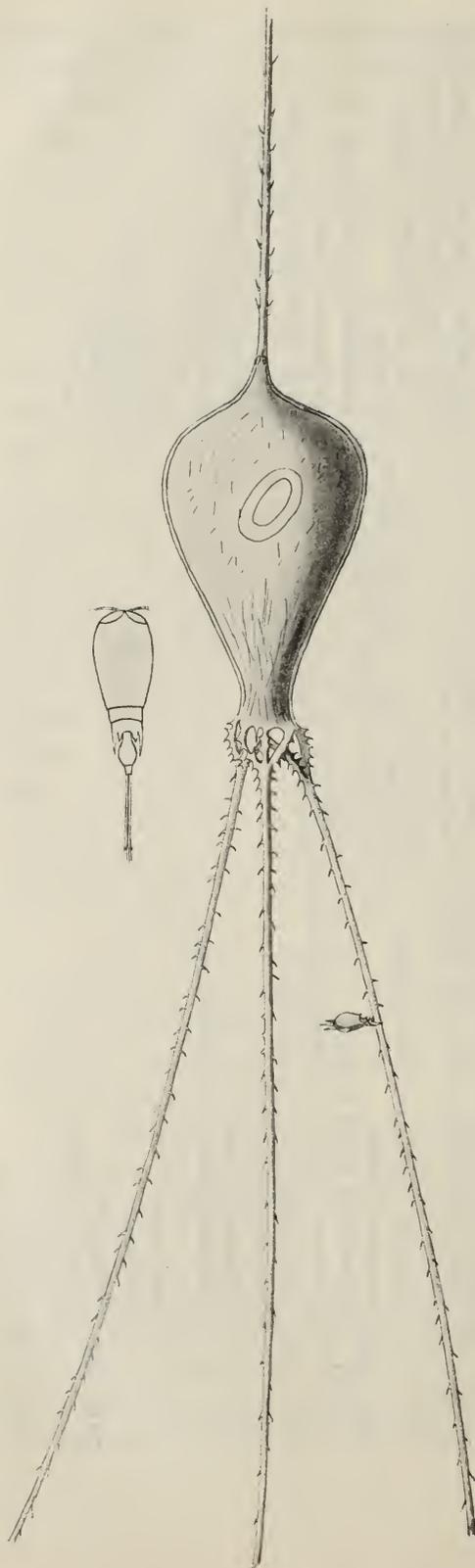
Auch in andern Familien treten Unterschiede dieser und ähnlicher Art zwischen den Oberflächen- und Tiefenformen hervor, so z. B. bei den Circoporiden und Medusettiden, unter welch' letzteren die dünn-schalige *Euphysetta lucani* BORG. eine Oberflächenbewohnerin, die derbschalige *Eu. elegans* BORG., trotz ihrer geringen Größe eine ausgesprochene Tiefenform ist. Im ganzen darf man jedenfalls auf Grund des vorliegenden Materials sagen, daß die verschiedenen Tripyleenformen auf zwei oder besser drei, durch bestimmte Leitformen charakterisierte Horizonte verteilt sind. Die erste planktonische Schicht, welche in den wärmeren Meeren von der Oberfläche bis etwa in die Tiefe von 350—400 m reicht, enthält vorwiegend Aulosphäriden, Sagosphäriden und kleine Challengeriden, Medusettiden und Conchariden. Die zweite Schicht umfaßt in den wärmeren Gebieten den Raum von 400—1000 oder 1500 m und enthält das Gros der großen Formen: die Aulacanthiden-Gattungen *Aulographis*, *Auloceros*, *Aulospathis*, große Castanelliden, die Medusettiden-Gattung *Gaxelletta*, ferner als Leitform *Coelodendrum furcatissimum* und vor allem die großen Tuscaroren. In der Antarktis ist die obere Grenze dieser Schicht beträchtlich höher, etwa in das Niveau 150 oder 200, zu legen. An Stelle des *Coelodendrum furcatissimum* tritt hier der auf den ersten Anblick sehr ähnliche, aber eine Zwischenform zwischen Cölodendriden und Cölographiden darstellende *Coelechinus wapiticornis* (Fig. 1). Eine noch tiefere Schicht, welche von 1500—5000 m reicht, ist bevölkert von einigen hochspezialisierten Formen, nämlich von mehreren Challengeriden (*Challengeria Naresii* u. a.) und von den Gattungen *Porcupinia*, *Porospathis* und *Conchopsis*.

Die nebenstehende Tabelle gibt, unter Hervorhebung der allgemeiner verbreiteten »Leitformen«, die ungefähre Tiefenverteilung der wichtigsten Tripyleen.

Die bisherigen Ausführungen bezogen sich auf die Tripyleen im allgemeinen. Ich möchte nun noch speziell eine Gruppe von Tiefenbewohnern herausgreifen, deren Kenntnis, wie ich hoffe, durch das Material der »Valdivia« in ein neues Stadium gebracht werden kann, die Tuscaroriden.

Wenn bei einer Tiergruppe die Schönheit und das Ebenmaß der äußeren Form ein Allgemeingut sämtlicher Arten bildet, so drängt uns unser systematischer Trieb dazu, auch nach diesen Merkmalen zu klassifizieren und eben die allgemeinen Verhältnisse der äußeren Erscheinung als Maßstab für die Einteilung zu nehmen. Wir werden

	Atlantischer Ozean	Südliches Eismeer	Indischer Ozean
0—400	<p><i>Aulacantha</i>, Zwergform Autosphäriden und Sagosphäriden <i>Challengeron xiphodon</i>, <i>Balfouri</i>, <i>Willemoesii</i> (dünnchalig), <i>Chammeri</i> <i>Euphysetta lucani</i> Kleine Castanelliden <i>Concharium</i>, <i>Conchidium</i>, <i>Conchoceras</i> <i>Coelodendrum ramosissimum</i></p>	<p>Autosphäriden und Sagosphäriden <i>Cannosphaera antarctica</i> <i>Challengeron sirici</i> <i>Aulographis pandora antarctica</i>, <i>Autokleptes</i> spec., <i>Autoceros elegans</i>, <i>Autospathis didon</i> und <i>pinus</i> <i>Auloscena verticillis</i>, <i>Aulastrum spinosum</i>, <i>Sagenoscena irmingeriana</i> (amphipole Formen!) <i>Challengeron sirici</i> <i>Gaxalletta</i> sp. <i>Tuscarusa chumi</i> (Kolonien bildend), <i>passercula</i>, <i>ampulla</i>, <i>aëronauta</i> <i>Coelodecas</i> sp. <i>Coelochneus wapiticornis</i></p>	<p><i>Aulacantha</i>, Zwergform Autosphäriden und Sagosphäriden <i>Challengeron xiphodon</i>, <i>Balfouri</i>, <i>Willemoesii</i> (dünnchalig), <i>Chammeri</i> <i>Euphysetta lucani</i> Kleine Castanelliden <i>Concharium</i>, <i>Conchidium</i>, <i>Conchoceras</i> <i>Coelodendrum</i> sp.</p>
400—1000 (1500)	<p><i>Aulacanthas colymantha</i>, <i>Aulographis pandora</i>, <i>Autospathis triodon</i> und <i>aulodendroides</i> <i>Auloscena</i>, <i>Aulatractus</i>, <i>Sagenoarrium</i> <i>Gaxalletta atlantica</i> <i>Castanidium</i>, große Formen <i>Tuscarusa tubulosa</i>, <i>bisternaria</i>, <i>Tuscarovannationalis</i> u. a. <i>Coelodendrum furcatissimum</i> <i>Coelographis regina</i> [<i>Thalassozanthium</i> sp., <i>Orosceua</i> sp.]</p>		<p><i>Aulacantha scolymantha</i>, <i>Aulographis pandora</i>, <i>Autospathis aulodendroides</i> <i>Auloscena</i>, <i>Aulotractus</i>, <i>Sagenoarrium</i> <i>Gaxalletta</i> sp. <i>Castanidium</i>, große Formen <i>Challengeron tixardi</i> <i>Tuscarusa tubulosa</i>, <i>bisternaria</i> <i>Coelodendrum furcatissimum</i> <i>Coelographis</i> sp., <i>Coelodecas</i> sp. [<i>Thalassozanthium</i> sp., <i>Orosceua</i> sp.]</p>
1000—5000	<p><i>Challengeria Naresii</i> <i>Porcupinea</i> <i>Pharyngella</i> <i>Euphysetta elegans</i> <i>Porospathis</i> <i>Conchopsis</i></p>		<p><i>Pharyngella</i> <i>Euphysetta elegans</i> <i>Porospathis</i> <i>Conchopsis</i></p>



namentlich geneigt sein, diejenigen Formen an die Spitze einer Gruppe zu stellen, bei denen Größe der Dimensionen und Einfachheit und Eleganz der Formen miteinander vereinigt sind und so werden wir von diesem ästhetisch-systematischen Standpunkt aus den Tuscaroren die erste Stelle unter den Tripyleen einräumen, sowie wir in herkömmlicher Weise den Edelfalken unter den Raubvögeln, den Papilioniden oder Equites unter den Tagfaltern und der Gattung *Carabus* unter den Käfern diesen Platz zuweisen.

Ich führe Ihnen als ein besonders schönes Beispiel für die Vereinigung dieser Eigenschaften eine neue Form (Fig. 8) vor, welche ich zu Ehren meiner Frau *Tuscaridium Luciae* genannt habe. Die Länge des Skelettes beträgt zwischen den Stachelspitzen über $1\frac{1}{2}$ cm¹². An dem einen Oralstachel

¹² *Tuscaridium Luciae* ist aus Raummangel bei wesentlich geringerer Vergrößerung abgebildet, als die übrigen Tuscaroren. Ihre Schale ist ungefähr so groß, wie die der *Tuscarora braueri* (Fig. 11).

Fig. 8. *Tuscaridium Luciae* n. sp. Am rechten Oralstachel hängt ein *Challengeron Willemoesii*. Links ist zum Vergleich ein *Corycaide* abgebildet.

ist die Schale einer zwerghaften Tripylee, des vorhin erwähnten *Challengeron Willemoesii*, hängen geblieben und außerdem ist, um die Größenverhältnisse zur Anschauung zu bringen, zum Vergleich ein hochorganisiertes vielzelliges Tier, ein Corycaeide, abgebildet. Bei den schönsten Exemplaren gewähren die Linien der Schale für unser Auge ein vollendetes Bild der Harmonie, daneben kommen freilich auch einzelne Individuen vor, bei welchen diese Proportionen durch Abplattungen und Einziehungen gestört sind.

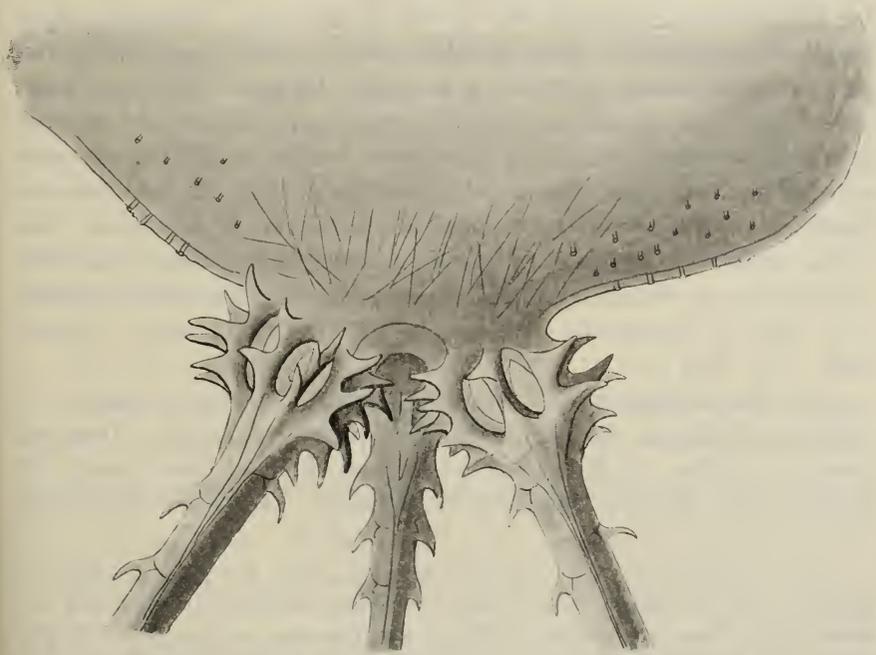


Fig. 9. Basen der Oralstacheln von *Tuscarusa bisternaria* (J. MURRAY).

Als ein weiteres Beispiel für die Formenschönheit der Tuscaroren sind die Basen der Oralstacheln von *Tuscarora bisternaria* (Fig. 9) abgebildet, deren ornamentale, an gewisse Motive der Kunstschlosserei erinnernden Verzierungen in der HÄECKELschen Figur nicht vollständig zum Ausdruck kommen.

Es sollen auch hier zunächst einige Mitteilungen über Formenreichtum, horizontale und vertikale Verbreitung der Tuscaroren folgen.

HÄECKEL hat auf Grund des »Challenger«-Materials zehn Arten unterschieden, welche jedoch, wie das »Valdivia«-Material zeigt, nicht sämtlich den Wert von selbständigen Arten haben. Vielmehr handelt

es sich nur um 6—7 Arten¹³. Zu diesen brachte die »National«-Ausbeute zwei ganz neue Formen aus dem Atlantischen Ozean: die *Tuscarusa globosa* und *Tuscarora nationalis*.

In der »Valdivia«- und »Gauß«-Ausbeute fanden sich außer den meisten HAECKELschen und den beiden BORGERTschen Formen und zahlreichen geographischen Unterarten und Stachelvarianten derselben im ganzen neun neue Arten, die nach dem gesamten vorliegenden Material als selbständig zu bezeichnen sind¹⁴.

Ebenso wie der Gattung *Aulospathis*, so steht auch der Gruppe der Tuscaroren eine nicht sehr große Anzahl von Differenzierungen zur Verfügung, durch deren Kombination aber eine ganze Reihe von gut charakterisierten Artbildern zustande kommt. Die vogelkopf- oder helmartige Ausbildung des Peristoms kann sich sowohl mit der sphärischen Schalenform (*Tuscarusa passercula* n. sp. Fig. 14) als auch mit der prismatischen (*Tuscarora galeata* n. sp. Fig. 12) und mit der Spindelform (*Tuscaridium lithornithium* HAECKEL) kombinieren, und ebenso kann ein strahlenförmiger Bau des Peristomrandes mit den verschiedensten Schalengestalten zusammentreten (*Tuscarusa ampulla* n. sp. Fig. 15, *Tuscarusa aëronauta* n. sp. Fig. 16, *Tuscarora campanella* n. sp. Fig. 13).

Die Beschaffenheit des Peristoms bildet überhaupt eines der sichersten Kriterien für die Unterscheidung der Arten. Daneben kommt vor allem die Form der Schale und Hand in Hand damit die Stellung der aboralen Stacheln in Betracht. Jedoch treten schon

¹³ Der Vergleich mit dem »Valdivia«-Material ergibt, daß *Tuscarora Murrayi* HAECKEL und *T. belknapii* JOHN MURRAY nur Mutanten einer Art sind, und daß dasselbe für *Tuscarora tubulosa* J. MURR. und *Tuscarusa medusa* HAECKEL gilt. Ferner sind *Tuscaridium lithornithium* HAECKEL und *T. cygneum* (J. MURR.) miteinander durch Übergänge verbunden, und wahrscheinlich gehören auch *Tuscarora wyvillei* HAECKEL und *T. porcellana* J. MURR. zusammen.

¹⁴ Da sich die HAECKELsche, auf der Stachelzahl beruhende Einteilung in Gattungen infolge der großen Variabilität der Stachelzahl nicht halten läßt, so akzeptiere ich vorläufig die von BORGERT vorgeschlagene und mir gütiger Weise brieflich mitgeteilte Einteilung mit einigen in Klammern [] gesetzten Erweiterungen:

1. Schale [dreieckig-schildförmig], dreiseitig [oder vielseitig] pyramidal, mit 3 [2—7] Aboralstacheln und 3 oder mehr, bis 6 Mundstacheln *Tuscarora*.
2. Schale kugelig, ei- oder birnförmig mit 3 resp. 4—6] Aboralstacheln und 2, 3 oder 4 Mundstacheln [bzw. einem schnabelförmig ausgezogenen Peristom] *Tuscarusa*.
3. Schale spindelförmig, mit einem Stachel am aboralen Pole und [3 oder] 4 Oralstacheln *Tuscaridium*.

Ich muß gleich hinzufügen, daß auch diese vorläufige Einteilung nur eine künstliche ist.

bezüglich der Schalenform sehr starke individuelle Abweichungen hervor. So findet sich von der dreiseitig pyramidalen, mit drei Aboralstacheln ausgestatteten *Tuscarora braueri* n. sp. (Fig. 11) im bengalischen Meerbusen eine zweiseitige Varietät mit nur zwei Aboralstacheln (*T. braueri triangula* n. subsp. Fig. 11 a).

Am wenigsten konstant ist die Zahl der Stacheln, also dasjenige Merkmal, welches der HÄECKELschen Einteilung zugrunde liegt. Namentlich die Zahl der aboralen Stacheln zeigt bei den meisten Arten individuelle Abänderungen, die, wie bereits oben bemerkt wurde, in der Regel eine einfache, aus 2—3 aufeinanderfolgende Zahlen bestehende Reihe bilden: bei *Tuscarusa tubulosa* z. B. finden sich nebeneinander Individuen mit 3, 4 oder 5, bei *T. passercula* (Fig. 14) Varianten mit 4, 5 oder 6 Aboralstacheln. Das regelmäßige Nebeneinandervorkommen dieser Varianten und die sprungartige Aufeinanderfolge derselben ohne dazwischenliegende Mittelformen erinnert sehr an manche von DE VRIES beschriebenen Verhältnisse. Ich möchte diese Varianten daher im Gegensatz zu den geographischen Unterarten als Stachel-Mutanten bezeichnen.

Die neuen Formen sind folgende:

Tuscarora scutellum. Kleine Form mit dreieckig-schildförmiger Schale. Peristom strahlig. 2 Aboralstacheln an den aboralen Ecken der Schale, 4 Oralstacheln (Stachelformel $\frac{2}{4}$). Der *Tuscarora nationalis* BORG. nahestehend. Südliche Teile des Indischen Ozeans (Fig. 10).

*Tuscarora braueri*¹⁵. Große Form mit dreiseitig-pyramidaler Schale. Peristom korbförmig. 3 Oralstacheln, 3 Aboralstacheln ($\frac{3}{3}$). Tropisch-Atlantischer und Indischer Ozean (Fig. 11).

Tuscarora braueri triangula. Von obiger durch den Besitz von nur 2 Aboralstacheln unterschieden ($\frac{2}{3}$) und im allgemeinen örtlich getrennt. Jedoch finden sich Übergangsformen mit dreiseitig-pyramidaler Schale, deren aborale Fläche nur an zwei Ecken Aboralstacheln trägt. Bengalischer Meerbusen (Fig. 11 a).

Tuscarora campanella. Schale umgekehrt glockenförmig mit nahezu ebener Aboralfläche, Peristom strahlig. 6 Oralstacheln, 7 den Rand

¹⁵ Herrn Kollegen BRAUER, dessen sorgfältigen Aufzeichnungen ich manche wertvolle Notiz verdanke, gewidmet.

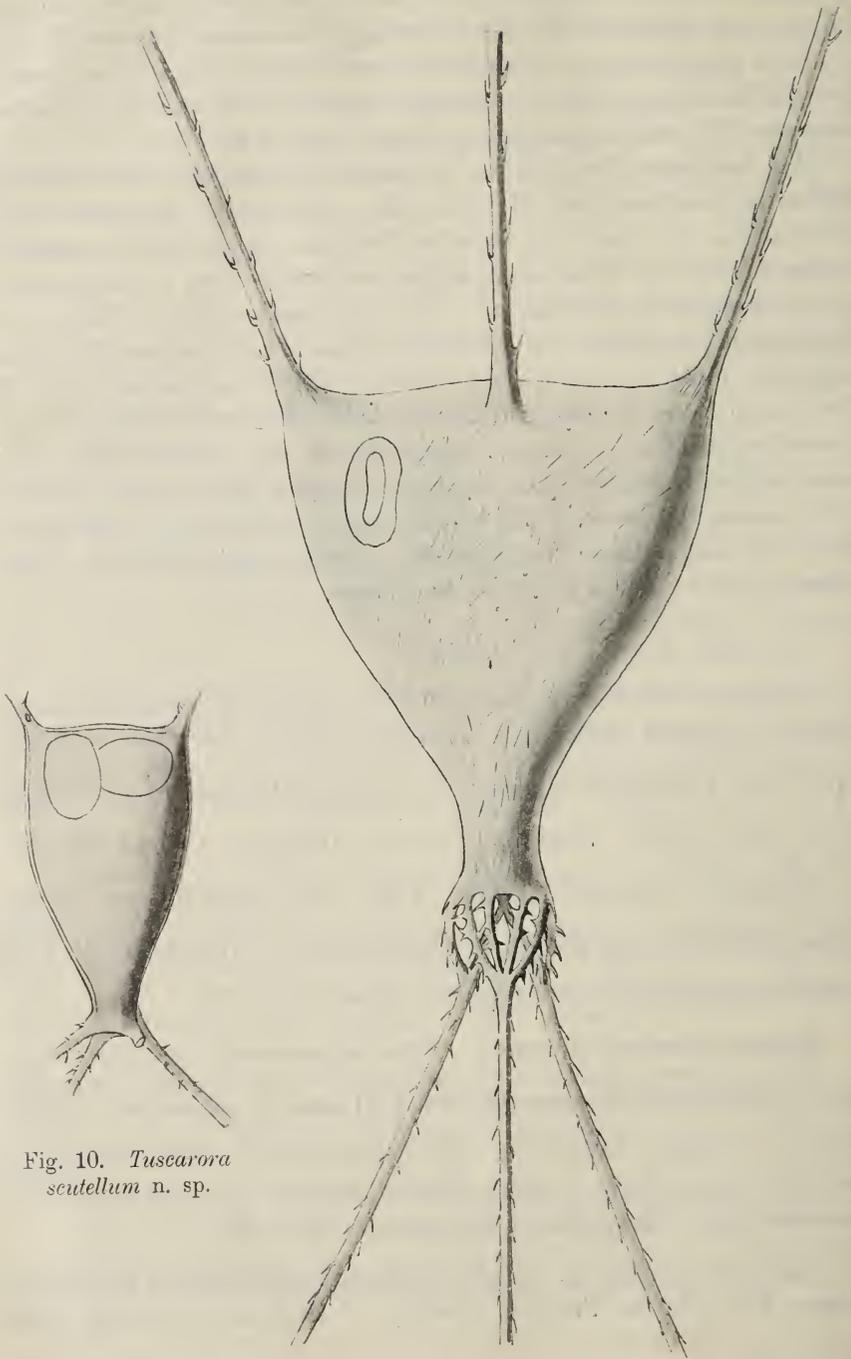


Fig. 10. *Tuscarora*
scutellum n. sp.

Fig. 11. *Tuscarora braueri* n. sp.

der Aboralfläche umsäumende Aboralstacheln $\left(\frac{6}{7}\right)$. Südlicher Atlantischer Ozean (Fig. 13)¹⁶.

Tuscarora galeata. Schale umgekehrt glockenförmig mit ebener Scheitelfläche, Peristom helmartig mit 4 horizontalen, kreuzweise angeordneten Oralstacheln. 5 bis 6 Aboralstacheln $\left(\frac{5-6}{4}\right)$. Südlicher Atlantischer und Tropisch-Indischer Ozean (Fig. 12).

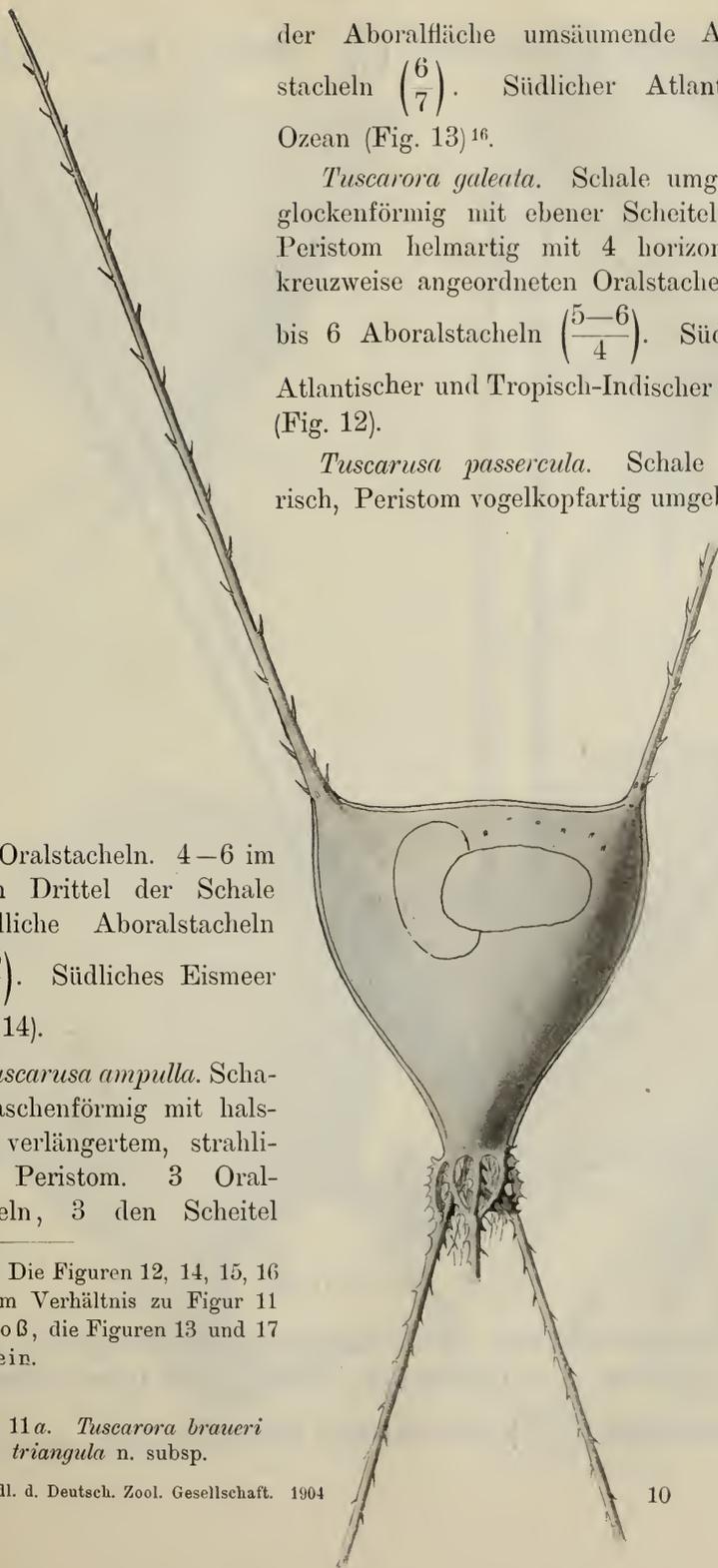
Tuscarusa passercula. Schale sphärisch, Peristom vogelkopffartig umgebogen,

ohne Oralstacheln. 4–6 im oralen Drittel der Schale befindliche Aboralstacheln $\left(\frac{4-6}{0}\right)$. Südliches Eismeer (Fig. 14).

Tuscarusa ampulla. Schale flaschenförmig mit halsartig verlängertem, strahligem Peristom. 3 Oralstacheln, 3 den Scheitel

¹⁶ Die Figuren 12, 14, 15, 16 sind im Verhältnis zu Figur 11 zu groß, die Figuren 13 und 17 zu klein.

Fig. 11 a. *Tuscarora braueri triangula* n. subsp.



umsäumende Aboralstacheln $\left(\frac{3}{3}\right)$. Südliches Eismeer (« Gauß »)
(Fig. 15).

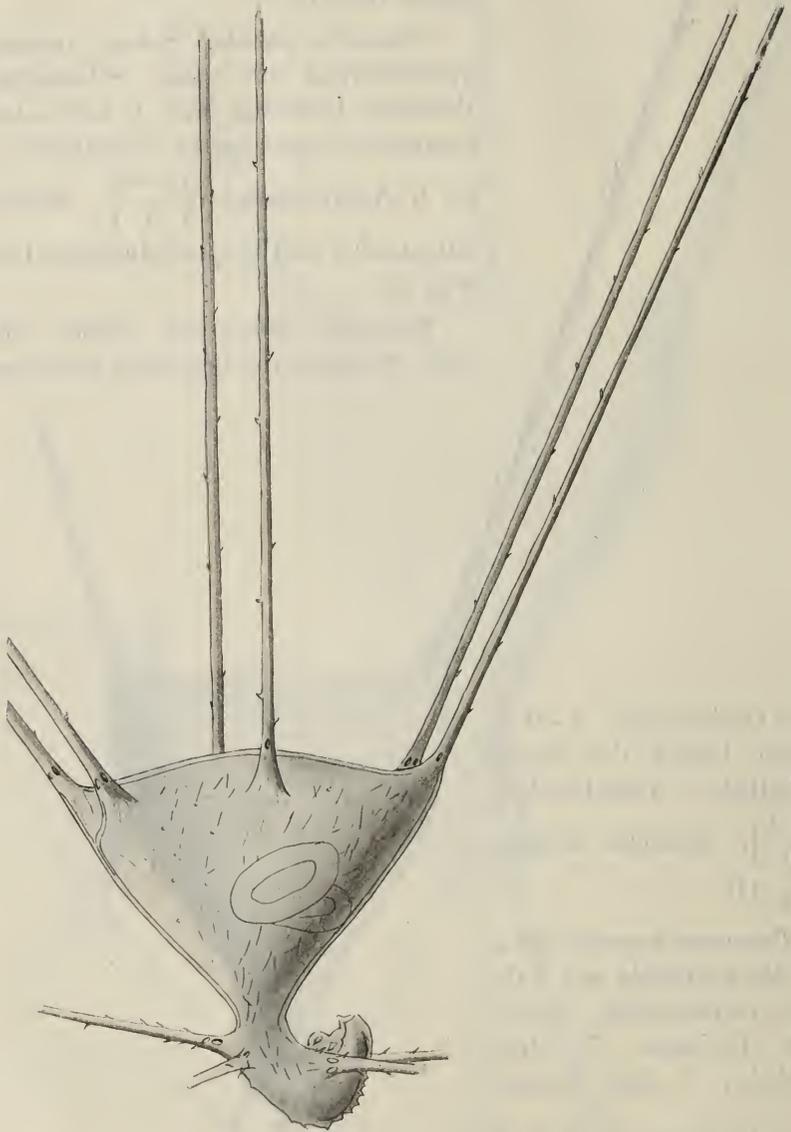


Fig. 12. *Tuscarora galeata* n. sp.

Tuscarusa aëronauta. Schale ballonförmig mit verlängertem, strahligem Peristom. 3—4 Oralstacheln, 4—6 im oralen Drittel befindliche Aboralstacheln $\left(\frac{3-4}{4-6}\right)$. Antarktische Trift (Fig. 16).

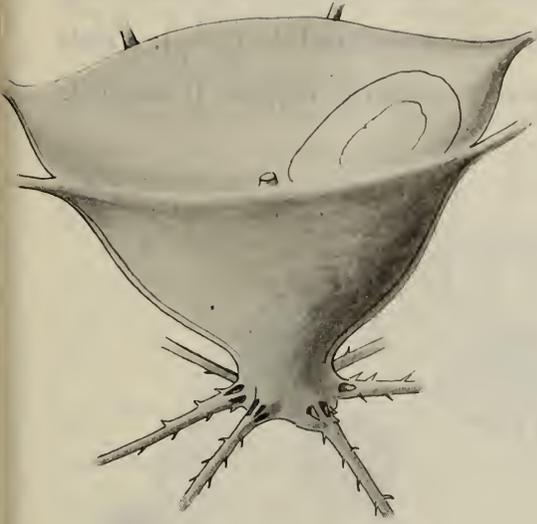


Fig. 13. *Tuscarora campanella* n. sp.

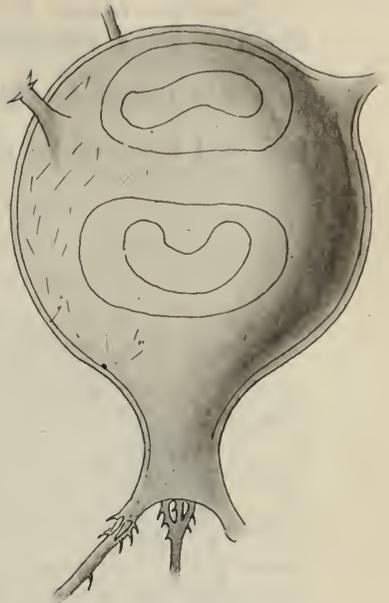


Fig. 15. *Tuscarusa ampulla* n. sp.
(»Gauß«.)

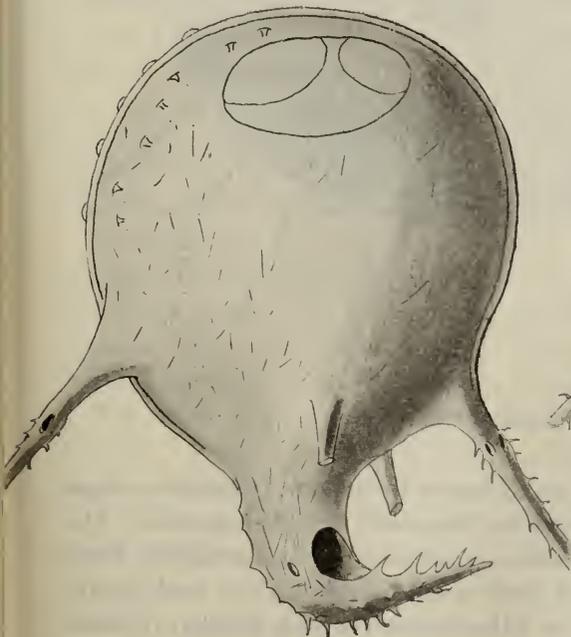


Fig. 14. *Tuscarusa passercula* n. sp.



Fig. 16. *Tuscarusa aëronauta* n. sp.

Tuscarusa chuni. Schale subsphärisch mit verkürzter Hauptachse, Peristom etwas verlängert, strahlig. 3 Oralstacheln, 5, seltener 6, im oralen Drittel der Schale stehende Aboralstacheln ($\frac{3}{5-6}$). Vielfach sind 8 Individuen durch eine gemeinsame, doppelte Gitterschale

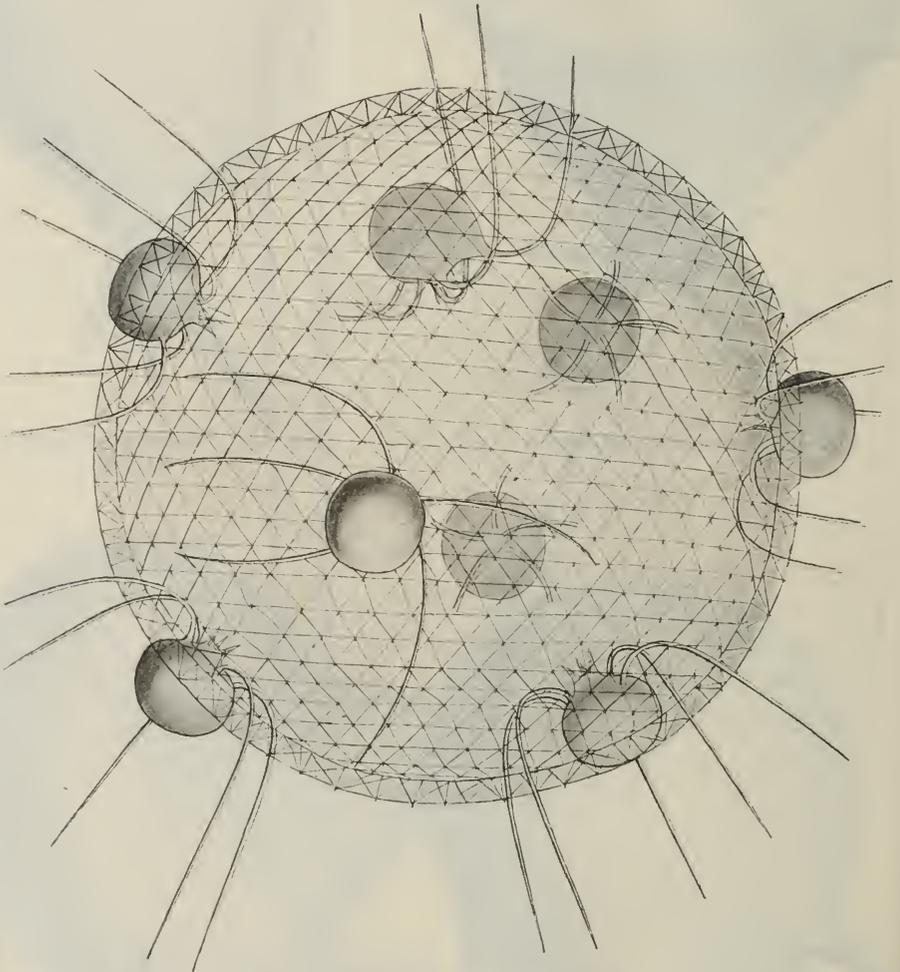


Fig. 17. *Tuscarusa chuni* n. sp.

verbunden. Auch die nicht zu Kolonien vereinigten Individuen zeigen gewöhnlich an den Aboralstacheln hängende Gitterschalenreste. Der *Tuscarusa globosa* BORGERT ähnlich, jedoch von ihr unterschieden durch die mehr subsphärische Schalenform, die dünne und glatte Wandung (die vom »Gauß« im Atlantischen Ozean gefischten *Globosa*-Exemplare besitzen sehr stark vorspringende Porenhöcker und infolge-

dessen eine auffallend bucklige Schalenwandung), die größere Zahl von Aboralstacheln (5, seltener 6, statt: 4, seltener 5), die Neigung zur Koloniebildung und die örtliche Verbreitung. Antarktische Trift (Fig. 17).

Tuscaridium Luciae. Schale ballonförmig, Peristom korbformig, mitunter durch eine halsartige Einschnürung abgesetzt. 3 Oralstacheln, 1 Aboralstachel. Einschließlich der Stacheln bis $1\frac{1}{2}$ cm lang. Tropisch-Atlantischer und Tropisch-Indischer Ozean (Fig. 8).

[Außer den genannten Formen finden sich in der »Valdivia«-Ausbeute noch verschiedene Rassen und Unterarten der früher bekannten Formen, z. B. eine Rasse von *Tuscarusa tubulosa* J. MURRAY mit 3, statt 2 Oralstacheln, verschiedene Stachel-Mutanten von *Tuscarusa Murrayi-Belknapii* (nebeneinander $\frac{3}{3}$ und $\frac{4}{4}$), ferner eine Zwischenform zwischen *Tuscaridium lithornithium* HÆCKEL und *T. cygneum* (J. MURR.), usw.]

In bezug auf die horizontale Verbreitung zeigen die Tuscaroren die für die übrigen Tripyleen geltenden Verhältnisse, insbesondere den Gegensatz zwischen ausgesprochenen Warmwasser- und Kaltwasserformen. Erstere sind, soweit das sparsame »Challenger«-Material Aufschlüsse bezüglich des Stillen Ozeans gewährt, in der Regel tri-ozeanisch, d. h. sie kommen gleichzeitig in den wärmeren Gebieten der drei großen Weltmeere vor. So sind nach dem bisher vorliegenden Material die häufigeren Arten *Tuscarusa tubulosa* und *bisternaria* auf die zwischen dem 40. Grad nördlicher und 40. Grad südlicher Breite gelegenen Gebiete aller drei Ozeane beschränkt und eine ähnliche Verbreitungsweise dürfte sich auch für eine Anzahl der mehr sporadisch gefundenen Formen herausstellen.

Im Gegensatz dazu sind vier Formen, *Tuscarusa ampulla*, *passercula*, *aëronauta* und die koloniebildende *Tuscarusa chuni* auf das Südliche Eismeer und die von ihm ausgehenden kalten Strömungen beschränkt, falls nicht etwa spätere Untersuchungen eine amphipole Verbreitung dieser Formen erweisen sollten.

Für eine genaue Umgrenzung der vertikalen Verbreitung gibt das »Valdivia«-Material keine vollkommen sicheren Anhaltspunkte, da sich in den Schließnetzfüngen keine *Tuscarora* vorfand. Der »National« hat die *Tuscarora nationalis* zwischen 400 und 600 m und die *Tuscarusa globosa* mit dem bis 500 m herabgelassenen Vertikalnetz erbeutet. Mit diesen Ergebnissen stimmt im wesentlichen das überein, was sich der »Valdivia«- und »Gauß«-Ausbeute entnehmen läßt: als sicher dürfen wir es wohl betrachten, daß die Tuscaroren in keinem Meeresabschnitte bis in das Gebiet der eigentlichen

Oberflächenformen, d. h. bis in die Höhe von 200 m heraufgehen, auch hat der »Gauß« niemals mit seinen bis 350 bzw. 400 m herabreichenden Plankton- und Vertikalnetzrügen Tuscaroren erbeutet. Wir kommen also auch danach zu dem Resultat, daß die obere Grenze der Tuscaroren kaum über 400 m heraufgeht.

Zweifellos zeigen die einzelnen Formen eine verschiedene Vertikalverbreitung. Darauf weist die wechselnde Schalendicke hin, welche die einzelnen Individuen von *Tuscarusa tubulosa*, *bisternaria* u. a. in ausgeprägter Weise zeigen und welche, wie der Vergleich mit den Challengeriden, Medusettiden und Circoporiden erkennen läßt, einen Maßstab für die vertikale Ausdehnung des Verbreitungsgebietes darstellt.

Die Frage nach der Vertikalverbreitung der Tuscaroren führt unmittelbar zu der andern Frage, wodurch ihr Schwebevermögen bedingt ist und welches die natürliche Stellung des Tieres im Wasser ist, ob sich der orale Pol oben oder unten befindet?

Nehmen wir an, daß auch bei den Tuscaroren die Vacuolenflüssigkeit spezifisch leichter ist als das umgebende Wasser, so wie dies BRANDT¹⁷ für die Thalassicollen und Colliden nachgewiesen hat, so würde der außergewöhnliche Reichtum an Vacuolen, welchen die intracapsuläre Sarkode der Tuscaroren zeigt, dafür sprechen, daß die Zentralkapseln den eigentlichen Schwebesapparat darstellen. Es würde dann anzunehmen sein, daß die aborale, die Zentralkapseln beherbergende Schalenhälfte oben liegt, daß also nicht, wie HAECKEL annimmt, der orale Pol nach oben gerichtet ist¹⁸.

Mit dieser Anschauung würde sehr gut die charakteristische Ballonform in Einklang zu bringen sein, welche verschiedene Arten, so *Tuscarusa aëronauta* (Fig. 16) und namentlich *Tuscaridium Luciae* (Fig. 8) zeigen.

Es wurde eben die Vermutung ausgesprochen, daß auch bei den Tuscaroren durch das spezifische Gewicht der Vacuolenflüssigkeit das positive, den eigentlichen Auftrieb bewirkende Schwebevermögen bedingt sei. In negativer Hinsicht, d. h. in der Richtung einer Verminderung der Sinkgeschwindigkeit, wirken selbstverständlich auch die Stacheln mit, und zwar nicht nur infolge der eigenen Reibung, sondern auch dadurch, daß sich, mindestens bei einigen Formen, zwischen den basalen Abschnitten der Oralstacheln eine verhältnismäßig wider-

¹⁷ Vgl. K. BRANDT, Biologische und faunistische Untersuchungen an Radiolarien und andern pelagischen Tieren. Zool. Jahrb. (Syst. Abt.), V. 9, 1896.

¹⁸ Auch BORGERT ist, wie aus den mir gütigst zugestellten Tafel-Korrekturen zu entnehmen ist, zu der hier vertretenen Anschauung gelangt.

standsfähige Membran nach Art einer Spannhaut oder eines Fallschirmes befindet (Fig. 18). Bei dem in der Regel sehr mangelhaften Erhaltungszustand, welchen der Weichkörper der Tuscaroren, abgesehen von dem Zentralkapselinhalt, zeigt, kann es nicht wundernehmen, wenn nur in wenigen Fällen diese Membran erhalten ist. Da sie aber gerade in demjenigen Fange sehr schön zu sehen ist, in welchem auch sonst die Weichkörperteile der Tuscaroren, insbesondere die plasmatische Bekleidung der Stacheln, am vollkommensten erhalten sind, so liegt die Annahme nahe, daß es sich um ein häufigeres, vielleicht sogar regelmäßiges Vorkommen handelt, und vielleicht wird man sogar die Vermutung wagen dürfen, daß auch bei der *Tuscarusa chuni* (Fig. 17) die über die gemeinschaftliche Gitterschale hervorragenden Aboralstacheln, wenigstens in ihren basalen Abschnitten, mit derartigen Spannhäuten versehen sind.

Eine Stütze erhält diese Auffassung durch den Vergleich mit einer andern koloniebildenden Tripylee, welche zu der

Medusettidengattung *Gaxelletta* gehört und im Tropicisch-Indischen Ozean in einem vollständigen Exemplar erbeutet wurde (Fig. 19). Bei dieser Form sind vier Einzeltiere radiär in einer Ebene angeordnet, so daß die Stacheln in vier Bündeln nach außen gerichtet sind. Die Stacheln jedes Bündels sind durch eine schirm- oder becherförmige Spannhaut miteinander verbunden, und zwar ist dieselbe durch besonders differenzierte Seitendornen befestigt, welche von den spitzigen Seitendornen der freien Stachelabschnitte durch den Besitz kleiner Spathillen unterschieden sind und sich so als eigentliche Membranhalter charakterisieren.

Werfen wir noch einen Blick auf die eben genannte koloniebildende *Tuscarusa chuni* (Fig. 17), welche wohl die interessanteste unter allen neuen, von der »Valdivia« erbeuteten Tripyleen ist.

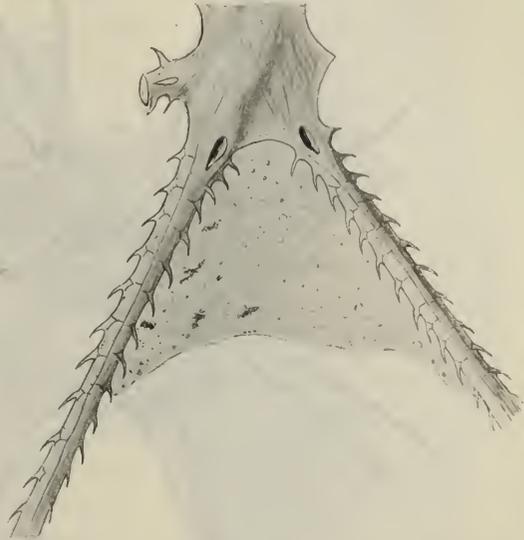


Fig. 18. Oralstacheln von *Tuscarora nationalis* BORG. mit Spannhaut (»Gauß«).

Koloniebildende Tripyleen wurden auch sonst von der »Valdivia« vielfach erbeutet. Unter den Aulacanthiden wies die *Aulospaethis variabilis aulodendroides* des Tropisch-Atlantischen und Tropisch-Indischen Ozeans nicht selten Individuen mit 8 und 16 Zentralkapseln auf, und ebenso fanden sich von *Aulokleptes* sp. in der Antarktis sehr zahlreiche Exemplare mit 6 und 8 Zentralkapseln. Der »Gauß«, welcher den Atlantischen Ozean zu einer andern Jahreszeit befuhr als die »Valdivia«, hat auch von *Aulacantha scolymantha*, welche im

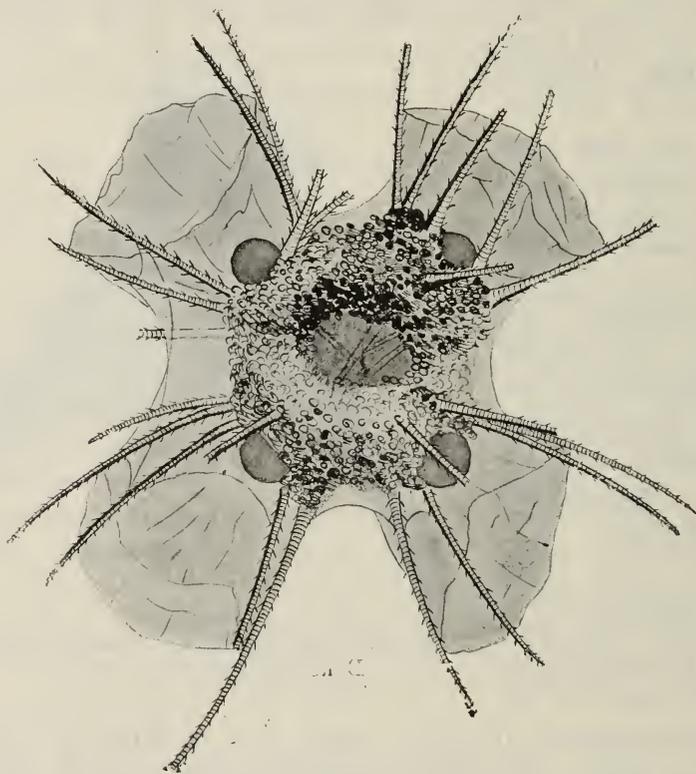


Fig. 19. *Gaxelletta* sp. Kolonie von vier Individuen.

»Valdivia«-Material ausnahmslos nur 1 oder 2 Zentralkapseln aufwies, verschiedene Exemplare mit mehr als 4 Zentralkapseln erbeutet. Mit Rücksicht auf diese Befunde wird man wohl anzunehmen haben, daß wenigstens bei den Aulacanthiden die Individuen mit 8 oder 16 Zentralkapseln, welche äußerlich sehr an die encystierten Muttertiere von *Actinosphaerium Eichhorni* mit ihren 5—12 Primärzysten erinnern, vorübergehende, periodisch wiederkehrende Entwicklungsstadien darstellen.

Auch von *Coelodendrum spinosissimum* fanden sich Kolonien von 4 Individuen vor und im Indischen Ozean wurde, wie erwähnt,

eine *Gaxelletta*-Art mit vier kranzförmig angeordneten Individuen erbeutet (Fig. 19).

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu unsrer *Tuscarusa chuni* zurück (Fig. 17). Gegenüber den bisher erwähnten koloniebildenden Formen zeigt dieselbe insofern eine Besonderheit, als bei ihr jeweils 8 Individuen durch eine gemeinsame Gitterschale von anscheinend vollkommen heterogenem Charakter miteinander verbunden sind, und zwar in der Weise, daß die Gehäuse der Einzeltiere mit ihrem oralen Teil in entsprechenden fensterartigen Öffnungen der Gitterschale stecken und die nach rückwärts gebogenen Aboralstacheln durch die Schale hindurch nach außen treten. Die Einzelindividuen sind, wie bereits oben erwähnt wurde, der im Atlantischen Ozean als solitäre Form vorkommenden *Tuscarusa globosa* Borg. ähnlich, immerhin zeigen Bau und Form der Schale einige offenbar konstante Unterschiede, wie denn auch die Stachelzahl bei letzterer Art in der Regel eine geringere ist. Von besonderem Interesse ist die Struktur des gemeinsamen Skeletts, weil dasselbe wesentlich abweicht von den gewöhnlichen Skelettbildungen der Tuscaroren und anderseits eine fast vollkommene Übereinstimmung zeigt mit dem Gehäuse der bisher an einer ganz andern Stelle des Tripyleensystems untergebrachten Sagosphäriden, insbesondere der Gattung *Saganoarium* Borg. (Fig. 20.)

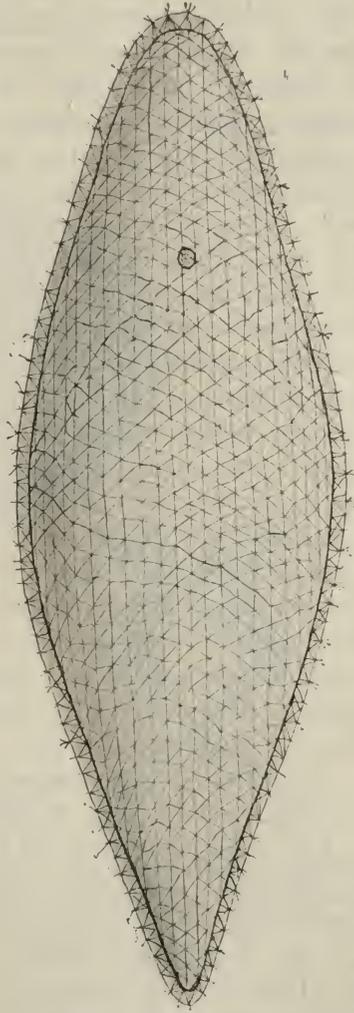


Fig. 20. *Saganoarium* sp.

Das Skelett besteht aus zwei konzentrischen Gitterschalen, deren Maschen durch lauter gleichseitige Dreiecke gebildet werden, sowie aus pyramiden- oder besser zeltförmigen Nadelbündeln, welche mit ihrer Basis in der inneren, mit ihrer Spitze in der äußeren Schale liegen und mit den verlängerten Zeltstäben über die letztere noch eine Strecke hinausragen. In allen diesen Punkten stimmt das gemeinsame

Skelett der *Tuscarusa*-Kolonie vollkommen mit einigen, in der »Valdivia«-Ausbeute befindlichen *Sagenoarium*-Arten überein, jedoch sind auch einige Unterschiede vorhanden. Das *Tuscarusa*-Skelett ist derber und grobmaschiger; in den Knotenpunkten der äußeren Schale treffen sich die einzelnen Balken in regelmäßigen Winkeln und sind nicht, wie bei *Sagenoarium*, miteinander ganglienartig verschmolzen; die über die äußere Schale hervorragenden Stücke der Zeltstäbe scheinen bei *Tuscarusa* immer glatt zu sein, während dieselben wenigstens bei mehreren *Sagenoarium*-Arten zierliche Endbäumchen bilden.

Es fragt sich zunächst, wie man auf Grund dieser Befunde die Beziehungen zwischen den Tuscaroren und Sagosphäriden aufzufassen hat? Ist die Übereinstimmung zwischen den Gitterschalen nur auf eine konvergente Entwicklung zurückzuführen, oder ist dieselbe als Beweis für eine nähere stammesgeschichtliche Verwandtschaft beider Formenreihen zu betrachten, oder läßt sich zwischen den Tuscaroren und Sagosphäriden ein engerer entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhang nachweisen, in der Art, daß vielleicht ein Generationswechsel zwischen beiden besteht? Ich kann mich hier auf eine Diskussion dieser verschiedenen Möglichkeiten nicht einlassen, sondern möchte nur meine Befunde dahin kurz zusammenfassen, daß offenbar in der Ähnlichkeit der Skelette uralte verwandtschaftliche Beziehungen zum Ausdruck kommen. Eine Stütze für diese Auffassung scheint mir darin zu liegen, daß die eigentümlichen Differenzierungen der Stacheln der Tuscaroren und der ihnen nahestehenden Circoporiden (insbesondere die Achsenfäden und die zu den Seitendornen führenden Querbrücken) sich nur noch bei den Aulosphäriden vorfinden, welche ihrerseits den Sagosphäriden nahe verwandt sind.

Wir können noch fragen, ob vielleicht daneben noch ein entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhang vorhanden ist?

Das vorliegende Material liefert bis jetzt keine Anhaltspunkte für die Annahme, daß noch in der Gegenwart zwischen Tuscaroren und Sagenoarien ein Generationswechsel besteht, ich glaube aber, daß sich das Verhältnis zwischen beiden Gruppen doch am besten von der Hypothese aus verstehen läßt, daß ursprünglich eine Art von Generationswechsel zwischen den beiden, eine divergente Entwicklung einschlagenden Formenreihen bestand, daß ferner die koloniebildenden Tuscaroren die Spuren dieser Beziehungen erkennen lassen und daß das Gros der Tuscaroren zu den Sagenoarien etwa in dem Verhältnis steht wie die medusenlosen Hydrarien zu den polypenlosen Trachymedusen.

Fragen wir zum Schluß, auf Grund welcher Teilungs- und Differenzierungsvorgänge eine *Tuscarusa*-Kolonie ihre Entstehung nimmt?

Leider enthält das Material nicht die betreffende Entwicklungsreihe, aber wir können doch auf Grund einiger Befunde uns ein ungefähres Bild von dem Vorgange machen. Der morphologische Zusammenhang zwischen den Einzelgehäusen und der Gitterschale führt zunächst zu der Vorstellung, daß die letztere jedenfalls nicht vor der Bildung der Gehäuse ihre Entstehung nimmt, daß sie vielmehr höchstens gleichzeitig, wahrscheinlich aber erst nach der vollkommenen Ausbildung der Einzeltiere zur Abscheidung gelangt.

Zwei wertvolle Einzelbefunde bieten uns einige weitere Handhaben. Ein besonderer Glücksfall wollte es, daß ich, nachdem

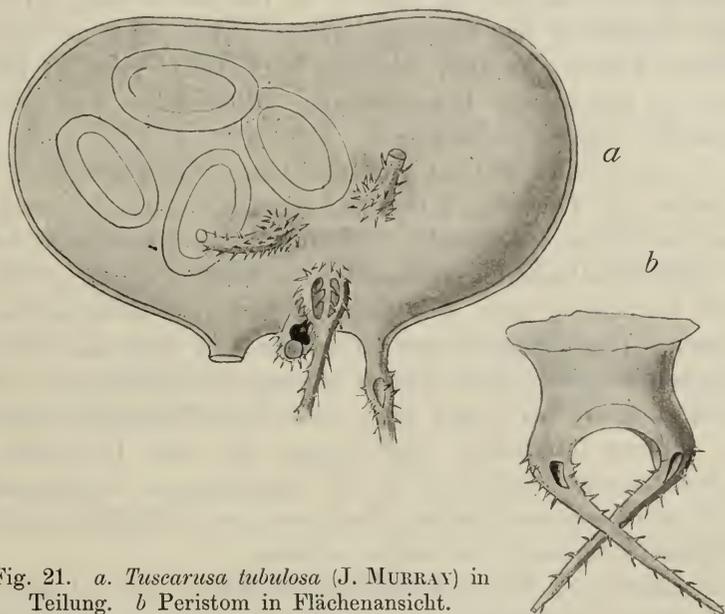


Fig. 21. a. *Tuscarusa tubulosa* (J. MURRAY) in Teilung. b. Peristom in Flächenansicht.

ich während des Sortierens vergeblich auf etwaige Entwicklungsstadien gefahndet hatte, in einer der allerletzten Proben eine unzweifelhaft in Zweiteilung befindliche *Tuscarusa tubulosa* (Fig. 21) antraf, unter den ungefähr 600¹⁹ Tuscaroren der »Valdivia«-Ausbeute das einzige Stück, ein immer noch besonders glückliches Resultat, wenn man die große Sprödigkeit in Betracht zieht, welche die Tripyleen überhaupt in dieser Richtung zeigen. Die Figur 21 zeigt, daß statt der gewöhnlichen Zweizahl der Zentralkapseln vier²⁰ vorhanden sind, daß

¹⁹ Diese Zahl zeigt, wie reich das Tripyleen-Material der »Valdivia« verhältnismäßig ist. Der »National« hat im ganzen nur 13 Tuscaroren gefischt, in der »Gauß«-Ausbeute fand ich 24 Exemplare.

²⁰ Eine derselben, welche geschnitten wurde, zeigte den Kern in der gleichen Verfassung, welche die Kerne der Tuscaroren mit zwei Zentralkapseln aufweisen.

in der Ebene des Peristomspaltes eine Durchschnürung der Schale aufzutreten beginnt und daß die Zahl der Aboralstacheln bereits eine Vermehrung erfahren hat: es sind statt der gewöhnlichen Zahlen 3 oder 4 bereits 5 vorhanden, von denen zwei auf der Vorderfläche, zwei zu beiden Seiten des Peristoms und der letzte (auf der Figur nicht sichtbare) an der Hinterfläche der Schale inserieren. Die Nebenfigur (Fig. 21b) zeigt, daß die Form des Peristoms noch keine Veränderung erfahren hat.

Es ergibt sich auf Grund dieses Befundes, daß die Zweiteilung der *Tuscaroren* in der Weise vor sich geht, daß nach einer Vermehrung der Zentralkapseln von 2 auf 4 die Durchschnürung der Schale und die Ergänzung der Stacheln erfolgt. Wir haben es hier also mit einem Vorgang zu tun, der sich in mancher Hinsicht mit der Teilung der gepanzerten Dinoflagellaten, insbesondere von *Ceratium hirundinella*, vergleichen läßt²¹.

Noch ein zweiter Befund gibt uns einen Anhaltspunkt für das Verständnis der *Tuscarusa*-Kolonien, nämlich die bereits vorhin erwähnte *Gaxelletta*, welche vier Individuen ohne Hinzutreten heterogener Skelettbestandteile miteinander vereinigt zeigt (Fig. 19). Es liegt die Vermutung nahe, daß auch die *Tuscarusa*-Kolonien ein entsprechendes Durchgangsstadium aufweisen und daß man sich also das Zustandekommen einer solchen Kolonie in der Weise zu denken hat, daß zunächst auf Grund eines dreimaligen Teilungsprozesses aus einem solitären Muttertier eine Gruppe von acht Individuen ihre Entstehung nimmt, daß diese in der gemeinsamen extrakapsulären Gallerte eine periphere Stellung einnehmen und schließlich durch eine Gitterschale miteinander verbunden werden.

Wir haben mit diesen Ausführungen bereits einen Gegenstand berührt, dessen Behandlung ich von vornherein als meine Hauptaufgabe betrachtet habe, nämlich die Entwicklungsgeschichte der Tripyleen. Ich habe bereits an verschiedenen Stellen mit einigem Erfolge versucht, in dieses dunkle Gebiet einzudringen. Meine Resultate haben sich aber noch nicht zu einem einheitlichen Gesamtbild zusammengeschlossen und vieles ist noch nicht genügend spruchreif. Ich hoffe, daß es mir gelingen wird, mich auf diese Frage von jetzt an konzentrieren und Ihnen vielleicht bei späterer Gelegenheit darüber berichten zu können.

²¹ Die gelbliche Farbe der *Tuscaroren*-Schalen und der Umstand, daß sie sich anstandslos schneiden lassen, weisen darauf hin, daß sie sehr viel organische Substanz enthalten. Es scheint mir daher die hier vertretene Auffassung, daß die Schalen als solche sich zu teilen vermögen, auf nicht zu große Schwierigkeiten zu stoßen.

Diskussion:

Herr Prof. F. E. SCHULZE: 1. macht darauf aufmerksam, daß auch ein zufälliges Hineingeraten von Tuscaroren in die Gittergehäuse von Aulosphäriden vorkommen könnte;

2. schlägt vor, die drei Ozeane kurz als Atlantic, Pacific und Indic zu bezeichnen.

Herr HÄCKER hat die Möglichkeit gleichfalls in Betracht gezogen, daß die Tuscaroren mehr zufällig in die Gitterschalen hineingeraten sind. Dagegen sprechen aber: die Art der Einfügung der Einzelgehäuse in die Gitterschale; die konstanten, allerdings nur geringen Verschiedenheiten im Bau derselben von dem der bekannten *Sagenarium*-Schalen; die regelmäßige Achtzahl der Einzeltiere; das häufige Vorhandensein von Resten derselben Struktur bei den solitären Exemplaren.

Es ist hinzuzufügen, daß die Gitterschale bei allen Kolonien die gleiche Struktur hat.

Im Anschluß an seinen Vortrag erläuterte Herr Prof. HÄCKER eine Serie von Wandtafeln aus dem Gebiet der allgemeinen Biologie und Zellenlehre.

An die 3. Sitzung schloß sich eine Besichtigung der reichen Schätze des mineralogisch-geologischen Instituts unter Führung des Herrn Prof. KOKEN an.

Vierte Sitzung.

Donnerstag den 26. Mai 9—1 Uhr.

Die Rechnungsrevisoren erstatteten ihren Bericht und die Versammlung erteilte dem Schriftführer die Entlastung.

Vortrag des Herrn Prof. SIMROTH (Leipzig):

Über Fluidalstruktur des Protoplasmas.

Die einzelnen Argumentationen der Zoologie erhalten, so gut wie die jeder Disziplin, nur dann dauernden Wert, wenn sie auf allgemeine Prinzipien bezogen und gegründet werden; wie es in der Einleitung zu zoologischen Vorlesungen üblich ist, bleibt die