Inhaltsverzeichnis.

Seite

Teilnehmer 6
Tagesordnung 7

Erste Sitzung.

Eröffnung der Versammlung 9
R. Hertwig: Über die Methode zoologischer Forschung 9
Begrüßungsreden 18
E. Korschelt: Geschichte des Marburger Zoologischen Instituts 19
Geschäftsbericht des Schriftführers 27
Wahl der Revisoren 30
V. Häcker: Über die Mittel der Formbildung im Radiolarienkörper. (Mit 8 Textfig.) 31
J. Meisenheimer: Zur Biologie und Physiologie des Begattungsvorganges und der Eiablage von *Helix pomatia*. (Mit 3 Textfig.) 51
F. Doflein: Fauna und Oceanographie der japanischen Küste. (Mit Taf. I.) 62

Zweite Sitzung.

E. Korschelt: Über Morphologie und Genese abweichend gestalteter Spermatozoen 73
W. Stempell: Über die Verwendung von microphotographischen Lichtbildern beim zoologischen und anatomischen Unterricht 83
Demonstrationen 88

Dritte Sitzung.

C. Tönniges: Spermatozoen von Myriopoden 88
Wahl des nächsten Versammlungsortes 89
F. E. Schulze: Bericht des Herausgebers des »Tierreich« 89
R. Hertwig: Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem 90
C. Chun: Tafeln der Tiefseefische aus A. Brauers Monographie 112
E. Korschelt: Versuche an Lumbriciden und deren Lebensdauer im Vergleich mit andern wirbellosen Tieren 113
L. Plate: Die Artbildung bei den *Cerion*-Landschnecken der Bahamas. (Mit Taf. II.) 127

Seite
W. Kükenthal: Die Stammesgeschichte und die geographische Verbreitung der Alcyonaceen 138
U. Gerhardt: Zur Morphologie des Wiederkäuerpenis. (Mit 1 Textfig.) . . 149

Vierte Sitzung.

R. Hartmeyer (Berlin): Vorläufiger Bericht über die im Jahre 1905 zusammen mit Herrn Dr. Michaelsen ausgeführte Hamburger südwestaustralische Forschungsreise (mit Lichtbildern) 159
Demonstrationen 160

Fünfte Sitzung.

H. Simroth: Bemerkungen über die Tierwelt Sardiniens. 160
V. Häcker, C. Chun: Einladung zur Naturforscherversammlung in Stuttgart 195
Bericht der Rechnungsrevisoren 195
H. Spemann: Über eine neue Methode der embryonalen Transplantation . 195
R. Burckhardt: Über den Nervus terminalis 203
E. Stromer: Über die Bedeutung der fossilen Wirbeltiere Afrikas für die Tiergeographie 204
C. B. Klunzinger: Über einen Schlammkäfer (*Heterocerus*) und seine Entwicklung in einem Puppengehäuse. (Mit 1 Texfig.) 218
Derselbe: Über Schlammkulturen im allgemeinen und eigentümliche Schlammgebilde durch einen limicolen Oligochäten insbesondere. (Mit 2 Textfig.) 222
Derselbe: Über die Samenträger von *Triton alpestris* 227
Derselbe: Über einige Ergebnisse aus meiner soeben erschienenen Arbeit über die »Spitz- und Spitzmundkrabben« des Roten Meeres 229
A. Schuberg: Über eine Coccidienform aus dem Hoden von *Nephelis vulgaris* (*Herpobdella atomaria*), *Orcheobius herpobdellae* nov. gen. nov. sp. (Mit 14 Textfig.) 233
E. Bresslau: Über die Parthenogenese der Bienen 250

Sechste Sitzung.

N. Gaidukov: Über die Anwendung des Ultramicroskops nach Siedentopf zur Untersuchung lebender Objekte 250
Demonstrationen 258

Demonstrationen.

J. Meisenheimer: Zur Biologie und Physiologie des Begattungsvorganges und der Eiablage von *Helix pomatia*. 259
W. Stempell: Zur Verwendung microphotographischer Lichtbilder beim zoologischen und anatomischen Unterricht 259
C. Tönniges: Spermatozoen von Myriopoden. 259
Derselbe: Zur Struktur und Bildung abweichender Spermatozoenformen . 259
F. Doflein: Japanische Solanderiden, Vertreter einer eigenartigen Gruppe der Hydroidpolypen 259
L. Plate: Die Artbildung der *Cerion*-Schnecken 260
L. Weber: Eine Sammlung von Carabiden-Larven 260
A. Basse und J. Henneke: Der Geschlechtsapparat der Tardigraden. . . 260

Seite
U. Gerhardt: Wulstbildungen an der Urethralöffnung weiblicher Ursiden . 260
Derselbe: Zur Morphologie des Wiederkäuerpenis 260
E. Bresslau: Präparate brasilianischer Tintinnen. (Mit 2 Textfig.) 260
Derselbe: Präparate zur Entwicklungsgeschichte des Beutels und Milchdrüsenapparates von *Echidna aculeata* 261
H. Spemann: Eine neue Methode der embryonalen Transplantation . . . 262
H. Otte: Die Reifungsvorgänge der männlichen Geschlechtszellen von *Locusta viridissima* 262
Rud. Burckhardt: Demonstration des Nervus terminalis 262
Derselbe: Demonstration eines *Okapi*-Embryo 262
L. Aschoff und Dr. Tawara: Demonstration von Präparaten des Reizleitungssystems im Säugetierherzen 263
F. E. Schulze: Demonstration einiger stereoskopischer Diapositive und Dianegative, den Bau der Säugetierlungen und microskopischer Objekte betr. 263
C. B. Klunzinger: Vorzeigen von Samenträgern des *Triton alpestris*. . . 264
Derselbe: Ein Schlammkäfer (*Heterocerus*) und seine Entwicklung in einem Puppengehäuse 264
Derselbe: Über Schlammkulturen im allgemeinen und eigentümliche Schlammgebilde durch *Tubifex rivulorum* (*Saenuris*) insbesondere . . . 264
Derselbe: »Spitz- und Spitzmundkrabben« des Roten Meeres 264
M. Lühe: Demonstration des Introitus vaginae eines jungen Elefanten . . 264
C. Weygandt: Spermatozoen und Stadien der Spermatogenese von *Plagiostoma Girardi* 264
R. Lauterborn: Demonstrationen aus der Fauna des Oberrheins und seiner Umgebung: *Lithoglyphus naticoides*, *Bythinella Dunkeri*, Laich von *Gordius*, Chironomidenlarven in Gehäusen, Gehäuse von Trichopterenlarven und andres 265
W. Harms: Zur Morphologie von *Spongodes* 269
F. Richters: Verschiedene Tardigraden und Copepoden 269
E. Hammer: Über *Sycandra raphanus* H. 269
L. Bykowski: Transplantationen an Lumbriciden 273
F. Schenck: Vorlesungsversuche zur Veranschaulichung der Wirkung des Accommodationsmuskels und des Rippenhebers 273
W. Schulze: Präparate von *Cytorhyctes luis* 273
E. Vanhöffen: Demonstration einiger unbekannten Larvenformen 274
L. Aschoff: *Spirochaete pallida* in syphilitischen Geschwüren. 274
A. Schuberg: Coccidien aus den Hoden von *Nephelis* 274
Derselbe: Präparate der Cilien und Trichocysten von Infusorien. 274
Hagmann: Anomalien im Gebiß brasilianischer Säugetiere. 274
Schluß der Versammlung 276

Anhang.

Verzeichnis der Mitglieder 277

rate freundlichst unterstützen zu wollen. So könnte manches schöne Präparat, das bisher lediglich seinem glücklichen Besitzer nutzte, in Zukunft vielen zugute kommen!

An die Vorträge schloß sich eine Anzahl von Demonstrationen an; zunächst die Vorführung und Erläuterung der photographischen Lichtbilder und einer sehr großen Anzahl von Platten von Herrn Prof. Stempell (Münster). Sodann die bereits im Anschluß an den Vortrag erwähnte Demonstration über Struktur und Bildung abweichender Spermatozoenformen von Prof. Korschelt und Dr. Tönniges (Marburg), sowie eine solche von C. Weygandt (Marburg) über verschiedene Stadien aus der Spermatogenese von *Plagiostoma Girardi.* Herr Sanitätsrat Dr. L. Weber (Cassel) demonstrierte seine sehr schöne und besonders reichhaltige Sammlung von Carabidenlarven.

Dritte Sitzung.

Mittwoch den 6. Juni vormittags 9—1 Uhr.

Vortrag des Herrn Dr. Tönniges (Marburg):

Spermatozoen von Myriopoden.

(Manuskript nicht eingegangen.)

Diskussion:

Herr Dr. Gross (Gießen):

richtet an den Herrn Vortragenden die Frage, ob die Zahl der kernlosen Spermatozoen vielleicht ebenso groß sei wie jene der funktionsfähigen und wie es sich eventuell mit accessorischen Chromosomen in der Spermatogenese der Myriapoden verhält. Herr Dr. Gross führt weiter aus, er sei durch eigne Untersuchungen zu der Auffassung gekommen, daß Spermatozoen mit größerer oder geringerer Chromosomenzahl zugrunde gehen, und meint deshalb, daß auch bei den Myriapoden ähnliche Verhältnisse vorliegen könnten.

Herr Dr. Tönniges:

Es ist die Möglichkeit vorhanden, daß die Zahl der kernlosen Spermatozoen derjenigen der funktionsfähigen gleichkommt. Da jedoch die Zahl der Zellelemente des Hodens eine überaus große ist, so ist die Bestimmung nur schätzungsweise möglich. Es scheint jedoch das Verhältnis ungefähr gleich zu sein.

Ob die zugrunde gehenden Spermatozoen kein accessorisches Chromosom besitzen, konnte leider noch nicht festgestellt werden.

Herr Prof. Korschelt:

macht im Hinblick auf die Ausführungen des Herrn Dr. Gross einige auf die accessorischen Chromosomen bezügliche Bemerkungen und weist auf ihr Vorkommen in den Samenzellen andrer Tierformen hin.

Bei der Wahl des nächsten Versammlungsortes wird beschlossen die wiederholte freundliche Einladung des Herrn Professor Lenz (Lübeck) insofern zu berücksichtigen, als die Versammlung Pfingsten 1907 in Rostock abgehalten und mit einem Besuch von Lübeck zur Besichtigung des dortigen naturhistorischen Museums verbunden werden soll.

Der ebenfalls hierher ergangenen freundlichen Einladung des Herrn W. Hoyle, Direktor des Manchester Museums, zum Besuch von Manchester stehen gewisse Schwierigkeiten entgegen. Jedenfalls nimmt die Versammlung von der liebenswürdigen Einladung mit bestem Dank Kenntnis, ebenso wie von dem Vorschlag Herrn Hoyles für einen von den Mitgliedern der Gesellschaft mit der Reise zum internationalen Kongreß in Boston zu verbindenden Besuch von Manchester.

Bericht des Herausgebers des »Tierreich«.

Herr Prof. F. E. Schulze (Berlin):

Meine geehrten Herren!

Seit unsrer letzten Versammlung wurde als 22. Lieferung die von den HH. H. Stichel (Hagen) und H. Riffarth (Berlin) ausgeführte Bearbeitung der Heliconiidae herausgegeben. Begleitet von zahlreichen Abbildungen, die nach Photographien der Originale hergestellt sind, bringt diese Lieferung die schwierig zu behandelnde Systematik einer Schmetterlingsgruppe, welche durch großen Formenreichtum und weitgehende Variationsfähigkeit ausgezeichnet ist.

Daß die schon seit dem vorletzten Jahre im Druck befindliche 21. Lieferung, welche die von Herrn T. Stebbing (Tunbridge Wells) ausgeführte Bearbeitung der Crustaceengruppe Amphipoda enthält, noch nicht völlig fertiggestellt ist, hat seinen Grund in deren bedeutendem Umfang von etwa 52 Druckbogen. Doch steht der Abschluß dieses Bandes in kurzem bevor.

Die nächste Lieferung, deren Drucklegung schon begonnen hat, wird ebenfalls einen erheblichen Umfang erreichen. Sie enthält die

von den Herren Prof. von Dalla Torre und Prof. Kieffer ausgeführte Bearbeitung der Cynipiden.

Im Anschluß an meine im Vorjahre gegebene Darstellung der Tätigkeit, welche die Leitung des Unternehmens der internationalen Regelung der zoologischen Nomenklatur gewidmet hat, nehme ich heute Gelegenheit, über eine Arbeit zu berichten, die in diesem Jahre in Angriff genommen wurde, um den aus den internationalen Beschlüssen sich ergebenden Konsequenzen gerecht zu werden, nämlich die Herstellung eines alphabetisch geordneten Verzeichnisses sämtlicher Gattungs- und Untergattungsnamen.

Durch die endgültige Kodifizierung einiger grundlegenden Bestimmungen über die Benennung der Gattungen und Untergattungen ist die Systematik vor eine nicht mehr leicht zu nehmende Aufgabe gestellt, welche durch die Unzulänglichkeit der Hilfsmittel der zoologischen Literatur besondere Schwierigkeiten gewinnt. Die Prüfung, ob ein Name im Tierreich schon vergeben ist oder nicht, ebenso wie die Sammlung aller Synonyme erfordert umständliche und zeitraubende Arbeiten, deren Ergebnis überdies ein noch immer sehr unsicheres bleibt. Die Wichtigkeit der Ermittelung einer unanfechtbaren Benennung schien mir aber so groß zu sein, daß ich mich veranlaßt sah, auf Kosten der an sich ja höchst wünschenswerten Beschleunigung der Herausgabe des »Tierreichs« die Anlage eines solchen nomenklatorischen Kataloges in Angriff zu nehmen, welcher bestimmt ist, die schon vorhandenen literarischen Hilfsmittel der Art in möglichst vollkommener Weise zu ergänzen. Die guten Fortschritte dieses Unternehmens, das ich den Händen des Herrn Prof. von Maehrenthal anvertraut habe, berechtigen mich zu der Hoffnung, bald über einen erfolgreichen Abschluß berichten zu können.

Der Herr Vorsitzende spricht Herrn Geheimrat Schulze den Dank der Versammlung für den von ihm erstatteten Bericht aus und beglückwünscht ihn zu den weiteren Fortschritten des großen Unternehmens.

Vortrag des Herrn Prof. Richard Hertwig (München):

Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem.

Die Untersuchungen, welche ich hier mitteilen möchte, schließen sich an den Vortrag an, welchen ich vor einem Jahre auf unsrer Versammlung in Breslau über das Sexualitätsproblem gehalten habe. Damals konnte ich über Arbeiten berichten, welche teils von mir selbst, teils von einigen meiner Schüler unternommen worden waren, um zu ermitteln, ob durch Einwirkungen, welche bei Protozoen

die Kernplasma-Relation beeinflussen (Kälte und Wärme, Hunger und reiche Fütterung, fortgesetzte autogene Entwicklung) sich auch das Sexualitätsverhältnis bei vielzelligen Tieren modifizieren ließe. Als Untersuchungsobjekte wurden verschiedenerlei Tiere benutzt, von Herrn Baron von Malsen *Dinophilus apatris*, von Herrn Issakówitsch Daphniden, von mir selbst *Rana temporaria* und *R. esculenta*. Bei meinen Experimenten hatte sich als ganz besonders wirksam die Beeinflussung durch den Reifezustand der Eier erwiesen. Wenn ich durch Umschnürung von *Rana temporaria*-Weibchen oder durch Paarung von Weibchen von *R. esculenta* aus der Umgebung Münchens mit italienischen Männchen derselben Art einen verfrühten Übertritt der Eier in den Uterus herbeiführte, so entwickelte sich nur ein ganz kleiner Prozentsatz von Eiern. Diese lieferten ausschließlich Männchen. Ebenso erhielt ich fast ausschließlich Männchen und zwar in großer Zahl, wenn ich Eier, welche überreif waren, d. h. lange Zeit im Uterus geblieben waren, so daß das vom Männchen getrennte Weibchen spontan anfing die Eier abzusetzen, künstlich befruchtete.

Im Frühjahr 1905 habe ich meine Untersuchungen neu aufgenommen und zwar auch diesmal wieder mit Unterstützung meines Privatassistenten, Herrn Dr. H. Prandtl, welcher die äußerst mühsame Pflege der Kulturen zum größten Teil übernahm. Da bisher nur ein Teil des umfangreichen Materials hat verarbeitet werden können, will ich mich heute auf die Darstellung der Resultate beschränken, welche wir bei Überreife der Eier erhalten haben.

Zum Verständnis des folgenden muß ich einiges über die Entwicklung der Geschlechtsdrüse der Batrachier vorausschicken. Diese entwickelt sich links und rechts von der Wirbelsäule als eine Genitalleiste, die am oberen Ende der Niere beginnt, hier von dem Fettkörper begrenzt wird, und nach rückwärts sich wohl bis zu zwei Drittel der Länge der Niere erstreckt. Der ursprünglich dünne Faden bekommt rosenkranzförmige Anschwellungen, 10—12 an Zahl, indem sich in ihm Hohlräume entwickeln. So weit ich ihre Entstehung habe verfolgen können, sind dieselben Einstülpungen vom Cölom, gegen die Leibeshöhle aber später vollkommen abgeschnürt. Die Hohlräume erhalten sich bekanntlich beim Weibchen lange Zeit und liefern die im Innern des Ovars befindlichen Taschen, beim Männchen entwickeln sie sich zu den Hodenkanälchen und dem dieselben verbindenden Längskanal, werden aber zuvor durch die wuchernden Genitalzellen zu soliden Zellensträngen eingeengt.

Bei der Umbildung der Genitalstränge zu Hoden oder Ovarien lassen Männchen und Weibchen auf vorgerückten Stadien schon bei Untersuchung mit der Lupe ein verschiedenes Bild erkennen. Bei

weiblichen Kröten und Fröschen (*Bufo vulgaris*, *R. temporaria*, *R. esculenta*) entwickelt sich in typischen Fällen die Genitalanlage in ihrer ganzen Länge zu einem krausenartig gefalteten und gelappten ansehnlichen Organ. Bei Kröten liefert dabei das vorderste, an den Fettkörper angrenzende Ende das sogenannte Biddersche Organ, ein typisches Ovar, das aber die Merkwürdigkeit zeigt, daß es nicht funktioniert und somit keine reifen Eier liefert, weshalb manche Autoren mit Unrecht Bedenken getragen haben, es Ovar zu nennen.

Im männlichen Geschlecht ergeben sich ganz außerordentliche Unterschiede zwischen Kröten einerseits und Fröschen (besonders *R. esculenta*) anderseits. Bei Kröten entwickelt sich bekanntlich das vordere Ende der Genitalleiste ausnahmslos zum Bidderschen Organ, also einem ansehnlichen rudimentären Ovar. Den Rest der Genitaldrüse finde ich bei jungen männlichen Tieren, die im Freien, Ende August, in Tölz gefangen worden waren, noch in seiner ganzen ursprünglichen Länge als einen ansehnlichen Strang entwickelt, der gegen das Biddersche Organ scharf abgesetzt ist und sich von ihm sowohl bei Lupenbetrachtung, als auch bei microskopischer Untersuchung von Schnittpräparaten unterscheidet, bei Lupenbetrachtung insofern er eine sehr viel geringere Dicke besitzt, bei microskopischer Untersuchung insofern er nicht die großen an ihrem Keimbläschen unzweifelhaft als Eier zu erkennenden Zellen enthält. Die ausgebildete Drüse des Männchens habe ich noch keine Zeit gehabt zu untersuchen. Nach den Angaben Knappes, dem wir die neueste und genaueste Beschreibung des Bidderschen Organs und seines Verhältnisses zum Hoden verdanken, müssen die Zustände je nach den einzelnen Männchen und zwar in gleicher Weise bei den verschiedenen Krötenarten variieren. Bei der Mehrzahl der Männchen schließt der Hoden dicht an das Biddersche Organ an als ein kurzer gedrungener Körper; bei andern Männchen liegt der gleiche gedrungene Körper auf der Niere weiter rückwärts von dem Bidderschen Organ durch einen mehr oder minder großen Zwischenraum getrennt. Dieser Zwischenraum wird eingenommen durch eine Art sekundäres Biddersches Organ, einen Teil der Genitalleiste, in welcher sich auch noch Eier entwickelt haben. Ich entnehme aus diesen Befunden, daß die Genitalleiste bei Kröten sich in verschiedener Weise von dem von mir untersuchten Stadium aus weiter entwickeln kann. Entweder entwickelt sich das an das Biddersche Organ anschließende Drittel der Genitalleiste zum Hoden, der nach rückwärts gelegene Abschnitt atrophiert, oder der hier zum Hoden werdende Teil entwickelt sich nach der Richtung des Ovars und liefert das sekundäre Biddersche Organ und der sonst atrophierende Teil wird Hoden.

Demnach würde der bei männlichen Kröten vorhandene Kryptohermaphroditismus verschieden abgestuft sein und demgemäß auch die Intensität der in der Genitaldrüse enthaltenen Tendenz sich nach der weiblichen Seite hin zu entwickeln. Diese Tendenz beherrscht die Genitalleiste in ganzer Ausdehnung, wenn die Kaulquappen sich zu weiblichen Fröschen entwickeln, sie beherrscht bei typischen Männchen nur das vorderste Ende der Anlage und ruft hier das Biddersche Organ hervor, der Rest der Anlage erfährt ein schwächeres Wachstum und schwindet dabei am hinteren Ende durch Rückbildung ganz, während er angrenzend an das Biddersche Organ Hoden erzeugt. Die männliche Genitalleiste zeigt im Vergleich zur weiblichen somit eine Tendenz zur Rudimentierung, welche vom hinteren Ende nach dem vorderen fortschreitet. Ist diese Rudimentierung nicht so energisch, so bleibt das hinterste Ende der Genitalleiste erhalten und wird Hoden, und der sonst Hoden liefernde Abschnitt wird sekundäres Biddersches Organ, je nach den Individuen in verschiedener Ausdehnung. Es handelt sich hier um eine Deutung unvollkommen untersuchter Entwicklungszustände; ich hoffe sie aber bald gestützt auf reiches schon gesammeltes Material besser begründen zu können. Sie findet übrigens eine Stütze in meinen Untersuchungen über die Hodenentwicklung bei den Fröschen.

Zum Studium der Entwicklung der Genitaldrüse eignet sich am besten *R. esculenta.* Hier kann der Unterschied von Männchen und Weibchen schon sehr frühzeitig ausgesprochen sein. In normalen Kulturen können manche Kaulquappen, bei denen die hinteren Extremitäten eben erst als minutiöse, allerdings schon pentadactyl differenzierte Anlagen hervorgeknospt sind, geschlechtlich mit aller Sicherheit bestimmt werden; es empfiehlt sich jedoch bei Untersuchungen, welche die Bestimmung des Geschlechts sich zur Aufgabe stellen, die Kultur noch einige Zeit fortzuführen, bis die hinteren Extremitäten kräftige Ruderorgane geworden sind. Selbst dann gibt es noch einige Formen, bei denen eine für macroskopische Untersuchung ausreichende Differenzierung der Geschlechtsdrüse noch nicht erzielt ist; sie kann sich bei einzelnen Individuen so sehr hinausziehen, daß man sie sogar noch längere Zeit nach der Metamorphose weiter züchten muß, um volle Sicherheit zu haben. Die sich hierin aussprechende Verlangsamung in der Entwicklung der Geschlechtsdrüse habe ich bei Kulturen gefunden, bei denen ich keine Gründe für sie angeben kann; sie findet sich, wie wir sehen werden, stets bei Tieren, die aus überreifen Eiern gezogen werden, wie es mir scheint aber auch bei verfrüht zur Reife gebrachten Eiern.

Viel ungünstiger für Geschlechtsbestimmung ist *Rana temporaria.*

Hier treten noch besondere Verhältnisse in Kraft, auf die schon Pflüger hingewiesen hat, die an und für sich für die Erörterung des Sexualitätsproblems sehr interessant sind, dem Erkennen des Geschlechts aber zurzeit wegen unsrer ungenügenden Kenntnisse sehr große Schwierigkeiten machen.

Ich bespreche zunächst die typische Geschlechtsdifferenzierung, wie sie besonders bei *R. esculenta* vorkommt. Hier entwickeln sich nur die vordersten Teile der Genitalleiste, welche etwa den drei bis vier vorderen rosenkranzförmigen Anschwellungen entsprechen, zum Hoden, die hinteren atrophieren. Man sieht daher bei jungen Hodenanlagen das hintere Ende sich in einen Faden ausziehen, in dem noch Reste der rosenkranzförmigen Anschwellungen zu erkennen sind. Der Hoden selbst ist ein gedrungener, anfänglich oberflächlich eingeschnürter, später sich zu einem Oval abrundender Körper, der gewöhnlich gegen den Fettkörper durch eine deutliche Einschnürung abgesetzt ist, manchmal aber auch mit breiter Basis ihm ansitzt. Da bei Tieren derselben Kultur dieser Körper sehr verschieden groß ist, in manchen Fällen doppelt so lang als in andern, nehme ich an, daß auch die verwandten Strecken der Genitalleiste von Anfang an verschieden groß waren.

Vergleichen wir die Hodenentwicklung von *Rana esculenta* mit der der Bufoniden, so können wir sagen, daß die bei letzterer schon eingeleitete Rudimentierung der Geschlechtsleiste männlicher Tiere noch weitere Fortschritte gemacht hat. Die ganze Strecke, welche bei Bufoniden, sei es in ihrem vorderen oder hinteren Drittel zum Hoden wird, ist geschwunden, und nur der Teil, welcher unter allen Umständen bei Kröten weiblich ist und der — wenn wir die Differenzierung der männlichen Geschlechtsdrüse in diesem Sinne deuten — der fortschreitenden Rudimentierung den stärksten Widerstand leistet, die Gegend des Bidderschen Organs wird zum Hoden.

Und nun kommen wir zu den höchst eigentümlichen Geschlechtsverhältnissen von *Rana temporaria*, bei welcher Formen, die der sexuellen Bestimmung Schwierigkeiten bereiten, ungeheuer häufig sind. Ich muß hier auf frühere Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei Fröschen zurückgreifen. Als Born Froschlarven unter verschiedenen Futterbedingungen kultivierte, fand er bei allen seinen Kulturen ungefähr dasselbe Sexualitätsverhältnis, und zwar ein Verhältnis, welches ganz erheblich von dem in der Natur vorliegenden abwich. Im ganzen züchtete er 1443 Tiere, davon 1371 ♀ und 72 ♂, also ungefähr 95 % ♀ und 5 % ♂, während er in der Natur ungefähr gleich viel Männchen wie Weibchen fand. Er deutete seine Befunde in dem Sinn, daß irgend welche Besonderheiten in der Art

seiner Kultur diese enorme Verschiebung des Sexualitätsverhältnisses herbeigeführt hätten. Pflüger widersprach dieser Deutung; zunächst suchte er Borns Ergebnisse aus einer erheblich größeren Mortalität des männlichen Geschlechts zu erklären. Born hatte von 8000 jungen Froschlarven nur 1443 aufziehen können; der Rest — fast $^5/_6$ — war gestorben. Es brauchten von den gestorbenen nur $^2/_6$ ♀ und $^3/_6$ ♂ zu sein und das absonderliche Genitalverhältnis wäre erklärt gewesen. Als Pflüger nun aber selbst in ausgedehnter Weise Frösche züchtete, kam er zu einer andern Erklärung. Bei Kulturen von *Rana temporaria* aus der Umgebung Bonns fand er ein Sexualverhältnis 35 % ♂, 65 % ♀, aus der Umgebung Utrechts 13 % ♂, 87 % ♀, aus der Umgebung Königsbergs 51,6 % ♀, 48,4 % ♂. Dieselben Prozentverhältnisse fand er, wenn er Fröschchen von entsprechender Entwicklungsstufe und entsprechender Herkunft, die aber in der Natur aufgewachsen waren, auf das Geschlecht prüfte. Da es nun im höchsten Grade unwahrscheinlich war, daß das Mortalitätsverhältnis von Männchen und Weibchen an den verschiedenen Orten ein verschiedenes sei, suchte er nach einer andern Erklärung. An allen Orten ergab sich für geschlechtsreife drei- und mehrjährige Tiere nahezu das Verhältnis von 50 : 50. Da nun dieser Ausgleich in den drei bis zur Geschlechtsreife des Frosches nötigen Jahren nicht gut aus verschiedener Mortalität erklärt werden kann, stellte Pflüger die Hypothese auf, das Zuviel an Weibchen, welches an bestimmten Orten sich für frisch metamorphosierte Frösche ergebe, habe seine Ursache in der mehr oder minder entwickelten Tendenz zum Hermaphroditismus. Unter den 65 % als ♀ bezeichneten Tieren der Bonner Umgebung seien 15 % Hermaphroditen, welche später Männchen würden. Eine Bestätigung seiner Hypothese erblickt er darin, daß schon ein Jahr nach der Metamorphose das normale Sexualitätsverhältnis hergestellt werde.

Wie viele andre Forscher, welche sich mit der Geschlechtsentwicklung bei Fröschen befaßt haben, so bin auch ich auf Grund eigner Untersuchungen zu einer Bestätigung der Pflügerschen Ansicht geführt worden. Im Fortgang meiner Untersuchungen war ich ganz erstaunt, wie spärlich die Zahl unzweifelhafter Männchen ist. Ich bestimmte bisher nur einige kleinere Kulturen, bei denen aber alle Tiere einige Zeit über die Metamorphose hinaus bei reichlichem Futter kultiviert worden waren. Ich fand in einer solchen Kultur 43 ♀ auf 18 ♂, in einer andern sogar 47 ♀ auf 8 ♂, von 59 in der Natur gefangenen wahrscheinlich schon einige Wochen metamorphosierten Fröschchen fand ich 37 ♀ und 23 ♂.

Als ich nun aber die Weibchen genauer untersuchte, fand ich

nur bei einem Teil das Ovar in normaler Länge entwickelt und stark gekraust, bei andern fand ich das Ovar in seinem hinteren Abschnitt mehr oder minder rückgebildet, so daß nur die Hälfte oder ein Drittel der Genitalleiste entwickelt war. Bei microskopischer Untersuchung waren vielfach die Eier in Rückbildung begriffen; in andern Fällen waren Eier nicht zu finden, der centrale Hohlraum aber erweitert und mit Aussackungen nach der Peripherie fortgesetzt, so daß ich den Eindruck gewann, der Hohlraum habe sich auf Kosten des rückgebildeten Eimaterials ausgedehnt. Die den Hohlraum umgebenden Genitalzellen zeigten einen indifferenten Charakter, oder, um mich präziser auszudrücken, eine Beschaffenheit, die es mir nicht ermöglichte, zu entscheiden, ob sie sich zu Eiern oder Samenzellen weiter entwickeln würden. Wir haben es hier im Vergleich zu typischen Weibchen unzweifelhaft mit einer Rudimentierung der Geschlechtsdrüse zu tun. Dieselbe ist aber nicht so weit gediehen wie bei typischen männlichen Tieren. Ich nehme an, daß bei derartigen Formen die Geschlechtsdrüse sich zunächst zu einem funktionsunfähigen Ovar entwickelt, in dem dann die Eier rückgebildet werden, während der neu heranwachsende Satz von Geschlechtszellen Samenmaterial liefert. Diese Fröschchen mit rudimentiertem Ovar entsprechen unzweifelhaft den Formen, welche Pflüger Hermaphroditen genannt hat. Ich halte den Ausdruck nicht für geeignet, um das Wesentliche der Erscheinung auszudrücken. Ich glaube, daß man das Charakteristische der in Rede stehenden Formen besser bezeichnet, wenn man von rudimentärer Protogynäcie spricht. Es ist ja richtig, daß bei Amphibien nicht selten (auch abgesehen von Kröten mit ihrem Bidderschen Organ) ein dauernder Kryptohermaphroditismus besteht, insofern mitten im Hoden rudimentäre Eier eingesprengt liegen, wie es auch bei Haien, Flußkrebs und andern getrennt geschlechtlichen Tieren von verschiedenen Forschern und auch von mir beobachtet worden ist. Aber es ist nicht ausgemacht, ob dieser Kryptohermaphroditismus ein Rest der beschriebenen Protogynäcie ist, oder ob er nicht vielmehr von demselben unabhängig ist.

Wenn ich nun die Tiere mit rudimentärer Protogynäcie als männliche Tiere bezeichne, würden sich die oben genannten Zahlen etwas anders gestalten; es würden etwa 10—15 % Weibchen weniger und entsprechend mehr Männchen herauskommen. Immerhin würde die Zahl der Weibchen im Vergleich zu dem Geschlechtsverhältnis herangereifter Tiere noch zu groß sein; man müßte also annehmen, daß manche als typische Weibchen bezeichnete Formen sich zu Männchen umdifferenzieren.

Das von Pflüger auf Grund seiner statistischen Untersuchungen

aufgeworfene Problem bedarf dem Gesagten zufolge noch weiterer Untersuchungen. Die durch meine Beobachtungen wahrscheinlich gewordene Umbildung einer Ovarialanlage zu einem Hoden muß Schritt für Schritt verfolgt werden. Wahrscheinlich erfolgt sie in der Zeit zwischen der Metamorphose und dem darauf folgenden Sommer. Ich habe schon einen meiner Schüler veranlaßt, sich dieser Arbeit zu unterziehen.

Nach diesen etwas ausführlich gewordenen, aber für das Verständnis des Folgenden notwendigen Vorbemerkungen gehe ich zur Darstellung meiner Untersuchungen an überreifen Eiern über. Ich benutzte sowohl *Rana temporaria* als auch *R. esculenta.*

Drei Pärchen von *Rana temporaria*, welche mir am 21. März gebracht worden waren, von denen ich nicht angeben kann, wie lange vorher die Paarung im Freien schon bestanden hatte, wurden am 25. März getrennt. Ein Weibchen begann am 31. März die Eier abzusetzen. Ich benutzte das im Uterus zurückgebliebene Eimaterial — es waren etwa 500 Eier — zur künstlichen Befruchtung. Ich will es im folgenden mit *A* bezeichnen. In der Nacht vom 2. zum 3. April laichte ein zweites Weibchen ab, der im Uterus zurückgebliebene Rest wurde am 3. April früh befruchtet (Material *B*). Am 3. April wurde das dritte Weibchen, welches noch gar keine Tendenz zum laichen zeigte, getötet und das gesamte Eimaterial befruchtet (Material *C*). Das Material *B* können wir unberücksichtigt lassen, da etwa 300 Eier frühzeitig zerfielen; von 130 ausgeschlüpften Tieren waren etwa 90 lebensunfähig; am 17. März lebten noch 40 Tiere, welche aber auch bald zugrunde gingen. Von den beiden andern Materialien wollen wir zuerst *C*, dann *A* besprechen. Denn aus dem Umstand, daß das zugehörige Weibchen keine Anstalten zum freiwilligen Ablaichen traf, entnehme ich, daß es die Eier, obwohl es später zur künstlichen Befruchtung benutzt wurde, nicht solange im Uterus behalten hatte als *A*. Auch stimmen hiermit die Resultate meiner Untersuchung überein.

Das Material *C* wurde nach der Befruchtung in zwei Partien geteilt, die eine Partie in der Wärme bei 20° C. gezüchtet, die andre bei einer Temperatur von 10°. Die Wärmekultur starb sehr rasch ab, so daß keine einzige Larve erzielt wurde, die Kältekultur entwickelte sich auch nicht günstig; 120 Eier lieferten keine Larve; von den 340 ausgeschlüpften Larven gelangten nur 74 zur Metamorphose, im Vergleich zu den Zuchtresultaten Borns immerhin noch ein günstiges Ergebnis. Von den 72 auf ihr Geschlecht geprüften Fröschchen waren 38 ausgesprochene Männchen, 23 ausgesprochene Weibchen, 11 zeigten den Zustand der Geschlechtsorgane, den ich auf

rudimentäre Proterogynäcie und spätere männliche Beschaffenheit beziehe. Unter allen Umständen hatte ich eine enorme Verschiebung des normalen Sexualitätsverhältnisses zugunsten des männlichen Geschlechts erzielt.

Eine noch größere Überreife als das Material *C* lieferte das Material *A*. Von den 460 im Uterus beim Ablaichen zurückgebliebenen Eiern erhielt ich nur 266 Larven, von denen 218 bis zur Metamorphose gezüchtet werden konnten. Der Geschlechtsapparat dieser Tiere war in seiner Entwicklung ganz außerordentlich zurückgeblieben. Bei 169 Exemplaren fand ich nur die Genitalleiste oder die Rosenkranzform der Geschlechtsdrüse, bei 30 Individuen beginnende, bei 19 Individuen etwas deutlichere Umbildung der Genitalleiste zum Ovar, aber nur im Bereich der oberen Partie der Genitalleiste, wie bei proterogynen Formen. Wenn ich nun bedenke, daß *Rana temporaria* durch eine starke Tendenz Eier in der Genitaldrüse frühzeitig zu entwickeln ausgezeichnet ist, daß im vorliegenden Falle die in der Geschlechtsentwicklung am weitesten vorgeschrittenen Tiere nur den als Proterogynäcie bezeichneten Zustand des Geschlechtsapparates haben erreichen können, komme ich zum Schluß, daß die ganze Kultur männlichen Geschlechts war.

Meine an *R. temporaria* gemachten Untersuchungen ließen den Einwand zu, daß der von der Norm abweichende Zustand des Geschlechtsapparates der aus überreifen Eiern gezüchteten Fröschchen nicht durch die Überreife der Eier hervorgerufen worden, sondern eine von Anfang an vorhandene Eigentümlichkeit der betreffenden Eier gewesen sei. Der Einwand hatte ja von vornherein wenig Wahrscheinlichkeit für sich. Denn angesichts der vielen von mir und andern gemachten Zuchten, die alle das beschriebene Übergewicht nach der weiblichen Seite ergeben hatten, war es doch kaum denkbar, daß ich bei meinen Versuchen über Überreife der Eier zweimal und einschließlich des im vorigen Jahre referierten Falles gar dreimal auf Weibchen mit rein männlich vorausbestimmten Eiern geraten sei. Immerhin war es mir wünschenswert, bei weiteren Versuchen diesen Einwand auszuschließen, indem ich den Versuch so einrichtete, daß ich das zur Zeit der normalen Eiablage vorhandene Sexualitätsverhältnis mit dem Sexualitätsverhältnis überreifer Eier vergleichen konnte. Für derartige Versuche liefert *R. esculenta* die günstigsten Vorbedingungen, indem sie normalerweise die Eier nicht auf einmal absetzt, sondern in Zwischenräumen in kleinen Haufen. Man kann daher das Laichgeschäft, nachdem ein Teil der Eier abgesetzt war, unterbrechen, Männchen und Weibchen trennen und nach einigen Tagen noch die künstliche Befruchtung erzielen. Man kann so das

Sexualitätsverhältnis der zuerst abgesetzten, in natürlicher Weise besamten Eier und der überreifen künstlich befruchteten Eier bestimmen und untereinander vergleichen.

Bei derartigen zum erstenmal angestellten Versuchen muß man erst Erfahrungen sammeln; und so ging es auch mir. Bei zwei Versuchen waren die Intervalle zwischen erster und zweiter Befruchtung zu groß gewählt. Bei der zweiten Befruchtung erhielt ich das eine Mal gar keine, das andre Mal nur zwei die Aufzucht ermöglichende Larven, letztere waren männlichen Geschlechts. Zwei andre Versuche machten mir bei der Geschlechtsbestimmung sowohl der erst befruchteten als auch der spät befruchteten Eier so große Schwierigkeiten, daß ich ihre Untersuchung vertagt habe, bis ich mit den verschiedenen Zuständen der Geschlechtsorgane der Batrachier besser vertraut bin. Leider fehlt es über diesen Gegenstand an brauchbaren Untersuchungen. Es gibt zwar Untersuchungen über die Entwicklung des Ovars aus der Genitalleiste, aber keine Untersuchungen über die entsprechenden Zustände der Hodenentwicklung. Letztere sind zwar wiederholt schon vor Jahren für die allernächste Zeit in Aussicht gestellt worden, aber so weit ich die Literatur kenne und in dem Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere zitiert finde, nie erschienen. Solange aber nicht die Entwicklungsgeschichte des Hodens exakt beschrieben worden ist, sind auch die Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Ovars rücksichtlich der ersten Zustände unzuverlässig. Denn dann fehlt alle Sicherheit, daß nicht Anfangsstadien der Hodenentwicklung als Anfangsstadien der Eierstocksentwicklung beschrieben worden sind. Nach allem was ich oben auseinandergesetzt habe, ist die Geschlechtsdifferenzierung der Batrachier ein sehr schwieriges Problem.

Bei einem fünften Versuch war ich vom Glück begünstigt und auf diesen werde ich mich zunächst in meinem Bericht beschränken. Zuvor aber einige Worte über das gewöhnliche Sexualitätsverhältnis von *R. esculenta.* Ich erläutere dasselbe an einem besonders günstigen Zuchtversuch, zu dem ein aus der Natur stammendes Gelege benutzt wurde. Dasselbe enthielt Embryonen kurz vor dem Ausschlüpfen, als es zum Teil bei Zimmertemperatur, zum Teil bei 30° C. aufgezüchtet wurde. An 786 teils metamorphosierten, teils wegen der frühzeitig erfolgten Differenzierung der Geschlechtsdrüsen schon vor der Metamorphose abgetöteten Tieren konnte das Geschlecht bestimmt werden; die Bestimmung ergab 352 ♀, 380 ♂ und 54 proterogyne Formen.

Das Weibchen, welches für den Versuch über Überreife benutzt wurde, legte am 1. Juni 140 natürlich befruchtete Eier ab und wurde

dann vom Männchen getrennt. Am 3. Juni abends legte es eine große Menge von Eiern ab, so daß ich am 4. Juni mich entschloß, eine künstliche Befruchtung zu versuchen. Indes war das zugehörige Männchen ausgekommen und unter andre Männchen geraten, so daß ich nicht mit Sicherheit sagen kann, ob das nach dem Augenschein herausgesuchte zur künstlichen Befruchtung benutzte Männchen mit dem Männchen, welches die natürliche Befruchtung bewirkt hatte, identisch war. Ich fand im Uterus noch etwa 400 Eier vor, von denen über die Hälfte nicht ausschlüpfte. Von den ausgeschlüpften Larven starben etwa 70 frühzeitig ab; 97 konnten auf das Geschlecht geprüft werden, also etwa $^1/_4$ des Ausgangsmaterials. Von den 140 zuerst befruchteten Eiern entwickelten sich 79, also etwa $^4/_7$, so weit, daß sie behufs Geschlechtsbestimmung abgetödtet werden konnten. Da ich damals noch der Ansicht war, daß bei *R. esculenta* in allen Fällen das Geschlecht sich bei Larven mit stark entwickelten Hinterbeinen mit Sicherheit erkennen lasse, wartete ich etwa bei $^2/_3$ des Materials die Metamorphose nicht ab, erst später züchtete ich bis zu völlig beendeter Metamorphose. Die Untersuchungen über das Sexualitätsverhältnis der Kulturen ergaben nun folgende Resultate.

Von den 79 Tieren der Normalkultur waren 47 Weibchen mit stark entwickeltem Ovar, 32 typische Männchen; es handelte sich also um eine Kultur mit relativ hoher Prozentzahl von Weibchen. Von den 97 Tieren der überreifen Kultur war nur 1 Tier, dessen Geschlechtsdrüse auf mich den Eindruck eines Ovars machte. Bei microskopischer Untersuchung fand ich aber keine Eier vor, so daß ich zur Ansicht kam, das Tier hat zunächst die Entwicklung zum weiblichen Geschlecht eingeschlagen, dann aber die Eier rückgebildet und war in Umbildung zum Männchen begriffen Alle übrigen 96 halte ich für Männchen; für alle metamorphosierten und auch einen Teil der nicht metamorphosierten kann das gar nicht zweifelhaft sein; denn die Geschlechtsdrüse hatte hier die Gestalt eines typischen, wenn auch oft minutiös kleinen Hodens angenommen. Bei dem Rest war nur der oberste Abschnitt der Genitalanlage, welcher unmittelbar an den Fettkörper angrenzt, entwickelt, auch dieser oft nur als ein dünnes Fädchen. Ich halte es ganz für ausgeschlossen, daß aus einer derartigen Anlage sich etwas andres als ein Hoden entwickelt. Auch hatte sich ja die Anlage bei alten Tieren, welche die Metamorphose hatten beendigen können, in der Tat zum Hoden entwickelt.

Aus den mitgeteilten Zuchtresultaten ziehe ich zwei Schlüsse.

I. Überreife der Eier führt zu einer Rudimentierung der Geschlechtsdrüsen. Diese Rudimentierung äußert sich in zweierlei Weise, 1) zeitlich insofern die Geschlechtsdrüse im Vergleich zum Körper sich

außerordentlich viel langsamer entwickelt, 2) räumlich insofern das hintere Ende der Geschlechtsdrüse oft nicht angelegt wird oder vielleicht auch frühzeitig rückgebildet wird, worüber weitere ausgedehnte Untersuchungen nötig sind. Diese Rudimentierung der Geschlechtsdrüse ist um so auffallender, als speziell in der zuletzt besprochenen Kultur von *Rana esculenta* die jungen Fröschchen ein besonders kräftiges Körperwachstum zeigten und erheblich viel größer waren als die Normaltiere auf entsprechenden Entwicklungsstadien. Wir haben hier einen Größenunterschied vor uns, wie er ähnlich zwischen Kälte- und Wärmetieren besteht. Im Durchschnitt sind auch die in Kälte gezüchteten Froschlarven erheblich viel größer als solche, die bei höheren Temperaturen gezogen wurden. Der der Genitaldrüse benachbarte Fettkörper verhält sich hierbei wie ein Teil des Körpers; er ist zumeist bei Tieren mit rudimentierter Geschlechtsdrüse ganz enorm entwickelt.

II. Überreife der Eier führt zur Entwicklung männlicher Tiere. Dieser zweite Satz läßt sich noch nicht mit der gleichen Sicherheit vertreten als der erste. Denn von den drei in diesem Vortrag besprochenen Kulturen ist gerade die individuenreichste, die Kultur *A* von *Rana temporaria*, nicht einwandfrei. In ihr war kein einziges Exemplar enthalten, welches durch die Anwesenheit typischer Hoden als Männchen bestimmt charakterisiert gewesen wäre. Nur weil mit wenigen Ausnahmen, welche den Charakter der oben ausführlich erörterten Protogynäcie trugen, alle Individuen dieselbe Beschaffenheit, eine hochgradige Entwicklungshemmung des Geschlechtsapparats zeigten, nahm ich an, daß alle Individuen gleichen Geschlechts seien, wobei dann nur das männliche Geschlecht in Frage kommen konnte. Diese Deutung paßt auch in den gesamten Rahmen der Erscheinungen. Wie ich schon auseinandersetzte, zeigt die Entwicklung des Hodens aus der Genitalleiste im Vergleich zur Entwicklung des Ovars den Charakter größerer Rudimentierung. Bei männlichen Tieren ist der Fettkörper im allgemeinen sehr viel mächtiger entwickelt als bei Weibchen und auch die Körpergröße bedeutender, wie es auch für Tiere mit Entwicklungshemmung der Genitalleiste gilt. Die bedeutendere Körpergröße der Männchen auf korrespondierenden Stadien, besonders auf dem Stadium der Metamorphose, ist eine um so auffälligere Erscheinung, als bekanntlich das Größenverhältnis beider Geschlechter sich später umkehrt, indem die Weibchen die Männchen an Wachstum überflügeln, so daß ausgewachsene Weibchen erheblich größer sind als ausgewachsene Männchen. Wenn wir nun weiter berücksichtigen, daß auch im vorausgegangenen Jahr die Eier eines hochreifen Weibchens fast ausschließlich Männchen geliefert

hatten, so können wir auch den zweiten Satz mit großer Sicherheit verteidigen, daß zwischen Überreife der Eier und Entwicklung männlicher Nachkommenschaft ein Zusammenhang existiert.

Wie hat man nun diesen Zusammenhang zu erklären? Von vornherein sind zwei Möglichkeiten gegeben. Der einen zufolge würde das Resultat auf einer selectiven Wirkung der Überreife beruhen: Es würde dabei vorauszusetzen sein, was ja auch wohl der herrschenden Auffassung entspricht, daß es weiblich und männlich determinierte Eier gibt. Man müßte nun weiter annehmen, daß weibliche Eier der schädigenden Wirkung der Überreife gegenüber empfindlicher sind und daher früher absterben als die männlichen Eier. Die Deutung wäre zulässig, da in allen überreifen Kulturen die Sterblichkeit groß genug war um den gänzlichen Schwund der Weibchen zu erklären; sie ist insofern nicht wahrscheinlich, als im allgemeinen die Erfahrungen dafür sprechen, daß das weibliche Geschlecht auf frühen Stadien das widerstandsfähigere ist, als ferner in Kulturen gewöhnlicher Eier, in denen ebenfalls eine große Sterblichkeit geherrscht hatte, gleichwohl das weibliche Geschlecht nicht stärker decimiert war als das männliche.

Der zweiten Möglichkeit zufolge, für welche ich mich entscheide, würde das Verschwinden der Weibchen in überreifen Kulturen darauf beruhen, daß Eier, welche unter normalen Verhältnissen Weibchen geliefert haben würden, durch die Überreife eine Veränderung erfahren haben, so daß sie nunmehr männliche Tiere liefern. Um diese von mir adoptierte Erklärungsweise verständlich zu machen, muß ich auf die theoretischen Auseinandersetzungen über das Sexualitätsproblem zurückgreifen, welche ich vor einem Jahr vorgetragen habe. Dieselben bekämpfen die Ansicht, daß die Entwicklung eines Eies, sei es zu einem Weibchen oder zu einem Männchen oder einem hermaphroditen Organismus auf dem getrennten oder gleichzeitigen Vorkommen spezifischer männlicher oder weiblicher Substanzen beruhe, wodurch dem Ei von Anfang an ein besonderer unveränderlicher Charakter aufgeprägt sein würde. Die Annahme derartiger spezifischer Geschlechtssubstanzen wäre eine Hypothese, welche keinen realen Boden besitzt. Nach meiner Auffassung beruht vielmehr die Verschiedenheit der Geschlechter auf einer verschiedenen Regulation der Zelle, auf einem verschiedenen Wechselverhältnis ihrer Hauptbestandteile, der Kernsubstanz und des Protoplasma.

Wir können jetzt wohl die Auffassung als genügend gesichert betrachten, daß für jeden Organismus ein bestimmtes mittleres Größenverhältnis von Kern und Protoplasma gegeben ist, welches ich »Kernplasmarelation« genannt und durch den Quotienten

$\frac{K\,(\text{Masse der Kernsubstanz})}{P\,(\text{Masse des Protoplasma})}$ ausgedrückt habe. Wir wissen ferner, daß die Kernplasmarelation im reifen Ei zugunsten des Protoplasma, im Spermatozoon zugunsten des Kerns ganz gewaltig verschoben ist. In dieser verschiedenen Zellregulation ist das einzige allen Einzelfällen sexueller Differenzierung gemeinsame Merkmal gegeben. Daß diese verschiedene Zellregulation schließlich zustande kommt und zu verschiedenen Geschlechtern führt, ist die Konsequenz einerseits der Beschaffenheit der den Organismus liefernden Eizelle, anderseits der auf die Eizelle und weiterhin auf deren Abkömmlinge die Furchungskugeln und Körperzellen wirkenden Einflüsse; als solche kommen in Betracht die Einflüsse, die vom Spermatozoon ausgehen, ferner die Einflüsse, welche nach der Befruchtung durch Temperatur, Ernährung usw. ausgeübt werden. Es wird nun Eizellen geben, bei denen schon von Anfang an eine so fest bestimmte Kernplasmarelation gegeben ist, daß eine Abänderung ihres Sexualitätscharakters weder durch die Befruchtung noch durch anderweitige Bewirkungen erzielt werden kann. In dieser Hinsicht nenne ich die Kleineier der Rotatorien Daphniden, *Dinophilus* usw., welche immer nur Männchen liefern. Anderseits wird es aber auch Eier geben, und zwar ist dies offenbar die Regel, welche in mehr oder minder hohem Grade einer sexuellen Bestimmung zugängig sind. Eier mit hochgradig labilem sexuellen Gleichgewicht scheinen nach allem, was wir wissen, die Eier der Amphibien zu sein. Solche Eier werden, wenn sie von Anfang an gleichartige Kernplasmarelation haben und unter gleichartigen Bedingungen gezüchtet werden, selbstverständlich gleiche Geschlechter liefern, wenn sie aber verschiedenartigen die Kernplasmarelation abändernden Bewirkungen ausgesetzt werden, werden aus ihnen je nach der Art dieser Bewirkungen Männchen oder Weibchen hervorgehen. Hiermit ergibt sich weiter die Möglichkeit der sexuellen Umstimmung, daß Eier, welche unter gewöhnlichen Verhältnissen das eine Geschlecht geliefert haben würden, unter besonders starken Einflüssen ihre geschlechtliche Bestimmung verändern. Wir wissen, daß unbefruchtete Bieneneier Männchen erzeugen, daß sie durch die Befruchtung zu weiblichen Eiern umgeformt werden. Wie solche Umstimmungen in der einen Richtung erwiesen sind, so muß von vornherein auch eine Umstimmung im entgegengesetzten Sinne, Umstimmung weiblicher Eier zu männlichen Eiern zugegeben werden.

Nach meinen auf der Beschaffenheit der Sexualprodukte basierten Anschauungen würden Eier, welche relativ ärmer an Kernsubstanz sind, Weibchen liefern, chromatinreichere dagegen Männchen.

Wir können diesen Gedanken in folgende Formeln fassen: $\frac{K}{P} = ♀$; $\frac{K+k}{P} = ♂$. Es wäre dabei gleichgültig, ob am Anfang der Entwicklung die soeben in Formeln ausgedrückte Kernplasmarelation schon aktuell oder nur der Anlage nach vorhanden war. Ich verstehe dabei unter Anlage, daß Kern und Protoplasma in ihrer Aktivität derartig zueinander abgestimmt sind, daß die für das männliche und weibliche Geschlecht gültigen Kernplasmarelationen im Lauf der Entwicklung erzielt werden, auch wenn sie rein quantitativ zur Zeit der Befruchtung noch nicht vorhanden waren.

Wenn ich nun oben die Annahme gemacht habe, daß die Eier der Frösche durch Überreife eine geschlechtliche Umstimmung erfahren, bei welcher weibliche Eier zu männlichen Eiern werden, so müßte man annehmen, daß durch Überreife eine aktuelle oder wenigstens potentielle Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten des Kerns stattfindet. Ich habe schon in meinem Breslauer Vortrag diese Veränderung auf eine dem Ei induzierte Tendenz zu parthenogenetischer Entwicklung zurückgeführt. Parthenogenesis ist eine autogene Entwicklung und wird, ähnlich wie es von den autogenen Entwicklungen der Protozoen erwiesen ist, eine Zunahme der Kernsubstanz auf Kosten des Protoplasma begünstigen; ich kann an dieser Stelle daher wohl auf früher Gesagtes verweisen. Die Einwirkungsweise wird sich selbstverständlich auf alle Eier ausdehnen, nicht nur auf die weiblich, sondern auch auf die männlich prädisponierten Eier. Wenn die ersteren ihre Kernplasmarelation aus $\frac{K}{P}$ in $\frac{K+k}{P}$ verwandeln, so werden die letzteren eine Verwandlung aus $\frac{K+k}{P}$ in $\frac{K+2k}{P}$ erfahren; sie werden damit an die Grenzen einer normalen Entwicklungsmöglichkeit gelangen und vielfach auch dieselbe überschreiten. Denn wir wissen, daß der Furchungsprozeß eine hochgradige Kernplasmaspannung voraussetzt, eine enorme Differenz von Kernmasse und Plasmamasse, welche allmählich durch eine große Anzahl von Teilungen ausgeglichen wird. Ist die Kernplasmaspannung durch übermäßige Ansammlung von Kernsubstanz (aktuelle Kernhypertrophie des befruchteten Eies) von Anfang an nicht ausreichend gewesen, oder wird sie durch allzustarkes Anwachsen der Kernsubstanz (potentielle Kernhypertrophie des befruchteten Eies) zu früh während des Furchungsprozesses ausgeglichen, so muß Stillstand der Entwicklung eintreten, es muß zu Entwicklungshemmungen kommen, je nach dem Grad der Kernhypertrophie, früher oder später.

In der Tat zeigen auch die nicht zur normalen Entwicklung gelangenden überreifen Eier in ausgesprochener Weise die Merkmale der Entwicklungshemmung, ganz besonders deutlich auf dem Gastrulastadium[1]. Ich habe schon gelegentlich meines Breslauer Vortrags auf die entwicklungshemmende Wirkung einer gesteigerten Kernplasma-Relation hingewiesen, damals freilich von einem andern Gesichtspunkt aus, nämlich um zu erklären, warum aus den Kleineiern der Rotatorien und der *Dinophilus* Tiere entstehen, welche sowohl männlich, als auch rudimentär sind. Ich glaube, daß diese Einwirkungen der verschiedenen Kernmasse auf den Ablauf ontogenetischer Prozesse bei der wissenschaftlichen Verwertung der Ergebnisse der Entwicklungsphysiologie viel zu wenig Berücksichtigung gefunden haben.

Man wird meinen Auseinandersetzungen vielleicht den Vorwurf machen, daß sie sehr hypothetischer Natur sind. Ich möchte dies selbst nicht bestreiten, zugleich aber als einen Vorzug derselben hervorheben, daß alle Hypothesen, die ich mache, experimenteller Prüfung zugängig sind. Ich habe selbst Gelegenheit genommen und auch einige meiner Schüler veranlaßt, einzelne Probleme herauszugreifen und exakterer Untersuchung, als es mir bisher möglich war, zu unterziehen. Es würde mich freuen, wenn auch andre Fachkollegen sich an diesen Untersuchungen beteiligen würden.

In diesem Frühjahr habe ich nun und zwar abermals gemeinsam mit Herrn Dr. Prandtl über die Beziehungen zwischen Sexualverhältnis und Reifezustand der Eier neue Untersuchungen begonnen, welche den folgenden Gesichtspunkten Rechnung tragen. Wenn verfrühte Eireife der Eier einerseits und Überreife des Eies anderseits die Entwicklung des männlichen Geschlechts begünstigt, so muß zwischen beiden Extremen das Optimum für das weibliche Geschlecht liegen. Die Tendenz, das weibliche Geschlecht zu liefern, muß somit eine auf- und absteigende Kurve zeigen. Da nun die Erfahrung lehrt, daß bei normaler Eiablage in einem Gelege beide Geschlechter vertreten sind, so bin ich zur Annahme gezwungen, daß die Eier eines Frosches sich in verschiedenen Zuständen der Reife befinden und sich daher in einem gegebenen Moment sehr verschieden verhalten[2].

---

[1] Die Frage, ob Entwicklungshemmungen durch Kernhypertrophie hervorgerufen werden, ist experimenteller Untersuchung zugängig. Es kommt hier ein Entwicklungszustand der Zelle in Frage, welcher nicht nur durch autogene Entwicklung, sondern auch durch Kältewirkung hervorgerufen werden kann. Nach beiden Richtungen sind Untersuchungen im Münchener zoologischen Institut im Gange, welche zu bestätigenden Resultaten geführt haben.

[2] Daß die Eier eines und desselben Geleges eines Frosches untereinander sehr verschieden sind, geht aus den Resultaten der äußerst zahlreichen von mir

Die der Untersuchung nicht zugängigen Sexualitätskurven der einzelnen Eier werden sich daher zu einer experimentell kontrollierbaren Sexualitätskurve der gesamten Eimasse eines Frosches kombinieren. Wenn man nur zwei aus verschiedenen Zeiten stammende Befruchtungen auf ihr Sexualitätsverhältnis prüft, ist keine Sicherheit gegeben, daß man eine richtige Vorstellung von den periodischen Veränderungen des Sexualitätsverhältnisses erhält; man könnte z. B. zwei korrespondierende Punkte des auf- und absteigenden Teils der Kurve und damit gleiche Sexualitätsverhältnisse erzielen, obwohl inzwischen eine Veränderung des Eimaterials vor sich gegangen ist. Wir haben daher versucht, von einem Froschpärchen nicht nur 2, sondern 3 und 4 Befruchtungen in Intervallen von 24 Stunden zu erzielen. Es ist uns das auch für 7 verschiedene Pärchen von *Rana esculenta* geglückt, so daß wir jetzt wohl darauf rechnen können, das zur Lösung der Frage nötige Material zu erhalten. Es wird sich mit Hilfe des Materials und zwar aus der Art, in welcher sich das Sexualverhältnis verschiebt, sicherlich entscheiden lassen, ob das Ausfallen des weiblichen Geschlechts bei Überreife auf einer Umformung der weiblichen Eier zu männlichen oder auf einem Absterben derselben beruht. Ich glaube mich allerdings schon jetzt mit großer Wahrscheinlichkeit für die erstere Möglichkeit entscheiden zu können und zwar mit Rücksicht auf das Resultat, welches ich im Sommer 1904 mit schwach überreifen Eiern erhielt. Es ist das die Kultur, über welche ich schon in meinem Breslauer Vortrag berichten konnte. Dieselbe lieferte von allen damals angesetzten Kulturen die günstigsten Resultate, so daß das Sexualitätsverhältnis aus dem Absterben einer bestimmten Kategorie von Formen nicht erklärt werden konnte. Dabei ergab sie einen enormen Prozentsatz männlicher Tiere. Ich fand auf 317 ♂ nur 13 ♀.

Vor einem Jahr war mir noch nicht bekannt, daß die Überreife eine Rudimentierung des Geschlechtsapparats zur Folge hat. Ich war ferner gewohnt, bei Weibchen von *R. esculenta* frühzeitig, schon lange vor der Metamorphose ein reich gelapptes Ovar vorzufinden,

---

angesetzten Kulturen hervor. Mag man die Larven eines Geleges unter noch so günstige und gleichmäßige Bedingungen bringen, und bei so reichem Futter kultivieren, daß von Nahrungsmangel keine Rede sein kann, es ist ganz unmöglich, homogene Kulturen zu erzielen, einige Larven bleiben im Wachstum zurück, andre eilen voraus, so daß sich der Eintritt der Metamorphose über mehrere Monate hinzieht. Auch scheint es mir ganz unmöglich, alle Individuen einer Kultur aufzuziehen. Ich glaube, daß sowohl die verschiedenen Eier eines und desselben Frosches auf sehr verschiedene Existenzbedingungen eingerichtet sind, als auch ähnliche Unterschiede zwischen den Eiern verschiedener Froschweibchen existieren.

so daß ich die gedrungenen Geschlechtsdrüsen der betreffenden überreifen, bis über die Metamorphose hinaus gezüchteten Kultur ohne weiteres für Hoden erklärte. Mit Rücksicht auf meine Erfahrungen über die rudimentierende Wirkung der Überreife habe ich es daher für notwendig befunden, die Kultur aufs neue durchzuprüfen. Da es mir bisher an Zeit gebrach, habe ich in den letzten Tagen vor Pfingsten nur 213 als Männchen bezeichnete Formen neu durchmustern können. Davon waren 131 typische Männchen, einige wenige Exemplare hatten noch die langgestreckte Geschlechtsdrüse ohne die charakteristische Lappung des Ovars, zeigten also eine typische Hemmungsbildung, der Rest, etwa 33 %, besaß den Bau der proterogynen Formen: nur das obere Ende der Genitalleiste entwickelt, dieses aber schwach lappig; bei microskopischer Untersuchung im Innern Eier in Rückbildung und große Hohlräume. Ich glaube, daß die Besonderheit dieses Befundes meine Ansicht bestätigt, daß Überreife eine sexuelle Umformung der Eier hervorruft, daß die 33 % Tiere mit abnormer Geschlechtsdrüse Weibchen in Umbildung zu Männchen waren, und daß in der Tat meine in Breslau gemachten Angaben über das Sexualitätsverhältnis der Kultur zu Recht bestehen. Und so habe ich denn die sichere Hoffnung, daß die in diesem Jahre begonnenen exakten Untersuchungen eine Bestätigung meiner Ansicht von der sexuellen Umbildungsfähigkeit der Eizellen liefern werden.

Die im verflossenen Jahr ausgeführte Untersuchung über den sexuellen Unterschied reifer und überreifer Eier von *R. esculenta* wurde noch nach einer andern Richtung hin Ausgangspunkt von Experimenten. Ich hatte in dem besprochenen Fall keine Sicherheit gehabt, daß das benutzte Männchen bei beiden Befruchtungen das gleiche gewesen sei; daher war die Möglichkeit gegeben, daß die Anwendung eines andern Männchens die offenkundige Abänderung des Sexualverhältnisses veranlaßt habe. Das führte zur Frage, ob die Spermatozoen überhaupt einen so hochgradigen Einfluß auf das Geschlecht ausüben können.

Die Frage ist sehr viel in der Literatur erörtert worden. Meist hat man versucht, sie auf dem Wege statistischer Erhebungen zu lösen, jedoch ohne Erfolg. Die herrschende Auffassung hält sich für berechtigt, jedoch ohne zureichenden Grund, den Spermatozoen jedweden geschlechtsbestimmenden Einfluß abzusprechen. Ein Versuch, die Frage auf dem sicher zum Ziel führenden Weg experimenteller Forschung zu entscheiden, ist meines Wissens bisher noch von Niemandem gemacht worden. Und doch sind die entscheidenden Versuche hier leicht durchzuführen; man braucht ja nur die Eier ein und desselben Frosch- oder Fischweibchens mit Samen von verschiedenen

Männchen zu befruchten und die so erhaltenen Parallelkulturen auf ihr Geschlechtsverhältnis zu prüfen.

Wir haben nun gleich einen Doppelversuch ausgeführt. Wir benutzten die Eier von zwei Weibchen, von denen das eine aus Schleißheim stammte, das andre aus Lochhausen im Dachauer Moos; das Eimaterial des ersteren möge mit S., das des zweiten Frosches mit L. bezeichnet werden. Den zur Befruchtung dienenden Samen entnahmen wir 3 Schleißheimer und 3 Lochhausener Männchen; sie mögen mit s^1, s^2, s^3 und l^1, l^2, l^3 bezeichnet werden. Es wurden nun 10 Befruchtungen ausgeführt und sonach 10 Kulturen angesetzt. Die angewandten Kombinationen ergeben sich aus folgender Übersicht.

S. s^1	L. s^1
S. s^2	L. s^2
S. l^1	L. l^1
S. l^2	L. l^2
S. l^3	L. s^3

Ich muß noch bemerken, daß die Schleißheimer Frösche in der Geschlechtsreife hinter den Lochhausener Fröschen erheblich zurück waren, sich auch in Größe und allgemeinem Habitus von ihnen unterscheiden, so daß ich beim Kreuzen beider Formen der Kürze halber von »Bastardieren« reden werde. Aus der ungenügenden Reife erklärt sich die Erscheinung, daß alle mit dem Schleißheimer Weibchen angesetzten Kulturen sich erheblich schlechter entwickelten als die korrespondierenden, vom Lochhausener Weibchen abstammenden; einmal war die Sterblichkeit eine größere, zweitens die Entwicklung sehr verlangsamt. Zu diesem von den Eiern ausgehenden Einfluß gesellte sich ein Einfluß von seiten der Spermatozoen. Eier desselben Tieres entwickelten sich erheblich verschieden, je nachdem sie von dem einen oder dem andern Männchen befruchtet worden waren. Daß es sich hierbei nicht um Zufälligkeiten handelte, sondern um einen sehr energischen vom Samen ausgehenden Einfluß geht daraus hervor, daß die vom Samen abhängige Abstufung in der Gunst oder Ungunst der Entwicklung in derselben Weise bei dem Schleißheimer und dem Lochhausener Eiermaterial wiederkehrte. So entwickelten sich besonders gut L.l^2 und L.s^2, und nächstdem S.l^2 und L.s^2, schlechtere Kulturen waren L.l^1 und L.s^1, vor allem aber S.l^1 und S.s^1. Von den Lochhausener Kuturen entwickelte sich am allerschlechtesten L.s^3, während S.l^3 mittelmäßige Resultate ergab. Am besten werden diese Verhältnisse durch eine tabellarische Übersicht erläutert, in welcher der Befund vom 2. Juni zusammengestellt ist, in der oberen Reihe sind alle bis dahin festgestellten Abgänge der Kulturen, seien

es abgestorbene Eier oder Larven, eingetragen, in der unteren die am 2. Juni noch lebenden Larven.

L.l^2	L.s^2	L.l^1	L.s^1	L.s^3	S.s^2	S.l^2	S.s^1	S.l^3	S.l^1
59	117	96	124	212	100	215	150	221	249
606	557	369	317	310	227	217	182	361	187.

Die geringeren Gesamtzahlen der Schleißheimer Kultur erklären sich daraus, daß beim Ausführen der künstlichen Befruchtung eine nicht unbeträchtliche Portion Eier zu Boden gefallen war und daher unbenutzt blieb. Aus der Tabelle lassen sich folgende zum Teil schon oben ausgesprochenen Resultate ableiten:

1) daß das Schleißheimer Eimaterial im Vergleich zu dem Lochhausener minderwertig war;

$$\text{S. Material aller Kulturen} \begin{cases} \text{lebend } 1174 \\ \text{tot } \quad 935 \end{cases}$$

$$\text{L. Material aller Kulturen} \begin{cases} \text{lebend } 2159 \\ \text{tot } \quad 608 \end{cases}$$

2) daß Kreuzung zwischen Schleißheimer und Lochhausener Tieren ungünstig wirkte. Denn lassen wir S.l^3 und L.s^3 außer acht um 2 Bastardkulturen mit 2 Normalkulturen zu vergleichen, so erhalten wir für das Verhältnis von Bastardkulturen zu Normalkulturen folgende Zahlen:

	S.	Bast.	Normal	L.	Bast.	Normal
tote		436	250		241	155
lebende		578	409		874	975

Ferner ergibt sich das gleiche Resultat daraus, daß die beste Lochhausener Kultur eine Normalkultur ist L.l^2 $\begin{cases} 59 \\ 606 \end{cases}$, und ebenso die beste Schleißheimer Kultur S.s^2 $\begin{cases} 100 \\ 227 \end{cases}$. Desgleichen sind die schlechtesten beidesmal Bastardkulturen L.s^1 $\begin{cases} 124 \\ 317 \end{cases}$, S.$l^1$ $\begin{cases} 249 \\ 187 \end{cases}$.

3) ergibt sich, daß ganz abgesehen von Bastardierung die Spermatozoen gewisser Männchen einen ungünstigen Effekt hatten. Von den Lochhausener Männchen hat das als l^1 bezeichnete offenbar einen besonders ungünstigen Einfluß,

$$\text{L.}l^1 \begin{cases} \text{tote} \quad 96 \\ \text{lebende } 369 \end{cases}, \quad \text{S.}l^1 \begin{cases} 249 \\ 187 \end{cases},$$

von den Schleißheimer Männchen s^1 und s^3

$$\text{L.}s^1 \begin{cases} 124 \\ 317 \end{cases}, \quad \text{S.}s^1 \begin{cases} 150 \\ 182 \end{cases}, \quad \text{L.}s^3 \begin{cases} 212 \\ 310 \end{cases}.$$

Hier würde sich die interessante Frage anreihen, ob rücksichtlich von Gunst und Ungunst der Entwicklung dem Ei und dem Spermatozoon gleiche Anteile zukommen, oder ob dieser Anteil bei der einen oder der andern Geschlechtszelle ein größerer ist, ferner ob die von Bastardierung, Ungunst der Eier oder Spermatozoen ausgehenden Einflüsse während aller Perioden der Entwicklung in gleichem Maß zur Geltung kommen. Die Resultate, welche wir mit den oben angeführten 10 Kulturen erhalten haben, deuten darauf hin, daß letzteres nicht der Fall ist[3]. Aber sie sind für eine Entscheidung der schwierigen Frage völlig unzureichend, wie denn auch die mitgeteilten Befunde zunächst nur orientierenden Wert besitzen und nicht nur an Batrachiern, sondern auch an andern Tieren weiter geprüft werden müssen[4].

Immerhin läßt sich schon jetzt das Resultat feststellen, welches übrigens mit den Erfahrungen der Medizin vollkommen übereinstimmt, daß für einen gesunden Ablauf der Entwicklung der Beschaffenheit der Spermatozoen eine große Bedeutung zukommt. Unter diesen Verhältnissen ist es sehr wohl denkbar, daß die Beschaffenheit der Spermatozoen auch auf die Geschlechtsbestimmung einen Einfluß ausübt. Hoffentlich geben die begonnenen Kulturen uns hierüber weiteren Aufschluß.

P. S. Ich benutze diese Gelegenheit, um zu einigen Bemerkungen Stellung zu nehmen, welche Wilson in einem in der »Science« erschienenen kritischen Referat meines Breslauer Vortrags gemacht hat. Wilson hält die von mir aufgestellte Sexualitätstheorie für nicht haltbar. Hierzu habe ich nur das Eine zu bemerken, daß ich die Bezeichnung »Theorie« selbst nicht angewandt habe. Ich habe nur die Gedankengänge auseinandergesetzt, welche mich bei meinen Versuchen geleitet haben. Ob dieselben ihre Bestätigung finden und sich zu einer Theorie entwickeln lassen werden, muß die Zukunft lehren.

Wilson führt unter anderm als eine gegen meine Theorie sprechende Tatsache die von ihm gemachte Beobachtung ins Feld, daß die Befruchtung mit Spermatozoen, welche ein Chromosom (das accessorische Chromosom) zu wenig haben, bei den Wanzen männ-

---

[3] Es hat sich seit dem 2. Juni herausgestellt, daß manche Kulturen eine besonders ungünstige Entwicklungsrichtung eingeschlagen haben, so z. B. die Kultur L. s^1, welche von 317 auf 102 lebende Tiere zurückgegangen ist, S. s^1 (von 182 auf 44), L. s^3 (von 310 auf 97). Überhaupt macht sich immer mehr geltend, daß die von Schleißheimer Männchen befruchteten Eier sich ungünstig entwickeln (abgesehen von $S.^2$), offenbar weil sie in der Geschlechtsreife zurück waren.

[4] Am meisten möchten sich Fische hierzu eignen. Ich habe daher mit Herrn Kollegen Hofer verabredet, die Untersuchungen, auch die über Geschlechtsbestimmung, gemeinsam auf Fische auszudehnen.

liche Tiere erzeugt. Mir ist dieser Einwand unverständlich. Ich habe in meinem Breslauer Vortrag hervorgehoben, wie ich mir den bei Bienen so unverkennbaren Einfluß der Parthenogenesis auf das Geschlecht vorstelle, daß Parthenogenesis zu den »autogenen« Entwicklungen gehöre, daß diese die Bildung des männlichen Geschlechts begünstigen. Eine amphigone Entwicklung müsse sich nun um so mehr der parthenogenetischen nähern, und um so mehr die Bildung des männlichen Geschlechts begünstigen, je mehr die Wirkung des Spermatozoon abgeschwächt werde. Das geschehe bei oligopyrenen Spermatozoen und in höchstem Maße bei apyrenen Spermatozoen, bei denen ja eine typische Befruchtung gar nicht mehr zustande kommen könne, sondern ein der Parthenogenese gleichwertiger Vorgang. Wenn bei Wanzen die männlichen Tiere aus Eiern entstehen, die von Spermatozoen ohne das accessorische Chromosom, also von oligopyrenen Spermatozoen befruchtet werden, so ist hierin eine Bestätigung meiner Anschauungen gegeben, keine Widerlegung.

Diskussion:

Herr Dr. Escherich (Straßburg):

weist auf die neuesten Versuche von Miß Fielde über Parthenogenesis bei Ameisen hin. Sie kam im Gegensatz zu Reichenbach zu dem Resultat, daß aus parthenogenetischen Eiern von Arbeitern wie von ♀♀ sich ausschließlich ♂♂ entwickelten, daß also bei den Ameisen dieselben Verhältnisse vorliegen wie bei den Bienen. Worauf die abweichenden Ergebnisse Reichenbachs beruhen (vielleicht Befruchtung der Arbeiter?), muß durch weitere Experimente erhellt werden. —

Herr Prof. Hertwig:

hält es nicht für ausgeschlossen, daß aus parthenogenetischen Eiern von Ameisen auch einmal Weibchen entstehen können, wie ja auch bei Daphniden und Aphiden viele Generationen parthenogenetischer Weibchen entstehen ehe Männchen auftreten. Offenbar seien die Eier in den verschiedenen Gruppen der Insekten verschieden reguliert. Bei den Bienen genüge schon das einmalige Unterbleiben der Befruchtung, um männliche Tiere hervorzurufen, bei den Daphniden und Aphiden bedürfe es der cumulierenden Wirkung vieler parthenogenetischer Generationen, um die dem weiblichen Ei eigentümliche Kernplasmarelation in die weibliche zu verwandeln.

Herr Prof. Schulze (Berlin):

weist auf die von Korschelt gefundene Tatsache hin, daß bei *Dino-*

philus apatris die kleinen an Plasma armen Eier zu Männchen werden, was für die Auffassung des Vortragenden spricht.

Herr Prof. Hertwig:

stimmt dem Vorredner bei und betont, daß das besondere Interesse, welches dem *Dinophilus apatris* für das Sexualitätsproblem zukomme, ihn veranlaßt habe, einen seiner Schüler, Herrn Baron v. Malsen mit der experimentellen Untersuchung der Geschlechtsverhältnisse von *Dinophilus* zu betrauen.

Herr Dr. Gross (Gießen):

wendet ein, daß Parthenogenesis bei Insekten doch nicht immer Männchen, sondern in vielen Fällen gerade nur oder überwiegend Weibchen ergebe. Bei einer durch drei Generationen fortgesetzten parthenogenetischen Zucht einer *Liparis*-Art soll die Zahl der Männchen sogar von Generation zu Generation geringer geworden sein.

Herr Prof. Hertwig:

wiederholt im Anschluß an Bemerkungen, welche er in der Diskussion mit Herrn Dr. Escherich gemacht hatte, daß die Genese von Weibchen aus parthenogenetischen Eiern an und für sich seinen Anschauungen nicht widerspräche; dagegen würde es ein gewichtiger Einwand gegen dieselbe sein, wenn es sich bestätigen sollte, daß bei vielen aufeinanderfolgenden parthenogenetischen Generationen die Zahl der Männchen ab-, die der Weibchen zunähme. Zunächst stände aber diese Angabe in Widerspruch zu allen bei Insekten gemachten Erfahrungen.

Herr Prof. Spemann (Würzburg).
Herr Prof. Hertwig.
Herr Prof. Spemann.
Herr Prof Hertwig.

Herr Prof. Chun (Leipzig):

erläutert eine Anzahl prachtvoller, soeben in der lithographischen Anstalt von Werner und Winter in Frankfurt fertig gestellten Tafeln von Tiefseefischen aus Prof. A. Brauers Bearbeitung der betr. Monographie des Tiefseewerks.

Vortrag von Prof. E. Korschelt (Marburg) über:

Versuche an Lumbriciden und deren Lebensdauer im Vergleich mit andern wirbellosen Tieren.

Schon bei einer früheren Gelegenheit, nämlich bei der Versammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Heidelberg, berichtete ich über die an Lumbriciden vorgenommenen sog. Transplantationsversuche[1]. Es handelte sich dabei um Vereinigung von Teilstücken desselben Individuums, verschiedener Individuen und verschiedener Arten, die nach der von A. Giard für die verschiedenen Arten der Pfropfung eingeführten Benennung als autoplastische, homoplastische und heteroplastische Vereinigungen bezeichnet werden. Die Teilstücke wurden in sehr verschiedener Kombination und Zahl zu lebensfähigen Individuen vereinigt. Auf die Art dieser Versuche und ihre Ergebnisse soll hier nicht näher eingegangen werden, da die Morphologie und Physiologie dieser Vereinigungen seitdem in den ausführlichen Arbeiten von E. Joest und O. Rabes[2] dargestellt wurde. Jedoch habe ich immerhin für etwaige Interessenten einige und zwar besonders ausgewählte, auffällige Stücke dieser Vereinigungen aufgestellt. Von ihnen dürften besonders die aus Teilstücken von Individuen verschiedener Arten und Gattungen hergestellten nicht ohne Interesse sein; die Komponenten der Vereinigung geben sich bei diesen Stücken ohne weiteres und auf den ersten Blick durch differente Färbung des Vorder- und Hinterstücks zu erkennen.

Gut gelungene Vereinigungen im lebenden Zustand und in verschiedenen Stadien der Verheilung wird außerdem Herr Dr. Bykowski (Lemberg) vorzeigen, der sich zur Zeit unter besonderen Gesichtspunkten hier mit der Frage der Transplantation beschäftigt.

Als ich damals (1898) über diese Versuche berichtete, war seit ihrem Beginn (1895) noch keine lange Zeit vergangen und man konnte sich noch kein rechtes Urteil über die Lebensdauer der Transplantationen bilden. Diesen Punkt möchte ich nun vor allen Dingen hervorheben, da die Lebensdauer der »Vereinigungen« weit größer ist, als man von derjenigen der Regenwürmer im allgemeinen vermuten sollte.

Solche durch künstliche Vereinigung von Teilstücken erhaltene Individuen sind seit Beginn der Versuche (1895) bis zum ver-

---

1 Über Regenerations- und Transplantationsversuche an Lumbriciden. Verhandl. D. Zool. Ges. 1898.

2 E. Joest, Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entwicklungsmech. 5. Bd. 1897. — O. Rabes, Transplantationsversuche an Lumbriciden. Histologie und Physiologie der Transplantationen. Ebenda 13. Bd. 1901.

gangenen Jahr (1905) gehalten worden, dann starben jedoch die letzten Stücke (zum Teil erst infolge ungünstiger äußerer Verhältnisse) ab, womit die Versuche zu Ende gingen. Also stellt dieser Bericht zugleich einen Schlußbericht über die hier im Institut von Joest, Rabes und mir selbst vorgenommenen Transplantationsversuche an Lumbriciden dar.

Ohne auf Details, d. h. die Art der Operation, Stellung und Größe der Teilstücke usw. einzugehen, nenne ich eine Anzahl besonders langlebiger und verschiedenen Arten angehöriger Würmer, wobei nur zu erwähnen ist, daß es sich um solche Vereinigungen handelt, bei denen durch die »Transplantation« Würmer von der ungefähren Beschaffenheit normaler Individuen hergestellt worden waren. Für die Beurteilung ihrer Lebensfähigkeit wird es nötig sein, die Art der Zusammensetzung dieser Vereinigungen genauer kennen zu lernen, doch möchte ich an dieser Stelle hierauf, wie auf die Verhältnisse, unter denen die Würmer gehalten wurden zunächst nicht eingehen, sondern behalte mir vor, auf diesen Punkt in Verbindung mit der Frage nach der Lebensdauer andrer wirbelloser Tiere später zurückzukommen.

Die hier in Frage kommenden Vereinigungen sind folgende[3]:

Versuch 2. *Lumbricus terrestris*, homoplastische Vereinigung, 18. Juli 1895 bis 20. Jan. 1901, $5^1/_2$ Jahr (6 Jahre).

Vers. 56. *Helodrilus longus* (*All. terr.*), homoplastische Vereinigung, 19. Nov. 1895 bis 15. Okt. 1905, 9 Jahre 11 Mon. ($10^1/_4$ Jahr).

Vers. 74. *Helodrilus longus*, homoplastische Vereinigung, 13. Dez. 1895 bis 10. Aug. 1905, 9 Jahre 8 Mon. (10 Jahre).

Vers. 318. *Eisenia* (*All.*) *foetida*, autoplastische Vereinigung, 1. Dez. 1897 bis 21. Dez. 1901, 4 Jahre ($4^1/_2$ Jahr).

Vers. 326. *Helodrilus longus*, autoplastische Vereinigung, 14. Dez. 1897 bis 18. Juli 1905, $7^1/_2$ Jahr (8 Jahre).

Vers. 333a. *Helodrilus longus*, homoplastische Vereinigung, 21. Dez. 1897 bis 23. Dez. 1904, 7 Jahre ($7^1/_2$ Jahr).

Vers. 333b. *Helodrilus longus*, homoplastische Vereinigung, dreiteilig, 21. Dez. 1897 bis 18. Juli 1905, $7^1/_2$ Jahr (8 Jahre).

Vers. 334. *Helodrilus longus*, homoplastische Vereinigung, 21. Dez. 1897 bis 30. Mai 1903, $5^1/_2$ Jahr (6 Jahre).

---

[3] Von den Zahlen der Versuche beziehen sich drei (Versuch 2, 56 u. 74) noch auf diejenigen von Joest, die andern auf meine eignen Versuche. Es sind die schon in den Arbeiten von Joest und Rabes genannten Versuchszahlen. Herrn Dr. Rabes hatte ich bereits veranlaßt, über das damalige Alter dieser Versuchstiere (im Jahre 1901) zu berichten (a. a. O. S. 289). Die Benennung der Arten ist hier eine andre als in den genannten früheren Mitteilungen und richtet sich nach Michaelsens Bearbeitung der Lumbriciden im »Tierreich«.

Vers. 350. *Helodrilus longus*, homoplastische Vereinigung, dreiteilig, 13. Jan. 1898 bis 30. Mai 1903, 5 Jahre $4^1/_2$ Mon. ($5^3/_4$ Jahr).

Vers. 364. *Helodrilus longus*, 1. März 1898 bis 10. Aug. 1905, $7^1/_2$ Jahr (8 Jahre).

Vers. 378a. *Helodrilus longus*, 14. April 1898 bis 20. März 1904, 6 Jahre ($6^1/_2$ Jahr).

Vers. 378b. *Helodrilus longus*, 14. April 1898 bis 30. Mai 1903, 5 Jahre ($5^1/_2$ Jahr).

Man sieht hieraus, daß diese aus zwei und sogar aus drei Teilstücken (Versuche 333b und 350) zusammengesetzten Individuen ein recht langes Leben hatten. Die Vereinigung und Verbindung der Organe der von verschiedenen Individuen herstammenden Teilstücke muß eine so innige geworden sein, daß derartige Würmer sich von normalen offenbar gar nicht mehr unterscheiden. Damit komme ich zu einer Frage, die infolge dieser Versuche ein gewisses Interesse gewonnen hat, nämlich zu der nach der Lebensdauer der Regenwürmer im allgemeinen.

Da fast ausschließlich mit größeren Würmern experimentiert wurde, so ist nach den Wahrnehmungen, die ich beim Aufziehen von Regenwürmern aus dem Kokon bis zur Erlangung der Geschlechtsreife machte, jenen Alterszahlen stets noch ein Zeitraum von 4—6 Monaten hinzuzufügen. Infolgedessen kommt man für die von mir gehaltenen Regenwürmer auf Alterszahlen von 6, 7, 8, bis über 10 Jahre.

Bei diesen Zahlen bleibt zu bedenken, daß sie sich nur auf solche Würmer beziehen, die in Gefangenschaft gehalten wurden und daß die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, die Bedingungen, unter denen sie gehalten wurden, könnten eher lebensverlängernd als verkürzend auf sie eingewirkt haben, so daß die in Freiheit lebenden Würmer schließlich eine kürzere Lebensdauer als die gefangenen hätten. Auf diese Frage, die ich mir wiederholt vorlegte und die ich aus hier nicht näher zu erörternden Gründen verneinend beantworten zu müssen glaubte, möchte ich vorläufig nicht näher eingehen und ich denke, daß man sie zunächst außer Betracht lassen kann. Jedenfalls erschienen die von den Regenwürmern erreichten Alterszahlen einigermaßen erstaunlich, denn man würde ihr Alter wohl keinesfalls so hoch eingeschätzt haben und ich fand mich in dieser Beziehung mit den besten Kennern der Lumbriciden in völliger Übereinstimmung. Meine Versuche, aus der Literatur über diesen Punkt Genaueres festzustellen, waren ebenso vergeblich wie diejenigen, von den mit der betr. Literatur genauer bekannten Fachgenossen oder von älteren, für biologische Dinge interessierten Zoologen etwas darüber

zu erfahren. Gerade das veranlaßte mich, den Gegenstand hier vorzubringen und die Frage nach der Lebensdauer dieser und andrer wirbelloser Tiere zur Diskussion zu stellen, da ich die Hoffnung hege, daß vielleicht der eine oder andre der anwesenden Herren Kollegen über diesen Punkt Aufklärung zu geben vermag.

Über die Lebensdauer der wirbellosen Tiere sind unsre Kenntnisse bisher überhaupt recht dürftige und Weismanns Klage darüber aus dem Jahr 1882 erscheint heute noch ebenso berechtigt. Es handelt sich immer nur um einzelne, mehr zufällig gewonnene Angaben.

Wenn ich die einzelnen Abteilungen der Wirbellosen auf die für sie gegebenen besonders hohen Alterszahlen durchgehe, so machen diese Angaben keinerlei Anspruch auf Vollständigkeit, die schwer und höchstens durch längeres Sammeln der sehr verstreuten Notizen zu erlangen ist. Zu einem systematischen Verfolgen des Gegenstandes fehlte mir bisher die Zeit. Die nachfolgenden, größtenteils dem Weismannschen Vortrag entnommenen Angaben sind nur mehr zum Vergleich herausgegriffen.

Um mit den Mollusken zu beginnen, so scheinen die kleineren Formen wie andre wirbellose Tiere im allgemeinen nur ein verhältnismäßig geringes Alter von wenigen (2—4) Jahren zu erreichen, einzelne jedoch können recht alt werden, die Najaden z. B. 12—14 Jahre und älter; *Natica* soll ein Alter von 30 Jahren, *Tridacna* sogar ein solches von 60—100 Jahren erreichen, wie angegeben wird. Desgleichen soll die Flußperlmuschel, *Margaritana margaritifera*, ein sehr hohes Alter, nämlich ein solches von 50—60, ja sogar von 80, 100 Jahren und noch darüber erlangen können[4].

Die Arthropoden sind im allgemeinen ziemlich kurzlebig, besonders die Insekten, trotzdem können einige von ihnen recht alt werden. Das Königspaar der Termiten z. B. soll 4—5 Jahre leben. Die Bienenkönigin erreicht ein Alter von 5 Jahren; dasselbe gilt nach Lubbock für die Arbeiterinnen mancher Ameisen (*Formica sanguinea*); die Weibchen von *Formica fusca* werden sogar 7 Jahre alt und darüber. Wie aus Escherichs kürzlich erschienenem Buch über die Ameise (Braunschweig 1906) zu entnehmen ist, erreichen nach den Beobachtungen von Lubbock, Janet und Wasmann die Weibchen einiger *Formica*- und *Lasius*-Arten sogar das »für Insekten unerhörte Alter« von 10—15 Jahren.

Für solche Insekten, die an und für sich nicht sehr langlebig

[4] A. Weismann, Über die Dauer des Lebens. Jena 1882.
Th. v. Hessling, Die Perlmuscheln. Leipzig 1859. S. 103.

zu sein scheinen, ist außerdem die Tatsache bekannt, daß sie durch außergewöhnliche Umstände zu einer anscheinend weit über das Normale hinausgehenden Lebensdauer veranlaßt werden können; so ließen sich Käfer, die unter ungünstigen Umständen und ohne Nahrung aufbewahrt wurden, nach Weismanns Angaben nicht weniger als 6 Jahre lang am Leben erhalten, während dies normalerweise wohl kaum möglich gewesen wäre.

Die Spinnen scheinen kurzlebig zu sein, können aber immerhin (nach freundlichen Mitteilungen des Herrn Prof. Dahl), allerdings unter Hinzurechnung von 4 Entwicklungsjahren, 7 Jahre alt werden, so *Atypus piceus*. Für gewöhnlich erreichen die Spinnen nach den Beobachtungen von Dahl nur ein Alter von 1 oder höchstens 2 Jahren. Auf die besonderen Verhältnisse, wie sie auch bei verschiedenen Insekten vorliegen, daß nämlich die Entwicklungs- oder Jugendzeit einen ganz beträchlichen Raum im Leben beansprucht und mehrere Jahre dauert, möchte ich hier nicht näher eingehen.

Von einzelnen Krebsen ist bekannt, daß sie ein hohes Alter erlangen können; so sollen Hummer recht alt werden und vom Flußkrebs wird angegeben, daß er ein Alter von 20 Jahren erreicht.

Sonst scheint das Leben der Wirbellosen, soweit wenigstens die Beobachtungen und Angaben reichen, ein recht kurzes zu sein; das dürfte für andre Abteilungen der schon genannten Typen des Tierreichs, wie auch für Tunicaten, Molluscoiden, Echinodermen, Würmer gelten und gewiß auch für die niederen Vertreter der Metazoen: Cölenteraten und Poriferen. Aber merkwürdigerweise scheint eine Abteilung der Cölenteraten davon eine Ausnahme zu machen, nämlich die Anthozoen und vor allem die Actinien.

Nach Angaben von Herrn Dr. Lo Bianco, die ich durch Herrn Dr. R. Dohrns Vermittlung erhielt und deren Benutzung mir freundlichst gestattet wurde, sind in den Aquarien der Zoologischen Station in Neapel gehalten worden:

Actinia equina 15 Jahre.

Heliactis bellis 20 Jahre.

Cerianthus membranaceus, der bekannte, schon in Andres Actinien-Monographie abgebildete und später auf Ansichtskarten verewigte Veteran der Zoologischen Station, der dort seit 1882, also 24 Jahre lebt.

Flabellum, *Goniastraea* und andre Korallen leben nach Gardiner 22—28 Jahre, aber bei ihnen handelt es sich freilich um Kolonien, nicht um Individuen[5].

---

[5] Ich teile die betr. Angaben hier nur kurz mit, indem ich Eingehenderes und die genaueren Literaturangaben auf die oben erwähnte spätere Mitteilung verspare.

Sagartia troglodytes (nach Ashworth) 50 Jahre.

Actinia mesembryanthemum 67 Jahre. Es ist dies jenes schon von Weismann erwähnte, 1828 von Dalyell eingesetzte und zuletzt (bis 1887) im Botanischen Garten von Edinburg gehaltenen Individuum, über das ich der Direktion des Botanischen Gartens einige weitere, ebenfalls später noch zu berücksichtigende, freundliche Mitteilungen verdanke.

Obwohl weitere systematische Beobachtungen über die Vertreter solcher Tiergruppen fehlen, bei denen man an einzelnen Individuen ein so langes Leben beobachtet hat, wird man doch immerhin annehmen dürfen, daß diese Zahlen Ausnahmsfälle darstellen. Im allgemeinen ist als wahrscheinlich anzunehmen, daß die kleineren wirbellosen Tiere höchstens ein Alter von einigen Jahren erreichen, meistens aber schon weit früher, in vielen Fällen wohl schon vor Ablauf eines Jahres sterben, wenn mit dem Ablauf der Fortpflanzung für die Erhaltung der Art gesorgt ist. Damit stimmen auch die von Herrn Dr. Lo Bianco an Vertretern der verschiedenen Tiergruppen in den Aquarien der Zoologischen Station in Neapel gemachten Beobachtungen und Aufzeichnungen überein, die mir von ihm ebenfalls in freundlicher und dankenswerter Weise zur Verfügung gestellt wurden.

Welche Umstände nun bei manchen Formen die Möglichkeit eines so langen Lebens bedingen, ist schwer zu sagen. Es frägt sich, ob es solche sind, die in der Konstitution der betr. Tiere liegen oder nicht vielmehr solche, die mit den Lebensverhältnissen, speziell mit den Fortpflanzungsbedingungen zusammenhängen. Jedenfalls ließe sich denken, die Lebens- und Fortpflanzungsverhältnisse lägen bei den betreffenden langlebigen Formen so eigenartig, daß ein sehr langer Zeitraum dazu gehöre, um diejenige Zahl der Nachkommen zu erzeugen, die für die Erhaltung der Art nötig ist.

Es sind dies übrigens dieselben Schwierigkeiten, die uns bei Beurteilung der (scheinbar unmotivierter Weise) so verschiedenen Lebensdauer der Wirbeltiere entgegentreten, von denen manche sehr alt werden. Wenn der Elefant ein Lebensalter von 150—200 Jahren erreicht, so ist dies aus seiner bedeutenden Größe, der späten Erlangung der Fortpflanzungsfähigkeit (im 20.—25. Jahre), der langen Tragzeit und der dadurch bedingten relativ geringen Nachkommenschaft, durchaus erklärlich.

Auch bei den Vögeln läßt sich die Erreichung eines ebenso hohen Alters (Raben sollen 100, Steinadler 104, Geier 118, Falken 164, Papageien noch älter werden) trotz der starken Verausgabung infolge ihrer sehr agilen Lebensweise vielleicht dadurch erklären, daß ihre Fruchtbarkeit eine ziemlich geringe und außerdem ihr Ge-

lege der Zerstörung sehr ausgesetzt ist, obwohl allerdings andre Vögel, bei denen anscheinend das gleiche der Fall ist, eine weit geringere Lebensdauer haben, ohne daß sich ein stichhaltiger Grund für das eine oder das andre angeben ließe. Letzteres gilt auch für die Reptilien, von denen einige und zwar, soweit bekannt ist, besonders die Schildkröten sehr alt werden und vielleicht das höchste Alter unter den Tieren überhaupt erreichen. Von einer der größten existierenden Schildkröten, *Testudo Daudinii*, ist ein zuletzt im Besitz von Walther Rothschild (Tring) bzw. im Zoologischen Garten in London befindliches Exemplar[6] länger als 150 Jahre in Gefangenschaft gehalten worden und man kann von diesem Tier mit ziemlicher Sicherheit annehmen, daß es 300 Jahre alt wurde. In diesem Fall könnte vielleicht ebenfalls die sehr bedeutende Größe des Tieres bei einer recht geringen Verausgabung von Kräften zur Erklärung der langen Lebensdauer herangezogen werden. Viele andre Tiere hingegen, für die ebenfalls beides zutrifft, können sich in ihrer Lebensdauer nicht im entferntesten mit diesen messen.

Wie schon vorher erwähnt, ist es überhaupt sehr schwierig, die Faktoren zu beurteilen, welche für die Lebensdauer der Tiere maßgebend sind. Gerade unter den Wirbeltieren finden sich solche, die bei sehr geringer Körpergröße ein ungemein hohes Alter erlangen sollen. Es ist schwer zu verstehen, woher es kommt, daß manche Fische, so z. B. Hecht und Karpfen, dasselbe Alter wie der Elefant erlangen sollen, wofür weder in ihrer Körpergröße noch in der Art ihrer Fortpflanzung irgend welche Veranlassung vorhanden zu sein scheint.

Weismann macht bereits auf das Auffallende der Tatsache aufmerksam, daß Tiere von sehr verschiedener Körpergröße ein gleich langes Lebensalter haben, so schreibt man der Kröte dasselbe Alter wie dem Pferd, nämlich 40 Jahre, zu, während andre Amphibien von gleicher Größe nur ganz kurzlebig sind.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich bei den Wirbellosen, indem wir auch bei ihnen einzelne für unsre Wahrnehmung durch nichts Besonderes ausgezeichnete Tiere eine sehr lange Lebensdauer erreichen sehen, wie vorher schon erwähnt wurde. So gibt es Mollusken, die 12—30 Jahre und (nach den oben erwähnten Angaben) noch älter werden, während die meisten von ihnen anscheinend nur 1—2jährig sind oder doch nur ganz wenige Jahre leben.

Von den Arthropoden sind die meisten sehr kurzlebig, einzelne

---

[6] Nach den von E. Strasburger in seinem Aufsatz über »Die Dauer des Lebens« (Deutsche Rundschau. 97. Bd.), zum Teil nach persönlichen Mitteilungen von W. Rothschild gemachten Angaben.

jedoch wie die Bienen- und Ameisenköniginnen werden 5, 7, sogar 15 Jahre alt, während nahe Verwandte von gleicher Größe nur etwa 2jährig sind.

Besonders auffällig liegen die Verhältnisse bei den Cölenteraten und auch Anthozoen, die nach den in Neapel gemachten Beobachtungen für gewöhnlich nicht einmal 1jährig zu sein scheinen oder doch höchstens weniger mehr als ein oder einige Jahre alt werden und unter denen dennoch so große Alterszahlen auftreten, wie sie bei mehreren Actinien beobachtet wurden, die ein Alter von 24, 50 und 67 Jahren erreichen können.

Leider sind uns die Ursachen dieser Erscheinungen, d. h. die Gründe der unter Umständen recht verschiedenartigen Lebensdauer verhältnismäßig nahe verwandter, anscheinend ziemlich gleichartig gebauter und auch unter ähnlichen Verhältnissen lebender Tiere so gut wie unbekannt, aber freilich hat man sich bisher auch keine besonders große Mühe gegeben, das über diesen Fragen schwebende Dunkel zu lichten. Immerhin will es mir lohnend und nicht ohne Interesse erscheinen, hierauf bezügliche Beobachtungen zu sammeln und vor allen Dingen auch neue Beobachtungen in möglichst systematischer Weise anzustellen. Um neuerdings wieder hierzu anzuregen, wie Weismann dies schon vor fast 25 Jahren getan hat, erlaubte ich mir die einzelnen Daten über das mir recht hoch erscheinende Alter der Regenwürmer hier vorzubringen. Es mag überdies sein, daß in der Literatur weit mehr und vielleicht sogar eigens zu diesem Zweck zusammengestellte Angaben vorhanden sind, die ich nur nicht kenne, denn sehr umfassende Literaturstudien anzustellen, war ich leider nicht in der Lage. Jedenfalls wäre ich den Herren Kollegen zu Dank verpflichtet und es läge gewiß auch im Interesse der Sache, wenn Sie die Freundlichkeit haben würden, sich zu dieser Frage zu äußern.

Diskussion:

Herr Prof. Vosseler (Amani)
führt eine Reihe von Beispielen langlebiger Tiere auf.

1) Von Wirbellosen.

Hier ist zunächst auf die Insekten hinzuweisen und deren teilweise mehrjähriges Larvenleben (*Melolontha*, *Cicada septemdecim*). Für Carabiden ist eine 7—11jährige, für exotische Bockkäfer eine 2jährige Lebensdauer bekannt.

Eine Cerambycidenlarve (vielleicht *Batocera*) aus China, die mir

überbracht wurde, lebte 7 Jahre in Birnbaumholz; vor der Verpuppung wurde sie von Wespen gefressen.

Stenogyra decollata, *Leucochroa* spec. aus Algerien hielten 4 bis 5 Jahre trocken aus und lebten nach Befeuchtung wieder auf.

Eine aus dem indischen Faunengebiet stammende und nach mehreren Jahren einer Sammlung entnommene *Ampullaria* lebte in Wasser wieder auf.

2) Von Wirbeltieren.

Hyla arborea, im Zimmer gehalten, aus der Larve aufgezogen, erreichte ein Alter von $10^1/_4$ Jahren.

Triton alpestris kann in der Gefangenschaft 15 Jahre alt werden.

Scincus officinalis aus Algerien lebte 9 Jahre in Gefangenschaft.

Uromastix acanthinus aus Algerien lebte $9^1/_2$ Jahre in Gefangenschaft. Beide Arten waren bei deren Beginn erwachsen.

Prof. Korschelt

dankt Herrn Prof. Vosseler für seine wertvollen Mitteilungen und bemerkt, daß er auf das Verhalten derjenigen Tiere, welche eine sehr lange, oft Jahre erfordernde Entwicklungs- und Jugendzeit durchmachen, ganz absichtlich nur kurz eingegangen sei, weil die Lebensdauer derartiger Tiere einer andern Beurteilung unterliegt als diejenige solcher Tiere, welche die gleiche Lebensdauer wesentlich im ausgebildeten Zustand erlangen. Besonders erwähnt wurde dieses Verhalten nur für die Spinnen, weil sich bei manchen von ihnen durch die Entwicklungs- bez. Jugendzeit von vier Jahren die im übrigen kurze Lebensdauer ganz wesentlich erhöht.

Die entsprechenden Verhältnisse mancher Insekten ließ ich deshalb beiseite, weil in dieser Abteilung des Tierreichs, wie auch von mir erwähnt wurde, an und für sich, d. h. ohne Hinzurechnung der Entwicklungsjahre, höhere Alterszahlen erreicht werden, was möglicherweise auch bei den Spinnen der Fall sein kann, aber meines Wissens bisher nicht bekannt wurde.

Die auch bei den Insekten beobachtete und vom Herrn Vorredner durch einige Beispiele belegte Verlängerung des Lebens mancher Tiere in Gefangenschaft wurde von mir deshalb nur kurz gestreift, weil bei ihr die natürlichen Bedingungen fehlen und also auch in diesem Fall die Beurteilung der Lebensdauer eine abweichende ist. Herangezogen wurden sie deshalb, weil sie im Vergleich mit den von mir gehaltenen Regenwürmern von besonderem Interesse zu sein schienen. Es handelt sich um Insekten, aber auch andre Tiere, z. B. Milben, die jahrelang bei sehr geringer oder ganz fehlender Nahrung gehalten wurden und infolgedessen ein anscheinend weit

höheres Alter erreichten, als wenn sie unter normalen Bedingungen gelebt hätten. Ich erinnere nur an die in einer Schachtel vergessenen Zecken (*Argas persicus*), die nach drei Jahren lebend darin aufgefunden wurden, oder an das Halten von Käfern ohne Nahrung durch mehrere Jahre hindurch, die offenbar infolge dieser Behandlung ihr Leben auf sechs Jahre brachten oder noch älter wurden. Weismann erklärt dies durch ein Herabsinken der Lebensprozesse auf ein Minimum, eine Vita minima; es ist eine Art von Hungerschlaf eingetreten, währenddessen so gut wie keine Verausgabung von Kräften erfolgt und das Leben infolgedessen verlängert wird.

Die Frage lag nahe, ob nicht derartige Faktoren auch für die von mir gehaltenen Regenwürmer in Betracht zu ziehen seien und deren anscheinend recht lange Lebensdauer, wenigstens teilweise, darauf zurückzuführen sei, daß beim Halten in verhältnismäßig kleinen Gefäßen mit einer nicht allzu großen Menge Erde, sowie bei nicht besonders reichlicher Ernährung die Verausgabung von Kräften gegenüber den im Freien lebenden Würmern eine relativ geringe gewesen sei, und daher diese Lebensweise nicht, wie man vielleicht von vornherein vermuten sollte, als lebensverkürzend, sondern vielmehr als konservierend und lebensverlängernd anzusehen wäre. Wie schon vorher erwähnt, glaubte ich, die Frage nicht im letzteren Sinne beantworten zu müssen, bin aber im Vortrag, des Zeitmangels wegen, nicht näher darauf eingegangen und möchte dies erst bei späterer Gelegenheit tun.

Ein größeres Gewicht habe ich bei meinen Ausführungen auf diese durch ein zeitweises Stillliegen aller Körperfunktionen verlängerte und unter Umständen ganz ungewöhnlich stark ausgedehnte Lebensdauer deshalb nicht gelegt, weil dann die schwer kontrollierbaren Verhältnisse der in Trockenstarre verfallenden Tiere heranzuziehen gewesen wären und diese, wie gesagt, einer ganz andern Beurteilung unterliegen als diejenigen der unter normalen Bedingungen und ohne irgendwelche Ruhepause weiter lebenden Tiere. Das Ruhestadium kann offenbar ein recht lange dauerndes sein, wie auch aus den vom Herrn Vorredner für einige Landschnecken gemachten Angaben zu entnehmen ist. Tardigraden und Milben, die ganz besonders widerstandsfähig sind, können nach den mir von Herrn Prof. F. Richters freundlichst gemachten Mitteilungen 10 Jahre und wahrscheinlich noch länger in der Trockenstarre ausdauern; Rotatorien sollen in diesem Zustande 15 Jahre, Weizenälchen (*Anguillula tritici*) sogar 27 Jahre lebensfähig bleiben, so daß das Alter dieser Tiere auf solche Weise tatsächlich weit über das gewöhnliche Maß hinaus verlängert würde.

Herr Prof. F. E. Schulze (Berlin)
weist auf die Angaben hin, welche Moebius über das Alter der Auster gemacht hat, und macht ferner darauf aufmerksam, daß die Objekte besonders beachtenswert sind, von welchen Skelete usw. sichere Dokumente für ihr Lebensalter geben.

Prof. Korschelt
dankt auch für diese auf die Austern bezüglichen, ihm nicht bekannten Angaben und bemerkt, daß er speziell im Hinblick auf die Möglichkeit, an den Schalen der Muscheln (durch die »Jahresringe«) deren Alter zu bestimmen, die Najaden als 12—14 jährig und darüber angeführt habe.

Herr Prof. Lühe (Königsberg)
erinnert an die Angaben von Looss (in Mense, Handb. d. Tropenkrankh., Bd. I 1905) über die Lebensdauer von *Ancylostomum duodenale*, welche hiernach jedenfalls bis zu 5 Jahren beträgt. Bemerkenswert ist, daß Looss diese selbe Altersangabe außer für die den Darm bewohnenden geschlechtsreifen Tiere auch für die Larven macht, welche nach ihrem Eindringen in die Haut nicht in Lymph- oder Blutgefäße hineingelangt sind und nunmehr, auf dem Larvenzustand beharrend, im subcutanen Bindegewebe umherwandern.

Prof. Korschelt
weist in Anknüpfung an die vom Herrn Vorredner gemachte Mitteilung auf die bekannte Tatsache hin, daß *Trichinella spiralis* als Muskeltrichine ungemein lange am Leben bleibt, nach ziemlich sicherverbürgten Beobachtungen bis zu 31 Jahren. Mit solchen Muskeltrichinen, die aus der Leiche eines 62 jährigen Mannes stammten und mindestens 28 Jahre sich in dessen Körper befunden haben dürften (das Material verdankte ich der Freundlichkeit des Herrn Kollegen Marchand), wurden erfolgreiche Infektionsversuche an Kaninchen im hiesigen Institut angestellt.

Unter ganz ähnlichen Verhältnissen können auch die Entwicklungszustände der Cestoden ein sehr hohes Alter erreichen. Jedenfalls wird angegeben, daß die in der Muskulatur des Menschen auf 3 bis 6 Jahre geschätzten Cysticercen von *Taenia solium* in andern Organen, besonders im Gehirn und Auge weit länger leben bleiben und 12, 15 ja sogar 20 Jahre lang beobachtet worden sind.

Wie ich bereits vorher ausführte, bin ich auf derartige Ruhezustände und das durch sie erlangte höhere Alter der betreffenden Tiere absichtlich nicht näher eingegangen, da hier ganz besondere Verhältnisse vorliegen. Anders würde es sich mit den ausgebildeten

Bandwürmern verhalten, wenn es richtig wäre, daß diese im Menschen 20 bis 25, ja sogar bis 35 Jahre leben könnten, wie angegeben wird. Aber bei diesen Angaben ist gewiß ganz besondere Vorsicht am Platz, da es recht zweifelhaft erscheint, ob man es bei derartigen Beobachtungen tatsächlich mit ein und demselben Individuum zu tun hatte, wie dies übrigens auch schon von Leuckart hervorgehoben wurde.

Herr Prof. Chun (Leipzig)

weist hinsichtlich der Altersbestimmung von Fischen darauf hin, daß man auf den Fischereistationen seit einiger Zeit durch Markieren der Flossen das Alter der Fische festzustellen suche. Die markierten Fische werden wieder freigelassen, und indem Belohnungen für die Einlieferung der gezeichneten Fische ausgesetzt sind, denkt man immerhin im Laufe der Zeit eine gewisse Anzahl zurückzuerhalten.

Herr Prof. Simroth (Leipzig):

Nach der Erinnerung lebte eine Chrysomelide, eine *Timarcha*, etwa 5 Jahre in Gefangenschaft, dabei in verschiedenen Jahren zur Fortpflanzung schreitend; sie starb schließlich als Invalid. Auch Heuschrecken sterben nicht nach der Copula ab, sondern schreiten wiederholt zur Fortpflanzung.

Helix lactea hat eine verschiedene Konstitution, je nach der Herkunft, bez. nach den Umständen, unter denen sie aufgewachsen ist. Die von Madeira halten nur einen Trockenschlaf von $^1/_4$ Jahr aus, die aus der Sahara einen von 3—5 Jahren.

Dagegen ließ sich kein Grund finden für das verschiedene Verhalten der Puppen von *Sphinx euphorbiae*, die derselben Zucht entstammten, in demselben Raume gehalten wurden, von denen die ersten nach einem Jahre auskrochen, die letzte nach 7 Jahren (Dr. Rey).

Herr Prof. Klunzinger (Stuttgart):

1) Wachstum der Korallen von der Legung bis zur Herausnahme der Kabel. 2) Bemessung an der Größe der Stöcke: also welches Alter, absolute Altersangaben augenblicklich nicht bekannt, aber in der Literatur zu finden.

Prof. Korschelt

bemerkt hierzu, daß es sich dabei nicht um einzelne Individuen, sondern um ganze Kolonien handelt, möglicherweise sogar um mehrere solche, die aufeinander folgten und den schon vorhandenen Stock als Unterlage benutzten.

Herr Dr. Pütter (Göttingen):

Die Blutegelzüchterei von Stölter (Hildesheim) gibt an: Die Würmer werden nach 3—4 Jahren geschlechtsreif und gelangen erst dann zur Verwendung. »Große Blutegel« sind etwa 4—5 Jahre alt und man kann sie dann noch mindestens 2 Jahre lang ohne Nahrung erhalten.

Von Tieren, die Blut erhalten, geht ein erheblicher Teil im Laufe der nächsten Monate zugrunde (eigne Beobachtung).

Die Gesamtlebensdauer beträgt mindestens 6 bis 7 oder 8 Jahre.

Prof. Korschelt

bemerkt hierzu, daß ihm über die Lebensdauer der Blutegel bisher keine genaueren Angaben bekannt seien, daß er aber gern die vom Herrn Vorredner gegebene Anregung einer Erkundigung bei der Stölterschen Blutegelzüchterei benutzen wolle[1], da es sich hier ebenfalls um Anneliden, also im System nicht allzu fernstehende Formen handle.

Herr Prof. Plate (Berlin):

Ich erinnere an die Arbeiten von Lang, aus denen das Alter der gewöhnlichen *Helix*-Arten zu ersehen ist.

Prof. Korschelt

dankt für diesen Hinweis und bemerkt, daß die von ihm für die kleineren Arten unter den Mollusken gemachten Angaben sich besonders auch mit auf die Helicinen bezogen. Weismann macht infolge der von Clessin erhaltenen Auskünfte gerade über diese Tiere genauere Mitteilungen, wonach die Vitrinen einjährig, Succineen und Hyalineen zweijährig, die *Pupa*-, *Bulimus*-, *Clausilia*-Arten, sowie

---

[1] Dieses ist unterdessen geschehen und Herr C. Stölter, Inhaber der Blutegelzuchtanstalt in Hildesheim, gibt mir im wesentlichen die folgende Auskunft: Mit 3 Jahren erlangt der Blutegel die im Handel gebräuchliche Größe und wird damit medizinisch brauchbar (ungefähres Gewicht 1,5—1,75 g); mit 5 Jahren wiegt er 2,5—2,75 g, mit 7—9 Jahren 5—6 g. Die letzteren Blutegel sind zur Zucht am geeignetsten; zu medizinischen Zwecken pflegen diese größeren Blutegel nicht mehr gebraucht zu werden.

Als vor nunmehr 11 Jahren infolge der fortschreitenden Vergrößerung der Stadt das Terrain der Zuchtanstalt zu Bauplätzen umgewandelt wurde und dabei 12 Zuchtteiche zur Aushebung gelangten, kamen nach Herrn Stölters Angaben ganz besonders große Blutegel zum Vorschein, wie sie bis dahin noch niemals beobachtet worden waren; sie wogen ganz bedeutend mehr, nämlich etwa 14 g das Stück. Herr Stölter schätzt das Alter der Blutegel auf 25—27 Jahre, ohne allerdings für diese hohen Zahlen einen bestimmten Grund anzugeben. Freilich wird auch von andrer Seite das von den Blutegeln erreichte Alter als ein sehr hohes bezeichnet (K. Lampert: Das Leben der Binnengewässer. Stuttgart 1899. S. 281); danach sollen sie bis zu 20 Jahren alt werden.

auch *Limnaeus*, *Planorbis*, *Ancylus* zwei- bis dreijährig werden, zum Teil auch noch ein etwas, aber wenig höheres Alter erreichen; die Helicineen sollen 2—4jährig sein. Damit stimmen auch die mir bekannten Mitteilungen A. Langs in den vom Herrn Vorredner erwähnten Publikationen im Ganzen überein, wonach die Weinbergsschnecke und andre *Helix*-Arten im erwachsenen Zustand höchstens drei Sommer leben, allerdings bis zur Erlangung des ausgebildeten Zustandes zwei, aber auch drei und vier Jahre brauchen. Die Paludinen sollen dagegen 8—10 Jahre alt werden können.

Mit der andern, vom Herrn Vorredner gemachten Bemerkung stimme ich vollständig überein, nämlich daß hinsichtlich der für einzelne Mollusken angegebenen hohen Alterszahlen (und auch für diejenigen andrer Tiere, wie man ohne weiteres hinzufügen darf), eine gewisse Vorsicht geboten ist. Wo nicht ganz positive Angaben oder Beobachtungen vorliegen, habe ich mich aus diesem Grunde möglichst vorsichtig ausgedrückt und beabsichtige außerdem, alle diese Angaben noch einer genaueren Kontrolle zu unterwerfen, so weit es nicht schon geschah oder überhaupt möglich ist.

Herr Prof. Hesse (Tübingen)

weist auf das sog. Überliegen der Blattwespenlarven hin. Diese Larven, besonders diejenigen von der Gattung *Lyda*, können, im Boden ruhend oder (bei *Lophyrus* und andern) im Kokon eingesponnen, mehrere Jahre als Larven ohne Nahrungsaufnahme und ohne Bewegung ausdauern, ehe sie sich verpuppen.

Ein solches Überliegen kommt auch beim Birkenspinner, *Bombyx lanestris*, vor und dauert hier bis ins zweite, dritte, ja selbst bis ins fünfte Jahr, wie Altum bei künstlichen Zuchten feststellte.

Herr Dr. L. Weber (Cassel)

teilt über die Lebensdauer einiger von ihm beobachteter Amphibien und Reptilien folgendes mit:

Salamandra maculosa. Ein ausgewachsenes, also schon sicher jahrealtes Tier habe ich 10 Jahre im Terrarium gehalten. Im 11. Jahre ging es zugleich mit allen andern Insassen (an einer Vergiftung?) ein.

Proteus anguineus. Ausgewachsene Tiere, mehrere Jahre bei Fütterung mit kleinen Gammariden, Würmern, Schneckeneiern u. dgl. Ein Exemplar, welches ich hungern ließ, lebte 13 Monate ohne Nahrung.

Tritonen wurden jahrelang gehalten, ohne daß sich freilich über

2 Weismann spricht in seinem »Keimplasma« (Jena 1892, S. 153) von einem *Siren lacertina*, den er 10 Jahre hielt.

die einzelnen Exemplare jetzt noch genauere Mitteilungen machen ließen.

Pseudopus apus, Scheltopusik. Ein großes, von mir aus Dalmatien mitgebrachtes Tier habe ich 6 Jahre lang lebend gehalten.

Herr Dr. Alex. Luther (Helsingfors)

weist ebenfalls auf die Fähigkeit mancher Landpulmonaten hin, nach langer Zeit des Trockenliegens zu neuem Leben zu erwachen. Nach C. A. Westerlunds Angaben in dessen Skandinavischer Molluskenfauna handelt es sich um solche Fälle, in denen Schnecken, welche eingetrocknet in Sammlungen aufbewahrt wurden, zum Teil erst nach mehreren Jahren wieder zum Leben erweckt wurden. (Nach den mir freundlicherweise nachträglich von Herrn Dr. Luther gemachten Mitteilungen handelte es sich um verschiedene Schnecken, die nach 5, 10, sogar 15 Jahren zu neuem Leben erwachten. Genaueres hierüber denke ich später anzugeben.)

Prof. Korschelt

dankt zum Schluß noch für die ihm jetzt, wie auch schon vorher von verschiedenen Seiten gemachten wertvollen Mitteilungen und freut sich, daß der Hauptzweck des Vortrags, von neuem auf die Frage nach der Lebensdauer der Tiere, insbesondere der Wirbellosen, hinzuweisen, dadurch bereits bis zu einem gewissen Grade erreicht ist. Wenn es nicht allzu unbescheiden erschiene, möchte er noch die Bitte um gelegentliche weitere Mitteilungen in dieser Frage an die Herren Kollegen richten, da er sie im Auge zu behalten gedenke und, wie schon erwähnt, später noch weitere Mitteilungen darüber zu machen hoffe.

Vortrag des Herrn Prof. L. Plate (Berlin):

Die Artbildung bei den Cerion-Landschnecken der Bahamas.

(Mit Tafel II.)

Die Pulmonaten haben schon mehrfach die Grundlage erfolgreicher phylogenetischer Studien gebildet, weil sie häufig äußerst variabel sind und wegen ihrer langsamen Beweglichkeit zu lokaler Isolation neigen. Ich erinnere in dieser Hinsicht an die schönen Untersuchungen, welche Hilgendorf an der obermiocänen *Planorbis multiformis*, Neumayer an den Paludinen von Westslawonien und Kos, Gulick an den Achatinellen der Sandwich-Inseln und die Vettern Sarasin an den Landschnecken von Celebes anstellen konnten. Aus diesem Grunde habe ich auf meiner letzten Reise der Gattung *Cerion* (*Strophia*) große

Aufmerksamkeit zugewandt, von der Pilsbry in seinem gründlichen Manual of Conchology etwa 80 Arten und ungefähr 100 Varietäten und »Formen« aufzählt. Der Hauptherd der Gattung ist die Insel Cuba, auf der allein etwa 50 Formen vorkommen. Von hier aus hat sie sich südlich nach den Cayman-Inseln und Curaçao, östlich nach San Domingo, Puertorico, und den Virginischen Inseln, nördlich nach den Bahama-Inseln verbreitet. In dem letzteren Archipel haben meine Frau und ich an 33 Fundstätten ein Material von 2891 ausgewachsenen und 176 jugendlichen Schalen und außerdem von zahlreichen Individuen die Weichteile gesammelt, um die Artbildung im einzelnen zu studieren. Dabei wurde auf den folgenden Inseln mehr oder weniger intensiv gesammelt: New Providence, Andros, Berry Islands, Great Bahama, Abaco[1], Exumakette, Cat Island, Eleuthera, also fast im ganzen Gebiet der Bahamas mit Ausnahme der südöstlichen Gruppe (Crooked, Inagua, Turk). Die Untersuchung der Weichteile steht noch aus, diejenige der Schalen hingegen ist im wesentlichen abgeschlossen und hat zu folgenden Ergebnissen geführt, die ich hier kurz zusammenstellen will, während ihre ausführliche Schilderung im Archiv für Rassenbiologie erfolgen soll.

1) Die Cerions leben in unmittelbarer Nähe des Meeres, an den Stämmen lebender Bäume, unter Laub und Steinen und können daher auch leicht mit Holzwerk auf das Meer gelangen und durch Strömungen verschleppt werden. Ich habe sie nie weiter als höchstens $^1/_2$ km vom Strande nach dem Innern einer Insel zu angetroffen. Ihr Vorkommen ist ganz regellos: zuweilen sind sie auf der einen Seite oder auf der einen Spitze einer kleinen Insel massenweise vorhanden, während sie an andern Stellen derselben Lokalität mit scheinbar den gleichen Lebensbedingungen fehlen. Wo sie sich finden, leben meist zahlreiche Individuen zusammen und bilden eine Kolonie. Wie schon Maynard richtig erkannte, pflegen alle Tiere einer Kolonie bzw. einer Lokalität eine ausgesprochene Ähnlichkeit in der Färbung, Skulptur und Peristombildung aufzuweisen, welche auf Erblichkeit beruhen muß, denn sonst wäre nicht zu verstehen, daß in nächster Nähe auf einer andern kleinen Insel unter scheinbar ganz gleichen äußern Bedingungen des Bodens und der Vegetation eine andre Lokalform existiert.

2) Auf größeren Inseln oder auf einer Inselgruppe kommen häufig mehrere Formen vor, die aber dann räumlich getrennt leben. Sie zeigen trotzdem einen einheitlichen Charakter, der auf einen gemeinsamen Ursprung hindeutet. So sind z. B. die Cerions der nördlichen Hälfte der Exumakette und zwar von Ship Channel Cay, Highborne

[1] Die Exemplare von Great Bahama, Abaco und Berry Islands verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Botanikers Prof. Millspaugh (Chicago).

Cay und Stocking Island groß, langgestreckt, fast cylindrisch, mit schmalem, hohem Peristom, und mit hellen Rippen und bräunlichen Intervallen. Auf den südöstlichen Inseln (Crooked, Inagua, Turk) ist die *regina*-Gruppe heimisch, welche durch einen eigentümlich vertieften Nabel charakterisiert ist. Die ganze Westküste von Andros wird von Formen bewohnt, die dem *Cerion glans typicum* mihi nahverwandt sind. Auf der Nordküste von New Providence gehen die verschiedenen Lokalformen ineinander über und bilden eine kontinuierliche »Formenkette«.

3) Die fossilen Cerions, welche an verschiedenen Stellen in dem weichen Kalkstein gefunden werden, sind jedenfalls sehr jungen (nach Dall postpliocänen) Alters. Sie stimmen mit den recenten, an derselben Lokalität lebenden Schnecken entweder überein (z. B. *Cerion glans typicum* bei Delaport Point, New Providence, lebend und fossil) oder sind von ihnen total verschieden. Letzteres gilt z. B. für *Cerion agassizi* aus dem Höhenzug hinter der Stadt Nassau.

4) Um den Formenreichtum der Gattung *Cerion* zu verstehen, ist eine Berücksichtigung der Schalenontogenie unerläßlich. Die ersten $2^1/_2$ Embryonalwindungen sind fast ausnahmslos glatt und heller gefärbt wie die übrigen. Die hierauf folgenden $1^1/_2$ Windungen sind mit Ausnahme einiger ganz glatter Arten fein und dicht gerippt und von der fünften Windung an nimmt die Zahl dieser Rippen gegen das Peristom zu ab, besonders bei den starkrippigen Arten. Die noch nicht ausgewachsenen Schalen besitzen an der letzten Mündung eine sehr deutliche Basalkante, die sich bei *C. stevensoni* (Long Island), *felis* (Cat Island) und *dimidiatum* (Cuba) dauernd erhält. Konstant ist bei den Jugendformen nur die Columellarfalte, während die zuweilen beobachteten ein oder zwei Parietalzähnchen und ebenso die ein oder zwei Basalfalten nur vorübergehend gebildet werden. Bei solchen Arten, welche ein stark verdicktes Peristom besitzen, macht dieses drei Stadien durch, welche bei andern Arten konstant vorkommen. Es ist zuerst ganz schmal, dann biegt sich der Rand etwas nach außen um unter Bildung einer »Randplatte«, und zuletzt verdickt sich diese Randplatte mehr und mehr, indem auf ihre ventrale Fläche immer mehr Kalk abgesetzt wird.

Aus dieser Schalenentwicklung läßt sich schließen, daß die Stammform feine Rippen und ein schmales Peristom gehabt hat. Hinsichtlich der Färbung wird sie sich vermutlich so verhalten haben wie die Mehrzahl der Landschnecken, nämlich so, daß die Oberfläche einen bräunlichen Ton hatte, vielleicht auch leicht gefleckt war.

5) An der Nordküste der nur etwa 37 km langen New Providence-Insel ändern die Cerions in ganz gesetzmäßiger Weise von West

nach Ost ab (siehe die Tafel). Westlich von der Stadt Nassau sind die Schneckenschalen stark gerippt, einfarbig, grau-weißlich und mit sehr dickem Peristom (Reihe I, II, III). Nach Osten zu wird die Zahl der Rippen allmählich immer größer, diese selbst werden immer zarter und feiner, so daß schließlich fast glatte Formen resultieren (Reihe IV—VIII). Dabei tritt immer mehr Pigment auf und es entsteht eine stark gescheckte Schale mit weißen, braunen und gelblichen Flecken. Durch Abblassen der Flecken kann auf der höchsten Stufe die Schale wieder mehr einfarbig, weißlich oder rötlich werden. Man könnte nun glauben, daß diese Formenkette verschiedene Etappen einer phyletischen Reihe darstellt; daß das westliche *C. glans typicum* mihi (= *C. glans corgi* Mayn.) (I, II, III) sich in der Mitte der Reihe zu *C. glans varium* (Bonnet) (IV, V, VI) und dieses im Osten zu *C. glans agrestinum* Mayn. (VII, VIII) entwickelt habe. Die eben erwähnte Schalenontogenie und das aus ihr abgeleitete Bild der Stammform stehen jedoch in Widerspruch mit dieser Auffassung. Am »alten Kirchhof« am Ostende von Nassau kommen Exemplare von *C. glans varium* vor, welche als primitiv angesehen werden müssen: das Peristom bleibt zeitlebens schmal, unverdickt; die Rippen sind von mittlerer Stärke, die vorletzte Windung trägt durchschnittlich 25—32 derselben und 29 % der Individuen sind ungefleckt gelbbraun oder nur ganz leicht gefleckt (Reihe IV am linken Rande). Derartige Schalen scheinen mir die Charaktere der Stammform ziemlich getreu bewahrt zu haben. Von dieser Fundstätte aus lassen sich nun zwei entgegengesetzte phyletische Reihen verfolgen. Nach Westen zu gelangen wir zunächst am Westende der Stadt Nassau zu *C. glans typicum* mit starken Rippen und stark verdicktem Peristom (Reihe III). Die Zahl der Rippen der vorletzten Windung beträgt durchschnittlich 21 bis 25. An dieser Lokalität sind noch 75 % hellbraungelb, während weiter nach Westen zu am ganzen Nordrand der Insel das braune Pigment mehr und mehr verschwindet und alle Schalen grauweiß werden. Während sich hier der Übergang von *varium* zu *typicum* rasch vollzieht, kommen an der Westküste von Andros an mehreren Stellen (Fresh Creek, Middle High Cay, Long Bay) echte Mittelformen zwischen beiden Varietäten vor.

Am alten Kirchhof sind 71 % der Schalen auf eine etwas höhere Stufe, aber nach der entgegengesetzten Richtung gerückt, indem sie auf gelblichem Grunde stark dunkelbraune Flecken tragen (Reihe IV, rechte Hälfte). Ein Kilometer weiter östlich, am Waterloo-Lake, wird der Untergrund vielfach weißlich, wodurch die Flecken sich schärfer abheben (Reihe V) und 7 km weiter östlich, an der Ostspitze der Insel, erreicht die Fleckung von *varium* den höchsten Grad

(Reihe VI). An dieser letzteren Lokalität, nur $^1/_2$ km weiter westlich, tritt die nächst höhere Stufe, *C. glans agrestinum* auf, das ich außerdem noch an der Südküste der Insel gefunden habe: die Rippen werden noch schwächer und feiner als bei *varium*. An der Ostspitze hat die vorletzte Windung durchschnittlich 35—43 (Reihe VII), an der Südküste 52—56 Rippen (Reihe VIII) und an letzterer Fundstätte sind sie zuweilen so zart, daß die Schale fast glatt ist, wobei die Fleckung sehr verwaschen und undeutlich sein kann. Das Peristom von *agrestinum* hat eine schmale, aber kaum verdickte Randplatte, steht also auch in dieser Hinsicht etwas höher als *varium*.

Wir konstatieren also auf New Providence zwei phyletische und geographische Entwicklungsreihen, die von bräunlichen, ungefleckten oder nur schwach gefleckten Exemplaren des *C. glans varium* ausgehen. 1) nach Westen zu nehmen die Rippen an Zahl ab, aber an Stärke bedeutend zu; das Peristom verdickt sich stark; das braune Pigment verschwindet und die Schalen werden einfarbig grauweiß; so entsteht *C. glans typicum*. 2) nach Osten zu werden die Rippen zahlreicher und feiner und verschwinden schließlich; das Pigment nimmt zu, konzentriert sich zu Flecken, so daß stark gescheckte Formen resultieren, die durch Abblassung zuletzt fast einfarbig werden; das Peristom zeigt dieselbe Tendenz zur Verbreiterung wie bei der ersten Reihe, aber in viel geringerem Grade.

Eine vergleichende Betrachtung lehrt, daß diese zwei Entwicklungsreihen an den verschiedensten Stellen des Bahama-Archipels und auf Cuba sich verfolgen lassen. Pilsbry erwähnt 14 Arten, welche gefleckt oder durch Rückbildung der Flecken einfarbig weiß auftreten, und 8, welche gerippte und glatte Formen aufweisen. Es handelt sich also um einen Prozeß, welcher sich in der ganzen Gattung *Cerion* abspielt, aber auf New Providence besonders deutlich zu erkennen ist.

Die Rückbildung der Rippen und der Flecken erfolgt zuerst an den mittleren Windungen der Schale und schreitet von hier gegen die Pole vor, meist zuerst gegen den einen Pol, dann gegen den andern. So erklärt es sich, daß gar nicht selten die Spitze der Schale oder die basale letzte Windung noch primitive Charaktere (Rippen oder Reste der Fleckung) aufweisen, während die Schale im übrigen schon glatt und weiß ist.

6) Die Ursachen dieser auffälligen Variabilität müssen zunächst innerer konstitutioneller Art sein, d. h. das Keimplasma muß gleichsam im labilen Gleichgewicht sich befinden, so daß es durch äußere Reize leicht verändert werden kann. Eine Anzahl andrer Schnecken sind wie die Cerions über den ganzen Bahama-Archipel verbreitet, ohne aber nur im entferntesten eine solche Veränderlichkeit zu zeigen, ver-

mutlich weil ihr Keimplasma fester gefügt und weniger leicht reizbar ist. Zu diesen nicht näher analysierbaren inneren Faktoren der Artbildung müssen aber äußere Reize hinzugekommen sein, und es fragt sich, ob diese sich feststellen lassen. Ganz ausgeschlossen erscheint mir in diesem Falle die Mitwirkung der Selection, denn wenn auf New Providence natürliche Feinde der Schnecken, etwa Vögel, Eidechsen oder andres Getier, vorkommen, so sind sie sicherlich im Westen dieselben wie im Osten, und die klimatischen Unterschiede sind zwar höchst wahrscheinlich vorhanden, aber sicherlich viel zu unbedeutend um bei diesen zählebigen Geschöpfen, über Sein oder Nichtsein entscheiden zu können. Ebensowenig kann die Verschleppung von Cuba nach den Bahamas den Anstoß zur Variabilität gegeben haben, denn die cubanischen Arten stehen inmitten desselben Umbildungsprozesses. Unterschiede des Bodens oder der Vegetation habe ich an den verschiedenen Fundplätzen nur sehr spärlich feststellen und jedenfalls keinen Zusammenhang mit den zwei Entwicklungsreihen erkennen können: überall ist der Boden äußerst kalkhaltig und überall fand sich an den Fundstätten dieselbe endemische Vegetation, während die Cerions zwischen Kulturgewächsen und importierten Pflanzen meines Wissens fast immer fehlen oder nur sehr spärlich auftreten.

So vermag ich nur das Klima als einen äußeren Faktor vermutungsweise heranzuziehen, obwohl genau metereologische Angaben über verschiedene Punkte des Archipels noch völlig fehlen, und nur einige Notizen über das Wetter von New Providence vorliegen. Sicher ist, daß die östlichen und nordöstlichen Winde 50% der Luftbewegung ausmachen. Da sich im Westen wärmere Luftschichten wegen der großen Landmassen von Amerika und wegen des Golfstromes bilden müssen, so wird auf der westlichen Hälfte des Bahama-Archipels die Atmosphäre wasserdampfreicher sein als in der östlichen, und die kühleren östlichen Winde werden daher vermutlich im Westen reichlichere Niederschläge erzeugen als im Osten. Da Schnecken in der Feuchtigkeit besser gedeihen als im Trocknen und auch im ersteren Falle den Bodenkalk besser ausnützen können, so haben auf New Providence die westlichen Formen ein nach jeder Richtung hin stark entwickeltes Gehäuse, während nach Osten zu die Gehäuse dünner werden und die Rippen verschwinden. Nach Clessin[2] erzeugt ferner viel Feuchtigkeit bei Landschnecken häufig ein Abblassen der Farben, so daß auch dieses Verhalten der starkrippigen Cerions nicht ohne Analogie wäre. Doch lege ich auf letzteren Punkt kein Gewicht, da

---

[2] S. Clessin, Über den Einfluß der Umgebung auf die Gehäuse der Schnecken. Württemberg. naturwiss. Jahreshefte. 53. 1897. S. 68—86.

beide Entwicklungsreihen zu weißlichen pigmentlosen Formen führen und daher wahrscheinlich ein andrer Umstand, nämlich das auf dem Kalkboden und bei der niedrigen, meist nur mannshohen Vegetation doppelt intensive Licht, diese Pigmentreduktion veranlaßt hat. Mag nun jene Deutung der klimatischen Faktoren richtig sein oder nicht, so sprechen zwei Tatsachen dafür, daß das Klima die entscheidende äußere Reizursache für die Cerions abgegeben hat. Erstens finden wir vor der Nordküste von New Providence eine Kette von kleinen Inseln, welche von West nach Ost die Namen North, Silver, Hog, Athol und Rose führen. Die Variationen auf dieser Inselkette entsprechen nun ganz denjenigen auf der Hauptinsel. Auf North und Silver Cay leben grauweiße ungefleckte starkrippige und mit dickem Peristom versehene Individuen der Rasse *C. glans typicum.* Auf den drei übrigen Inseln lebt *C. glans cinereum*, welche eine große Ähnlichkeit mit *C. glans varium* hat, indem das Peristom schmal und die Schale hell bis dunkelbraun gefärbt ist. Auf Hog Island sind die Schalen, abgesehen von vereinzelten Ausnahmen, noch ungefleckt, auf Athol Island aber immer gesprenkelt. Wir konstatieren also hier wie auf der Hauptinsel von West nach Ost Zunahme des Pigments und Auftreten der Fleckung, ferner auch eine allmähliche Zunahme der Rippenzahl, welche auf Hog 26, auf Athol 29, auf Rose 27—33 im Durchschnitt beträgt. Diese Parallelvariationen gestatten meines Erachtens nur den einen Schluß, daß die gleichen, wenn auch von Insel zu Insel nur sehr wenig differenten klimatischen Reize im Laufe langer Zeiträume diese Rassen hervorgerufen haben. Zweitens scheint derselbe Gegensatz zwischen westlichen und östlichen Formen für den ganzen Bahama-Archipel im allgemeinen zu gelten, wobei der 77. Längengrad annähernd die Grenze bildet. Nassau selbst liegt unter 77° 21′ W. L. Auf der westlichen Seite (Great Bahama, Berry Islands, Westküste von Andros) finden sich einfarbige, weißliche, starkrippige Formen, welche *C. glans typicum* nahe stehen, auf der östlichen Seite überwiegen zartrippige bzw. glatte und gefleckte Varietäten, welch letztere ebenfalls einfarbig werden können. Die Ausnahmen, welche von dieser Regel vorkommen, lassen sich durch sekundäre Verschleppung von Cuba aus erklären, so z. B. einerseits glatte Schalen auf Water Cay und Gun Cay westlich von Andros und anderseits starkrippige Arten auf östlichen Inseln: *C. felis* auf Cat Island, *C. stevensoni* auf Long Island, *C. scalarioides* mihi auf Green Cay, die alle drei ihre Verwandtschaft mit *C. dimidiatum* und *C. scalarinum* von Cuba dadurch beweisen, daß sie wie diese enge Spirallinien tragen. Für die Küste von Cuba läßt sich jedoch ein solcher Gegensatz zwischen westlichen und östlichen Formen nicht konstruieren, sondern hier

leben starkgerippte und glatte, weißliche und stark gefleckte Cerions, wie es scheint, regellos durcheinander. Es hängt dies vielleicht damit zusammen, daß die höheren Gebirge dieser Insel ihre Wassermassen bald hier bald dort zur Küste entsenden, so daß feuchte und trockene Terrains regellos miteinander abwechseln.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß wir mit großer Wahrscheinlichkeit äußere klimatische Faktoren als Ursache des großen Formenreichtums der Cerions ansehen dürfen. Damit gelange ich zu einem etwas andern Resultat als die Vettern Sarasin bei den Landmollusken von Celebes und als Gulik bei den Achatinellen von Oahu. Erstere betonen, daß sie für ihre Molluskenketten zurzeit »keine Erklärung aus den äußeren Umständen gewinnen«; und sie fahren fort: »wir sind vielmehr genötigt, ihre Entstehung unbekannten, konstitutionellen Ursachen zuzuschreihen, wobei die geographische Isolierung als ein mächtiger Faktor in Betracht zu ziehen ist[3]«. Dieser Standpunkt ist von dem meinigen wohl nicht so abweichend, wie es auf den ersten Blick scheint, denn daß eine innere konstitutionelle Labilität oder Reizbarkeit des Keimplasmas der Cerions angenommen werden muß, habe ich schon oben hervorgehoben. Dazu aber müssen äußere Reize kommen, die auf den Bahamas, wie mir scheint, als klimatische Einflüsse zu erkennen sind, während sie auf Celebes zurzeit noch nicht nachweisbar sind. Die Isolation spielt zweifellos eine gewichtige Rolle; durch sie gehören alle Individuen einer Lokalität zu derselben »Paarungsgemeinschaft« und erhalten dadurch im wesentlichen dieselbe Keimplasmazusammensetzung. Mit andern Worten die Individuen eines Isolationsgebietes verschmelzen allmählich zu einer einheitlichen Rasse, selbst wenn sie ursprünglich zu zwei Rassen gehörten. Ich kann aber Gulick nicht beipflichten in dem Satze, daß Isolation per se genügt um eine phyletische Weiterentwicklung hervorzurufen, denn diese Annahme führt konsequenterweise zu einem rein aus sich heraus wirkenden Entwicklungsprinzip und damit zur Aufhebung des Causalgesetzes. Die Cerions der Bahamas verhalten sich offenbar ganz ähnlich wie die Achatinellen von Oahu: hier wie dort zahlreiche durch Übergänge verbundene Arten und Varietäten, und hier wie dort zahlreiche Isolationsgebiete. Ein planmäßiges Studium wird vermutlich auch bei den Achatinellen eine oder mehrere Entwicklungsreihen nachweisen können, die von äußeren Faktoren beherrscht werden.

7) Läßt sich das »Warum« der Evolution für die Cerions auch noch nicht mit aller wünschenswerten Sicherheit erkennen, so ist das »Wie«

---

[3] P. u. F. Sarasin, Die Landmollusken von Celebes. Wiesbaden 1899. S. 238.

derselben wenigstens insofern klar zu durchschauen, als sich jede sprung- oder stoßweise Differenzierung ausschließen läßt. Überall sehen wir allmähliche Übergänge im Sinne Darwins und nirgends plötzliche mutative Änderungen im Sinne von de Vries.

8) Eine derartig reichgegliederte Gattung wie Cerion ist besonders geeignet zur Erkenntnis der Schwierigkeiten des Artbegriffs und der Artumgrenzung. Es zeigt sich hier deutlich, daß die praktischen Forderungen sich nicht immer vereinigen lassen mit den theoretischen. Nach derjenigen Theorie, welche gegenwärtig wohl die meisten Anhänger zählt, gehören alle durch Übergänge verbundene Formen zu einer Art[4]. Nach dieser Auffassung würden alle 200 Cerions zu einer Art oder höchstens zu einigen wenigen Arten zu rechnen sein, denn Übergänge sind nach allen Richtungen hin nachweisbar. Damit wäre aber der praktischen Systematik wenig gedient, und man kann außerdem die Frage aufwerfen, warum sollen nur Varietäten ineinander übergehen können, Arten jedoch nicht, da doch nach allgemeiner Ansicht Varietäten nur beginnende Arten sind und zwischen beiden keine scharfe Grenze existiert. Diese Willkür ist theoretisch nicht zu rechtfertigen und in praktischer Hinsicht ohne Vorteil, denn man kann die verwandtschaftlichen Beziehungen ebensogut dadurch ausdrücken, daß man die Formen mit binärer Nomenklatur in einer Gattung zusammenfaßt, wie mit ternärer in einer Species. Die Schwierigkeit wird noch größer, wenn man bedenkt, daß die Übergangsformen häufig recht selten sind, weil sie prozentualisch sehr zurücktreten. Auf Eleuthera, östlich von New Providence, lebt *Cerion laeve* mihi, eine kleine, stark gefleckte, glatte oder fast glatte Art (Reihe IX der Tafel). Sie ist auf den ersten Blick von *C. glans agrestinum* zu unterscheiden und macht ganz den Eindruck einer guten Art, wenn man aber zahlreiche Exemplare durchmustert, so lassen sich vereinzelte Individuen auf beiden Seiten finden, welche das eine in der Größe, das andre in der Fleckung, das dritte in der Skulptur den Übergang vermitteln. Soll man nun wegen solcher seltener Bindeglieder diese an sich morphologisch und geographisch gut getrennten Formen zu einer Art zusammenwerfen? Dies erscheint mir unpraktisch, denn die Systematik hat in erster Linie die Aufgabe, die der Individuenzahl nach vorherrschenden und morphologisch gut charakterisierbaren Hauptformen als Arten übersichtlich zusammenzustellen. Ich halte daher jenen Standpunkt für richtiger, den Heincke in seinem großen Heringswerk vertritt: eine Art wird gekennzeichnet durch die

---

[4] Vgl. L. Döderlein, Über die Beziehungen nahverwandter »Tierformen« zu einander. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. IV. S. 394—442. 1902.

Gesamtheit ihrer Merkmale und vereinzelte Übergänge berechtigen uns nicht, zwei Arten zu vereinigen, die in der Mehrzahl der Individuen durch eine Summe von Merkmalen gekennzeichnet sind. Hering und Sprott sind gute Arten, obwohl in der Zahl der Wirbel und Kielschuppen einzelne Heringe sprottartig und einzelne Sprotte heringsartig ausfallen. Ebenso werden wir bei den Cerions die Hauptformen als Arten binär, kleine Nuancen derselben als Unterarten ternär benennen müssen, wobei die Summe resp. die Kombination der Merkmale das Entscheidende für den Artbegriff sein wird. Das Charakteristische für die Unterart ist dann die enge Verwandtschaft mit der Hauptart, welche sich darin äußert, daß die Unterschiede als zu unbedeutend oder als zu unbeständig angesehen werden, um der betreffenden Form den Rang einer Art zu verleihen. Sind zwei Formen durch zahlreiche Übergangsindividuen miteinander verbunden, so wird man sie als Unterarten einer Art ansehen, wie z. B. die Varietäten *typicum, varium*, *agrestinum* von *Cerion glans*, um die enge Verwandtschaft derselben zum Ausdruck zu bringen.

Auch in dieser Frage darf man meines Erachtens nicht von einer starren Formel ausgehen, sondern muß sich von phylogenetischen bzw. descendenztheoretischen Vorstellungen leiten lassen: die Arten eines Genus offenbaren eine relativ weitere Verwandtschaft zueinander, daher zeigen alle oder fast alle Individuen einer Art auffällige Unterschiede von der andern Art, sei es in einem Organ oder, was häufiger der Fall ist, in einer Summe von Organen, was nicht ausschließt, daß einzelne Individuen in diesem oder jenem Merkmal einmal Übergänge zu einer andern Art zeigen können; Unterarten dokumentieren ihre enge Verwandtschaft durch die Geringfügigkeit der Unterschiede oder durch die Häufigkeit der Übergänge. Es ist klar, daß diese Auffassung der subjektiven Beurteilung einen gewissen Spielraum gestattet, ein Übelstand, der sich jedoch meines Erachtens nie vermeiden läßt, denn auch darüber, ob in einem gegebenen Falle ein »Übergang« oder eine »Lücke« vorliegt oder nicht, werden verschiedene Untersucher häufig entgegengesetzter Meinung sein. In schwierigen Fällen werden daher immer verschiedene Auffassungen möglich sein, mag man den Döderleinschen oder den Heinckeschen Standpunkt vertreten.

Diskussion:

Herr Dr. Paul Sarasin (Basel):

beglückwünschte Herrn Prof. Plate zu seinem schönen Funde und verbreitet sich sodann in einigen Worten über die sog. Formen-

I-III var. *typicum*.
IV-VI var. *varium*.
VII, VIII var. *agrestinum*.
IX var. *laeve*.

Alle Schalen sind etwas verkleinert.

Formenkette von *Cerion glans* Küster in der Richtung von West nach Ost auf New Providence (I-VIII) und Eleuthera (IX).

ketten oder die kettenartige Verbreitung gewisser Schneckenvarietäten oder -arten, welche von ihm gemeinsam mit seinem Vetter in Celebes aufgefunden und in ihrem Werke: Materialien zur Naturg. von Cel. beschrieben und unter den schon vorhandenen Begriff der Orthogenese subsumiert worden sind. Er erklärt aber, daß sie beide nicht im Falle gewesen waren, wie Herr Plate, eine Ursache solcher nach einer bestimmten Richtung gehenden Formenbildung in klimatischen Verschiedenheiten der Insel erblicken zu können, und er läßt seinen Zweifel merken, ob dies auch in dem von Plate beschriebenen Fall wahrscheinlich sein werde. Da weiterhin bei einem Erklärungsversuch dieser Formenketten von der natürlichen Zuchtwahl ganz abgesehen werden müsse, wie etwas Überlegung bald ergebe, so denke er sich, daß man dem Protoplasma ein gewisses Maß von formbildender Kraft zugestehen müsse, welche einen Teil seiner Physiologie bilde und deren Äußerungen und Grenzen festzustellen für jeden einzelnen Fall Sache der Forschung sei. Daß zu diesen Formenveränderungen ein äußerer Anstoß oder Reiz der ursprüngliche Anlaß gewesen sei, erklärt Redner für möglich und weist darauf hin, daß schon im genannten Werke in diesem Sinne von einer ectogenen Orthogenese im Gegensatz zu einer endogenen oder einer solchen aus inneren Ursachen gesprochen worden sei; aber er hält die letztere Art der Orthogenese für die mächtigere, besonders im Hinblick auf die sog. excessiven Bildungen, welche nach einer Richtung immer weiter wachsend, schließlich dem Träger Schaden bringen. Redner legt darauf Nachdruck, daß die Orthogenese keineswegs identisch sei mit dem von Herrn Plate als mystisch getadelten »Vervollkommnungsprinzip«, da sie ebenso oft, als sie zu Größerem und Nützlicherem führe, ja noch öfter, zum Kleinen und Unvollkommenen hin geschehe, wie das Entstehen kleiner Arten aus großen und der Parasitismus uns lehre, welcher das Gegenteil sei von Vervollkommnung, dennoch aber, wenigstens in gewissen Fällen wie z. B. an parasitischen Schnecken, als durch Orthogenese entstanden gedacht werden könne.

Herr Prof. Simroth (Leipzig):

So überzeugend die Herausbildung der Serien von *Cerion* ist, so wahrscheinlich sie von äußeren klimatischen Faktoren abhängig ist, so dürfte doch die angegebene Interpretation daran scheitern, daß die Schale durch Feuchtigkeit und Wärme nicht stärker, sondern schwächer zu werden pflegt.

Herr Prof. Plate (Berlin):

Ich bezweifle nicht die Richtigkeit der Angaben von Sarasin, daß

bei den Celebesformen der ectogene Einfluß sich zurzeit nicht nachweisen läßt. Sie entsprechen dann den Cerionformen von Cuba. Ich glaube aber, daß die Vettern Sarasin unter diesen Umständen richtiger gehandelt hätten, wenn sie die Frage der Ursachen der Evolution der Celebesschnecken ganz offen gelassen hätten, während sie mit Nachdruck für innere, von äußeren Faktoren ganz unabhängige Ursachen eingetreten sind. Für die Bahamaschnecken scheint mir die Annahme klimatischer Ursachen durch die Parallelreihen der Formen auf der Hauptinsel und der vorgelagerten Inselkette bewiesen zu sein.

Zu Herrn Prof. Simroths Ausführungen bemerkt Herr Plate: Ich betone in erster Linie die Abhängigkeit der Evolution der Cerions vom Klima. Die weitere Ausführung, daß die starkrippigen Formen durch größere Feuchtigkeit, die feinrippigen bis glatten durch Trockenheit bedingt sind, ist zunächst nur eine Vermutung. Genaueres über die Klimaunterschiede der westlichen und östlichen Inseln ist nicht bekannt.

Vortrag des Herrn Prof. Kükenthal (Breslau):

Die Stammesgeschichte und die geographische Verbreitung der Alcyonaceen.

Meine Herren! Seit etwa 10 Jahren bin ich mit dem Studium der Alcyonarien beschäftigt, und habe nunmehr in der Unterordnung der Alcyonaceen einen gewissen Abschluß erreicht. Es schien mir daher eine Zusammenfassung der gewonnenen Resultate wünschenswert, die ich Ihnen, wenigstens teilweise, in der Form einer gedrängten Darstellung der Stammesgeschichte und der geographischen Verbreitung vorlegen möchte. Es erscheint mir in diesem Kreise von Forschern kaum notwendig, darauf hinzuweisen, daß ich damit kein abgerundetes Endresultat geben will und kann, denn jeder, der sich in eine Tiergruppe eingearbeitet hat, weiß selbst wie die Schwierigkeiten stammesgeschichtlicher Verknüpfung mit der Mehrung der Einzeltatsachen wachsen. Dennoch ist es durchaus zweckmäßig eine solche Zusammenfassung wenigstens zu versuchen, da sie ein Bild von dem augenblicklichen Stand der Kenntnisse zu geben vermag und da vor allem deren Lücken um so schärfer in Erscheinung treten.

Schon vor mir sind solche stammesgeschichtliche Entwürfe versucht worden, von denen ich die von Th. Studer und von G. von Koch besonders hervorhebe, und ich stehe natürlich auf den Schultern meiner Vorgänger, wenn ich auch glaube, daß das reiche Material, welches ich bearbeiten konnte, mich in mancher Hinsicht weiter voran gebracht hat.

Von den drei Unterordnungen der Alcyonarien, den Pennatuliden, Gorgoniden und Alcyonaceen, ist die letztere der Ausgangspunkt für die beiden andern und ganz allgemein ist man der Ansicht, daß die Alcyonaceen, welche mehr oder minder komplizierte Kolonien bilden, von einfacheren Octokorallen abstammen, die Einzelpolypen waren. Solche primitive Formen glaubt man auch wirklich gefunden zu haben, und hat aus ihnen eine Familie der Haimeidae gebildet, die an die Wurzel der Alcyonaceen gestellt wird. So plausibel es auch ist, daß die Alcyonaceen von solitären Formen ihren Ursprung genommen haben, so wenig Zutrauen bringe ich den drei Formen entgegen, welche als noch jetzt lebende Vertreter der Alcyonaceenvorfahren angesehen werden.

Diese drei Formen, von denen jede zu einer andern Gattung (*Haimea*, *Monoxenia* und *Hartea*) gerechnet wird, sind nämlich nur je einmal gefunden worden, und es ist aus Gründen, die ich hier nicht weiter entwickeln will, der Verdacht nicht von der Hand zu weisen, daß es nur Jugendstadien von koloniebildenden Alcyonarien sind.

Festeren Boden betreten wir erst, wenn wir zur Familie der Cornulariden kommen, aus denen sich alle andern Alcyonaceen entwickelt haben. Bereits die Cornulariden sind koloniebildend, und es mag hier vorausgeschickt werden, daß die Koloniebildung bei den Alcyonarien ganz allgemein durch Stolonenknospung erfolgt. Nur in einem einzigen Falle ist von Studer eine Fissiparität von Polypen beschrieben worden (bei *Schizophytum echinatum* Stud.). Diese Stolonenknospung erscheint in ihrer einfachsten Form noch bei manchen Cornulariden, indem von der Basis eines Polypen einfache Röhren ausgehen, aus denen neue Polypen hervorsprossen. Eine Komplikation erfolgt dadurch, daß statt des einfachen Hohlraumes der verbindenden Röhre ein Netz anastomosierender Kanäle erscheint, auch können die Röhren äußerlich verschmelzen und Basalplatten bilden, auf denen sich die Polypen erheben. Die ursprünglichste Gattung ist *Cornularia*, deren nicht retractile Polypen an der Basis durch röhrenförmige, einheitliche Hohlräume enthaltende Stolonen verbunden sind. Als primitives Merkmal ist auch ein lamelläres horniges Hüllskelet zu bezeichnen, welches vom Ectoderm ausgeschieden worden ist. Nur zwei Arten sind bis jetzt von dieser Gattung bekannt, eine vom Mittelmeer, eine andre von der ostasiatischen Küste.

Die zahlreichen andern Cornularidengattungen, welche aufgestellt worden sind, habe ich stark reduziert, und erkenne nur noch drei weitere an: *Anthelia*, *Clavularia* und *Sympodium*. Bei *Anthelia* sind

die Polypen ebenfalls nicht retractil, aber die einfachen Stolonenhohlräume haben sich in ein Maschenwerk engerer Kanäle verwandelt, deren Wandungen vielfach zu größeren membranösen Platten verschmolzen sind. Statt des ectodermalen Hüllskelets tritt ein mesodermales Skelet einzelner Kalkscleriten auf, das einzelnen Formen auch fehlen kann. *Anthelia* ist hauptsächlich im Litoral der wärmeren Meere verbreitet. Beträchtlich weiter hat sich die Gattung *Clavularia* differenziert, insbesondere dadurch, daß der obere zartwandige Teil des Polypen in einen unteren, weiteren, derbwandigen, den »Kelch« zurückziehbar ist. Auch die Bewehrung mit Spicula ist erheblich gesteigert. *Clavularia* ist eine reine Tiefseegattung, die im Atlantischen, Indischen und Pacifischen Ozean weit verbreitet ist.

Von der vierten Gattung der Cornulariden, *Sympodium*, ist nach meiner Auffassung bis jetzt nur eine Art (*S. coeruleum* Ehrbg.) aus dem Roten Meer mit Sicherheit dazu zu rechnen. Die zahlreichen andern Arten, welche dazu gestellt worden sind, gehören größtenteils zu einer Gruppe der Alcyoniden, deren Kolonien rasenförmig verbreitert sind, und die ich zu einer Untergattung *Erythropodium* Köll. vereinigt habe. Bei *Sympodium* ist die Stolonenplatte stark verdickt und die kurzen, nur an der Basis Stolonen entsendenden Polypen können sich vollkommen in ihre Unterlage zurückziehen. Ein weiteres Merkmal von Belang ist die scheibenförmige Gestalt der sehr kleinen Spicula. Erst neuerdings hat noch Lacaze-Duthiers (1900) mit *Sympodium* wieder eine Form vereinigt, welche durch von Koch als eine zweifellose Alcyonide erkannt worden war, das ehemalige *Sympodium coralloides* des Mittelmeeres, und eine neue Gattung *Rolandia* beschrieben, die sich an *Sympodium* anschließen soll. Ich kehre aber zur Ansicht von Kochs zurück, und verweise die Gattung *Rolandia* ebenfalls zur Untergattung *Erythropodium*.

Die Weiterentwicklung der andern Alcyonaceenfamilien aus den Cornulariden heraus ist hauptsächlich durch eine zunehmende Komplikation der Koloniebildung und des Skeletes erfolgt, während der Bau der einzelnen Polypen, soweit sich nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen urteilen läßt, nur geringe Veränderungen erleidet. Wohl kann der Aufbau der Polypen bei den verschiedenen Gattungen verschieden sein, eine Weiterentwicklung der Organisation vermag ich aber bis jetzt nicht zu konstatieren. Im allgemeinen läßt sich sogar sagen, daß mit der zunehmenden Koloniebildung und der damit verbundenen Ausbildung immer zahlreicherer Polypen die einzelnen Polypenpersonen an Größe abnehmen. So haben die meisten Cornulariden noch relativ sehr große Polypen, und auch bei primitiven Formen der Xeniiden und Alcyoniden ist dies der Fall, bei den

meisten andern Alcyonaceen sinkt aber die Größe beträchtlich, während ihre Zahl zunimmt.

Aus der Familie der Cornulariden haben sich zunächst die drei Familien der Xeniiden, Tubiporiden und Telestiden entwickelt. Die Familie der Xeniiden hat ihren Ursprung wohl in der Gattung *Anthelia*. Wie bei dieser, so sind auch bei den Xeniiden die Polypen im allgemeinen nicht retractil. Dagegen hat sich die Stolonenplatte in eine dicke kompakte Masse verwandelt, welche den unteren Teil der Polypen völlig umhüllt, und in dieser Masse, die äußerlich als gemeinsamer Stamm erscheint, von dessen Oberfläche die freien Enden der Polypen, die »Anthocodiae« entspringen, sehen wir die unteren Gastralräume der Polypen umhüllt von dem stark entwickelten verschmolzenen Mesoderm, welches von netzförmig miteinander verbundenen Stolonen durchzogen wird. Diese Stolonen sind nur zum Teil mit einem Lumen versehen, zum Teil sind es kompakte entodermale Zellstränge. So werden die Gastralräume der Polypen indirekt miteinander durch dieses Netzwerk verbunden. Das Kanalnetz kann sich noch weiter in ein oberflächliches und ein tiefer gelegenes differenzieren. Die Spicula, welche manchen Formen auch fehlen können, sind stets kleine scheiben- bis biskuitförmige Gebilde. Entweder ist die polypentragende Oberfläche scharf abgesetzt, wie bei der Gattung *Xenia*, oder etwas verzweigt wie bei *Cespitularia*. Zwei Arten der Gattung *Xenia* sind noch in vieler Hinsicht recht tiefstehend. Beide zeichnen sich aus durch ein ectodermales, horniges Hüllskelet, wie wir es bereits bei *Cornularia* kennen gelernt haben, außerdem kommen aber auch mesodermale scheibenförmige Spicula vor. Das Cönenchym ist nicht so stark entwickelt, wie bei den andern Xenien und die wenig zahlreichen Polypen sind relativ groß. Beide sehr nahe verwandte Arten, von denen die eine von Jungersen als *Ceratocaulon wandeli*, die andre von mir als *Xenia antarctica* beschrieben wurde, sind in ihrem Vorkommen durch die ganze Längenausdehnung des Atlantischen Ozeans getrennt, denn erstere ist bei Island, letztere bei der Bouvetinsel in der Antarctis gefunden worden. Aus dem gesamten dazwischen gelegenen Gebiete ist bis jetzt keine Xeniide bekannt geworden. Ob sich aber diese Tatsache ohne weiteres zugunsten der Bipolaritätshypothese verwerten läßt, ist mir doch zweifelhaft, denn beide Arten sind Bewohner der Tiefsee. An die antarctische Xenie schließen sich in ihrer Organisation zwei weitere Formen an, die an der Südspitze Afrikas erbeutet wurden, *X. capensis* und *X. uniserta*. Auch diese haben noch primitive Merkmale aufzuweisen, insbesondere die Einreihigkeit der Tentakelpinnulae, während die zahlreichen übrigen Xeniiden in Zahl und Anordnung

der Tentakelpinnulae mannigfache Modifikationen aufzuweisen haben. Die beiden südafrikanischen Formen sind im tieferen Litoral gefunden worden, alle andern Xeniiden dagegen kommen in seichtem Wasser, meist auf Korallenriffen vor. Als Entstehungscentrum der Gattung möchte ich das subantarctische Gebiet südlich von Afrika ansprechen, von wo die Verbreitung in den Indischen und dann in den Pazifischen Ozean hinein erfolgt ist. Eine lebhafte Artbildung wurde erst mit Erreichung der tropischen Korallenriffe ausgelöst. Unerklärt bleibt vorläufig das isolierte Vorkommen von *Ceratocaulon wandeli* unter dem nördlichen Polarkreis. Ebenfalls auf tropischen indopazifischen Korallenriffen verbreitet ist die Gattung *Cespitularia*, von der es mir übrigens nicht außer Frage steht, ob sie monophyletisch entstanden ist.

Die zweite Familie, welche von den Cornulariden abgeleitet wird, ist die der Orgelkorallen oder Tubiporiden. Ich verweise hier besonders auf die Ausführungen Hicksons und Mays. Unter den Anthelien gibt es eine Form, *Anthelia celebensis*, welche besonders dadurch abweicht, daß ihre Polypen, außer durch basale Stolonen auch durch darüber liegende horizontale in verschiedener Höhe ihres Körpers verbunden sind. Auch bei *Tubipora* finden sich horizontale Stolonen in verschiedener Höhe, die die Polypen verbinden, hier aber zu Platten vereinigt sind, und außerdem sind die Spicula zu festen Kalkröhren verschmolzen. So zeigt *Anthelia viridis* den Weg an, den *Tubipora* bei ihrer Ausbildung genommen haben kann, und eröffnet uns das Verständnis für den so abweichenden Bau dieser Familie.

Die dritte Familie, welche aus den Cornulariden abgeleitet wird, ist die der Telestiden. Ihr Hauptmerkmal ist das Heraussprossen lateraler Polypen aus der Körperwand eines axialen Mutterpolypen. Diese Sprossung ist aber keine direkte, sondern eine indirekte, aus einem Netzwerk von Stolonen, welches im Mesoderm der Wandung des Mutterpolypen verläuft. Die Stolonen sind also nicht mehr auf die Basis beschränkt, wie bei den Cornulariden, sondern ziehen in die Wand des Polypen hinein. Als Übergangsform wird die Gattung *Scleranthelia* betrachtet, bei der die Knospung neuer Polypen dicht an der Basis der alten stattfindet, so daß der Anschein geringer Verästelung entstehen kann. Die Telestiden kommen im warmen Gebiet des Indopacifischen und Atlantischen Ozeans vor, aus ihnen haben sich die Pennatuliden und die Holaxonier entwickelt. Wie v. Koch unwiderleglich nachgewiesen hat, ist die Unterordnung der Gorgoniden diphyletischen Ursprungs. Die Holaxonier stammen von Telestiden ab, die Scleraxonier sollen sich aus cornularidenähnlichen Formen entwickelt haben, während ich sie von tiefstehenden

Alcyoniden, von *Erythropodium*, ableiten möchte. Über diese Fragen kann ich aber erst Klarheit gewinnen, wenn die Revision der Gorgoniden durchgeführt worden ist, womit ich bereits begonnen habe.

Eine sehr umfangreiche und schwierige Alcyonaceenfamilie, die dringend einer Revision bedarf, ist die der Alcyoniden. Aus der großen Zahl von Gattungen kann ich nur einige wenige als einigermaßen gesichert anerkennen. Für die Alcyoniden charakteristisch ist die reiche Entwicklung des Cönenchyms, welches die Polypen meist hoch hinauf umgibt, sowie die völlige Retractilität der Polypen, deren Gastralräume durch ein Netzwerk entodermaler Kanäle und Zellstränge miteinander verbunden sind. Auch die Form der Spicula ist als Merkmal zu verwenden. Im Polypen sind es Spindeln, im Cönenchym meist mit Gürteln großer Dornen versehene Stäbe, Spindeln oder Walzen. An die Wurzel der Familie stelle ich die Gattung *Anthomastus*, die sich aus Xeniaformen entwickelt hat, die den ursprünglichsten heutigen Xeniiden, besonders den beiden südafrikanischen Formen *X. capensis* und *X. uniserta* sehr nahe stehen. Wie diese beiden haben auch die Arten der Gattung *Anthomastus* sehr große Polypen, die retractil sind, und einer Endscheibe des Stammes aufsitzen. Auch das Auftreten kleiner Siphonozooide braucht nicht als Neuerwerb aufgefaßt zu werden, da auch die beiden *Xenia*-Arten Dimorphismus aufweisen. Die Weiterentwicklung der Alcyoniden ist hauptsächlich in der Richtung der Differenzierung der polypentragenden Oberfläche erfolgt. Es wird dadurch eine Vermehrung der Polypen erreicht unter gleichzeitigem Kleinerwerden derselben und einer gleichmäßigen Verteilung. Indem die polypentragende Scheibe sich hutpilzartig verbreiterte und einfaltete, kam es zu Formen wie *Sarcophytum*, durch Erhebung der Falten zu leisten- und fingerförmigen Fortsätzen zur Gattung *Lobophytum*. Mehr den Xeniiden genähert erscheint die Gattung *Sinularia*, deren Kanalsystem scharf in ein inneres und ein oberflächliches geschieden ist, und deren Tentakel mehrere Reihen Pinnulae besitzen können. Bei dieser Gattung ist ein Rudimentärwerden der Siphonozooide bis zu völligem Verschwinden zu beobachten.

In der Gattung *Alcyonium* unterscheide ich drei Untergattungen: *Erythropodium* Köll., *Metalcyonium* Pfeffer und *Alcyonium* s. str., erstere mit ausgebreiteten inkrustierenden Kolonien, *Metalcyonium* mit kugeligen oder keulenförmigen, *Alcyonium* mit massigen, oft plump verästelten Kolonien. *Erythropodium* weist äußerlich viel Ähnlichkeit mit *Sympodium* auf, zu welcher Gattung die meisten Erythropodien gestellt worden sind. Der innere Bau ist aber verschieden. Dennoch ist die Vermutung nicht von der Hand zu weisen,

daß *Erythropodium* aus *Sympodium* entstanden ist, vielleicht über Formen hinweg wie die *Rolandia coralloides* Lac. Duth., die ich im übrigen schon zu *Erythropodium* stellen möchte. Die wesentlichsten Unterschiede zwischen *Sympodium* und *Erythropodium* beruhen in dem Ursprung der Stolonen, die bei ersterer Gattung nur basal, bei letzterer in verschiedener Höhe von den Polypen abgehen, sowie in der verschiedenen Spiculabewehrung, die aber bei *Rolandia* eine Zwischenstellung einzunehmen scheint. Von *Erythropodium* leite ich die Gorgonidengruppe der Scleraxonier ab, anderseits die Untergattungen *Alcyonium* und *Metalcyonium*. In die Nähe von *Metalcyonium* ist Hicksons Gattung *Acrophytum* zu stellen, die sich besonders durch das Auftreten des Dimorphismus unterscheidet.

Isoliert stehen vorläufig noch die Gattungen *Nidalia* und *Nidaliopsis*, die in ihrem inneren Bau durch das Vorkommen direkter Verbindungen der Gastralräume, neben einem indirekt verbindenden Stolonennetz ausgezeichnet sind. Die äußere Ähnlichkeit von *Nidalia* mit *Metalcyonium* und *Acrophytum* ist meiner Ansicht nach nur eine Convergenzerscheinung ohne jede stammesgeschichtliche Bedeutung.

Über die Verbreitung der Alcyoniden ist folgendes bekannt. Vertreter der Familie kommen in allen Meeren, im Litoral wie in der Tiefsee vor. *Anthomastus* ist eine typische Tiefseegattung des Atlantischen Ozeans, von der subarctischen bis zur subantarctischen Region. Ihre Verbreitung deckt sich also mit der der primitiven Xeniidenformen, von denen ich sie ableite. Nur eine Art wird von der japanischen Tiefsee gemeldet. *Sarcophytum* und *Lobophytum* sind im Litoral des warmen indopazifischen Gebietes zu Hause, ebenso *Sinularia*. *Alcyonium* dagegen kommt in allen Meeren vor, *Metalcyonium* in der subantarctischen Region, ebenso *Acrophytum*. Dagegen ist *Erythropodium* sehr weit verbreitet und kommt auch in der Tiefsee vor.

Für *Nidalia* scheint das Entstehungscentrum bei Japan zu liegen, wo die überwiegende Mehrzahl der Arten im tiefen Litoral bis zur Tiefsee zu Hause ist, *Nidaliopsis* ist bis jetzt nur in der Kongomündung von der Valdivia gefunden worden in 40 m Tiefe.

Aus den Alcyoniden hat sich die Familie der Nephthyiden entwickelt und zwar ist aus der Gattung *Alcyonium* die Gattung *Eunephthya* entstanden. Zwischen beiden Gattungen finden sich alle Übergänge. Für die Nephthyiden ist charakteristisch die baumförmige Entwicklung der Kolonien, die als stark verzweigte Stöcke mit meist scharf getrenntem sterilen Stiel erscheinen. Nur bei einem Teil ist noch das entodermale Stolonennetzwerk vorhanden, die meisten Formen haben eine direkte Verbindung der Gastralräume durch kurze Kanäle

gewonnen. Nur die Gastralräume der ältesten Polypen gehen den Stamm hinunter bis zur Basis hinab, die der jüngeren endigen je nach der Zeit ihrer Entstehung immer weiter oben. Die Grundform der Spicula ist die Spindel. In der ursprünglichsten Gattung *Eunephthya* gibt es Formen, die ihrem inneren Bau nach noch zu *Alcyonium* zu zählen wären, deren retractile Polypen in gleich weiter Entfernung auf den kleinen kugeligen Ästen stehen, die aber durch zahlreiche Übergänge zu typischen Nephthyiden führen. An diesen Übergangsformen sehen wir, wie die erst plumpen Zweige immer schlanker werden, wie die Kolonie dadurch immer mehr baumförmigen Habitus gewinnt und wie im Innern neben dem entodermalen Netzwerk direkte Verbindungen der Gastralräume auftreten. Dann haben wir Formen, bei denen die Retractilität der Polypen schwindet und die Polypen mehr und mehr zu Bündeln zusammentreten. Parallel damit geht die Bildung des Skelets, das bei den ursprünglichsten Formen noch alcyonidenähnlich ist, mit dem zunehmenden baumförmigen Habitus aber immer mehr Spindeln auftreten läßt. Die Polypen können in kleinen Gruppen zusammenstehen, die an den Endästen läppchenförmige Bildungen erzeugen, oder sie können doldenförmig werden. *Eunephthya* ist eine arctische Tiefseegattung, von der manche Vertreter auch im Litoral erscheinen. Nur eine einzige Art ist in der Antarctis gefunden worden, die *E. antarctica* der Valdivia-Expedition. In gewisser Hinsicht ist dieses Vorkommen eine Parallele zu dem Vorkommen einer Xeniide in der Arctis. Aber auch hier haben wir Tiefseeformen vor uns, die weitere Schlüsse nicht erlauben, und hier ist bereits durch eine nahe verwandte *Eunephthya*, die von der Arctis bis zu den Azoren verbreitet ist, zum Teil eine Brücke geschlagen (*E. clavata* Dan.).

Ähnlich wie in der Familie der Cornulariiden eine Gattung mit gesonderten Kelchen erscheint (*Clavularia*), so ist auch bei den Nephthyiden diese Sonderung des Polypenkörpers bei der Gattung *Gersemia* erfolgt, die zahlreiche Formen enthält, welche früher in den verschiedensten Gattungen untergebracht waren. Auch für *Gersemia* kann wie für *Eunephthya* die Arctis als Entstehungscentrum gelten, nur sind einige Formen weiter in den Atlantischen wie in den Pacifischen Ozean vorgedrungen.

Die weitere Entwicklung der Nephthyiden hat fast ganz im Indopacifischen Ozean stattgefunden, nur die Gattung *Neospongodes*, die äußerlich der früheren Gattung *Spongodes* sehr ähnlich ist, aber im inneren Bau Unterschiede aufzuweisen hat, ist tropisch-atlantisch (Ostküste Südamerikas). *Neospongodes* ist aus *Eunephthya* abzuleiten, ebenso wie die Gattung *Lithophytum*, die sehr nahe mit *Eunephthya*

verwandt ist, und nur die Polypen gleichmäßig und nicht in kleinen Bündeln an den läppchenförmigen Endzweigen verteilt hat. Die hauptsächliche Entwicklung von *Lithophytum* hat im Litoral Ostafrikas stattgefunden, wo 11 von 17 überhaupt bekannten Arten vorkommen; die andern sind im indopacifischen Gebiet bis Polynesien verbreitet. Aus *Lithophytum* hat sich *Lemnalia* entwickelt, ausgezeichnet durch eine starke Entwicklung der Spicula in den dicken Kanalwänden, sowie die Gruppierung der Polypen in einzelnen Bündeln. Der Verbreitungsbezirk beider Gattungen ist ungefähr der gleiche. Aus *Eunephthya* ist ferner entstanden die Gattung *Nephthya*, und zwar aus der Gruppe der Nephthyiformes. Durch Ausbildung starker Spicula auf der Dorsalseite der eingekrümmten Polypen kommt es zu einer Art Schutzvorrichtung für das Polypenköpfchen, dem Stützbündel. Für *Nephthya* nehme ich als Entstehungscentrum das ostasiatische Litoral an, von wo sich einige Arten bis Australien und zum Roten Meere ausgebreitet haben, während zur ostafrikanischen Küste keine Form gelangt zu sein scheint. Eine Parallelgruppe zu *Lemnalia* ist die Gattung *Capnella*, ebenfalls mit dicken, dicht mit walzenförmigen Spicula erfüllten Kanalwänden. Auch sie hat ihre Entstehung aus der Nephthyiformisgruppe der Gattung *Eunephthya* genommen. Ihre Verbreitung ist ebenfalls auf den Indopacifischen Ozean beschränkt, die südlichste Form, bei Südafrika gefunden, stammt aus etwas größerer Tiefe, 155 m, alle andern sind in geringeren Tiefen gefunden worden.

Die ehemalige Gattung *Spongodes* ist von mir in die beiden Gattungen *Dendronephthya* und *Stereonephthya* zerlegt worden. Von ersterer kennen wir jetzt schon über 100 Arten, die auf das warme indopacifische Gebiet beschränkt sind. Die meisten Arten hat das ostasiatische Meer aufzuweisen, aber auch im malayischen Archipel Australien und Polynesien finden sich zahlreiche Formen. Eine Form ist von der Westküste Mexikos bekannt, eine andre von Neu-Seeland. Auch im Roten Meere kommen noch 8 Arten vor. Dem ostafrikanischen Litoral fehlen sie fast völlig. Fast alle sind Litoraltiere und Bewohner der Korallenriffe. Ihre Entstehung hat die Gattung aus *Nephthya* genommen, wie eine Anzahl Übergangsformen beweisen. Während *Dendronephthya* die Polypen in Bündeln angeordnet hat, die divaricat, glomerat oder umbellat zusammentreten, stehen bei *Stereonephthya* die Polypen einzeln oder in kleinen Gruppen direkt am Stamm und den wenigen starren Ästen. Auch für *Stereonephthya* ist als Ausgangspunkt die gleiche Gruppe der Gattung *Nephthya* anzunehmen wie für *Dendronephthya*. Die Verbreitung von *Stereonephthya* erstreckt sich von den Philippinen bis zur Torres-

straße, von den Admiranten bis Funafuti. *Scleronephthya* ist eine Parallelgruppe zu *Lemnalia* und *Capnella*, und wie diese durch starke Spiculaentwicklung in den dicken Kanalwänden ausgezeichnet. Wie eine Übergangsform (*Sc. crassa* Kükth.) zeigt, stammt die Gattung von *Dendronephthya*, und das Fehlen des Stützbündels beruht auf Rudimentärwerden. Ihr Vorkommen ist auf die Philippinen und Molukken beschränkt.

Aus den Nephthyiden heraus hat sich die Familie der Siphonogorgiiden entwickelt, und zwar aus der Gattung *Stereonephthya*. Die Ähnlichkeit der Siphonogorgiiden mit Gorgoniden ist nur eine rein äußerliche Convergenzerscheinung, und an ein näheres verwandtschaftliches Verhältnis ist nicht zu denken. Auch die Siphonogorgiiden sind auf den Indopacifischen Ozean beschränkt; sie kommen in größerer Tiefe vor.

Über die Familie der Helioporiden, die schon durch ihr eigentümliches vom Ectoderm abgeschiedenes zusammenhängendes Kalkskelet ganz isoliert steht, ist vermutungsweise geäußert worden, daß sie von Alcyoniden abstammen. Näher darauf einzugehen, muß ich mir versagen. Auch die neuerdings beschriebene Gattung *Agaricoides* Simpson habe ich nicht erwähnt, da erst die ausführliche Beschreibung der merkwürdigen Form abzuwarten ist.

Bei einem Rückblick auf die Ausführungen erkennt man, daß der Koloniebildung eine sehr wichtige Rolle bei der Entwicklung der Alcyonaceen zuzuschreiben ist, und zwar darf man nicht nur nach der äußeren Form gehen, sondern muß den inneren Aufbau berücksichtigen. Auch die Skeletbildung ist von Wichtigkeit. Bei den niedersten Formen finden sich noch sehr einfache Spiculaformen, wie kleine Scheiben oder biskuitförmige Gebilde, die bei den höheren immer komplizierter werden.

Mit der höheren Ausbildung der Kolonie differenzieren sich auch die Spicula desselben Stockes. Ihre Gestalt ist verschieden in den Tentakeln, den Polypen, der oberen und der unteren Rinde wie den Kanalwänden, aber für jede Art charakteristisch. In den Anthocodien lagern sie sich in ganz gesetzmäßiger Weise und dienen den Polypen zum Schutze besonders durch Hervorragen der obersten Reihen, sowie durch Ausbildung eines Stützbündels. Auch der verschiedene Grad der Retractilität der Polypen steht damit in Zusammenhang. Bei den niedersten Formen fehlt die Retractilität noch, weil hier das Cönenchym noch zu geringe Ausbildung zeigt, aber auch bei den hoch differenzierten Nephthyiden fehlt die Retractilität fast durchweg, weil hier die Polypenköpfchen sehr kräftig bewehrt sind. Andre Formen zeigen völlige Retractilität, wie zum Beispiel

alle Alcyoniden, bei denen die Polypen sich vollkommen in das Cönenchym einziehen können, und endlich haben wir auch Formen, bei denen eine ganz eigenartige Retractilität vorhanden ist, indem der vordere zartere Polypenteil in den unteren, weiteren derbwandigen, den »Kelch«, vollkommen verschwinden kann. Das sehen wir bei *Clavularia*, *Gersemia*, weniger ausgeprägt auch bei *Nidalia* und *Nidaliopsis*.

Wie es bei verschiedenen Gattungen einzelne Formen ohne Skelet gibt, so sind auch Gattungen mit sehr starker Spiculaentwicklung, besonders des inneren Cönenchyms bekannt, die einander dadurch ähnlich werden, ohne doch näher miteinander verwandt zu sein. Solche Convergenzerscheinung tritt auf bei *Lemnalia*, *Scleronephthya*, *Stereonephthya*, *Capnella* und *Siphonogorgia*. Convergenzerscheinungen treten überhaupt sehr häufig in dieser Gruppe auf, schon in der äußeren Gestalt der Kolonie. Der baumförmige Habitus erscheint bereits bei Xeniiden (*Cespitularia*) bei Alcyoniden (z. B. *Alcyonium palmatum*) und entfaltet sich besonders bei den Nephthyiden.

Eine andre Form ist der Gorgonidenhabitus, der angedeutet ist bei *Stereonephthya*, vollkommen entwickelt bei *Siphonogorgia*, und bei den beiden Gorgonidengruppen der Holaxonier und Scleraxonier. Auch hier liegen zweifellos Convergenzerscheinungen vor.

Eine Convergenzerscheinung andrer Art ist das Auftreten eines Dimorphismus der Polypen. Bei Cornulariden findet sich dieser Dimorphismus noch nicht, bei Xeniiden tritt er wohl in Erscheinung, aber nur bei einigen wenigen Formen. Neben den großen eigentlichen Polypen, den Autozooiden kommen zahlreiche kleine vor, die Siphonozooide, die sich schon äußerlich durch eine verschiedengradige Rückbildung der Tentakel von jungen Autozooiden unterscheiden und auch im inneren Bau Vereinfachungen zeigen. Man hat versucht diese Formen mit Dimorphismus zu einer eignen Gattung *Heteroxenia* zusammenzufassen, da aber das Auftreten der Siphonozooide so variabel ist, daß innerhalb derselben Art Exemplare mit und ohne Dimorphismus vorkommen, so kann der Dimorphismus hier als Gattungsmerkmal nicht in Betracht kommen.

Ähnliche Verhältnisse liegen bei der Gattung *Sinularia* vor, wo bei den einzelnen Arten die Siphonozooide in allen Graden der Rückbildung vorkommen, und bei einigen sogar völlig geschwunden sind. Konstanter in seinem Vorkommen ist der Dimorphismus der Polypen bei den Alcyonidengattungen *Anthomastus*, *Sarcophytum* und *Lobophytum*. Ob bei *Heliopora* beobachtete eigentümliche Bildungen als Siphonozooide anzusprechen sind, ist noch nicht ausgemacht. Beiläufig möchte ich noch bemerken, daß Dimorphismus auch bei den

meisten Pennatuliden vorkommt, während bei den Scleraxoniern nur *Corallium*, bei den Holaxoniern nur *Dasygorgia* Siphonozooide besitzt.

Über die Funktion der Siphonozooide stehen experimentelle Untersuchungen noch aus, sie sollen die Zufuhr und Circulation des Wassers in der Kolonie besorgen.

Mit dieser skizzenhaften Behandlung des reichen Stoffes muß ich mich im Rahmen dieses Vortrages begnügen, und habe es mir auch versagen müssen, eingehende Begründungen meiner Ansichten zu geben. Diese beruhen auf den Einzeluntersuchungen, welche ich in den letzten Jahren vorgenommen habe, und die mich zu recht erheblichen Änderungen des Systems veranlaßt haben. Ich muß daher auf meine Spezialarbeiten, die bereits erschienen sind oder in Kürze erscheinen werden, verweisen, insbesondere auf meine Bearbeitung der Alcyonaceen der deutschen Tiefseeexpedition.

Vortrag des Herrn Dr. Ulrich Gerhardt (Breslau):

Zur Morphologie des Wiederkäuerpenis.

(Mit 1 Textfigur.)

Seltsamerweise ist eine scheinbar sehr einfach zu beantwortende Frage, die den Bau des Penis der Wiederkäuer betrifft, heutzutage noch Gegenstand der Kontroverse. Es wird nämlich immer wieder die Frage erörtert, ob ihm eine wahre Glans zukomme. Die letzte Publikation auf diesem Gebiet, eine von Böhm unter Fleischmanns (4) Leitung ausgeführte Arbeit, ist durchaus nicht geeignet, diese Frage zu klären, sondern im Gegenteil, sie noch mehr zu verwirren. So dürfte es denn lohnen, das über diesen Gegenstand Bekannte zusammenzustellen und auf Grund eigner Untersuchungen nachzuprüfen.

In der deutschen vergleichend anatomischen Literatur findet man meist die Angabe, daß, wenigstens bei den wiederkäuenden Haustieren, zwei verschiedene, unvermittelt einander gegenüberstehende Formen des Penis vorkommen, der eine Typus findet sich bei Schaf und Ziege. Hier endet der Penis mit einem dicken, scharf abgesetzten, eichelartigen Wulst, der dorsal und etwas rechts gelegen ist. Links und ventral entspringt ein beim Schaf bis 4 cm langer, beim Ziegenbock kürzerer Fortsatz, der Processus urethralis, der von der Harnröhre durchzogen wird, die an seiner Spitze mündet. Die Einzelheiten des Reliefs der Penisspitze beim Schaf- und Ziegenbock sind bei Fleischmann (4) sehr gut beschrieben und abgebildet, von dem Penis des Widders finden sich ferner Abbildungen bei Haus-

mann (9), Ellenberger und Baum (2) (schlecht!), Marshall (12) und Nicolas (15). Während nun Marshall und Nicolas dem Penis des Schafbocks eine echte Eichel zuschreiben, stehen die deutschen Veterinäranatomen auf einem andern Standpunkt, sie erklären die distale Anschwellung des Penis nur für eine Hautwulstung.

Auch ich (8) habe mich seinerzeit dieser Ansicht angeschlossen. Auf die Auffassung Fleischmanns, die sich mit keiner der beiden angeführten deckt, werde ich noch besonders einzugehen haben. — Im Gegensatz zu dem Penis des Widders besitzt der des Stiers keinen freien Harnröhrenfortsatz. Nach den Abbildungen von Ellenberger und Baum (2), Marshall (12) und Garrod (5) würde sein distales Ende gleichmäßig stumpf konisch enden und die Harnröhre auf einer links ventral gelegenen kurzen Papille münden. Fleischmann gibt vom Stierpenis eine gute Abbildung und Beschreibung, aus denen ersichtlich ist, daß es sich bei Stier und Schafbock nicht um zwei unvermittelt einander gegenüberstehende Typen handelt, sondern daß der gleiche Bauplan in beiden deutlich erkennbar ist.

Um Übergänge aufzufinden, die die beiden erwähnten extremen Formen verbinden, ist es nötig, die wildlebenden Wiederkäuer mit in Betracht zu ziehen. Dies hat Garrod (5, 6) zum erstenmal zusammenfassend versucht, und außerdem verdanken wir den Untersuchungen Lönnbergs (10, 11) eine Bereicherung unsrer Kenntnisse nach dieser Richtung hin. Wir finden unter sehr verschiedenen Wiederkäuern den »ovinen« Typus mit asymmetrischer Penisspitze und einem linksständigen Processus urethralis. In Einzelheiten mannigfach modifiziert, findet sich dieser Typus bei *Moschus*, *Giraffa*, *Ovis*, *Capra*, sowie bei einer ganzen Reihe von Antilopen (*Cephalophus*, *Gazella*, *Cobus*, *Nannotragus*, *Addax*, *Antilope*, *Rupicapra*). Bei einer Anzahl andrer Antilopen aber (*Damalis*, *Boselaphus*, *Connochoetes*, *Oreas*) zeigt sich der Processus urethralis entweder sehr kurz oder sogar so stark rückgebildet, daß man von einer Papilla urethralis sprechen kann. Am weitesten geht diese Reduktion bei *Boselaphus tragocamelus*. In allen diesen Fällen ist aber die Asymmetrie der Penisspitze stark ausgebildet und immer die Harnröhrenmündung, ob auf einem Processus oder einer Papille gelegen, ventral links angebracht. Ganz besonders ausgeprägt ist die Asymmetrie und Drehung des Penisendes bei der Giraffe, besonders kompliziert ist seine Gestalt beim Schafbock, wo sich links, proximal von der terminalen Wulstung, noch eine rundliche, knollenförmige Hervorragung, das »Tuberculum« Fleischmanns, findet, das im Innern von spongiöser Substanz erfüllt ist. Die dorsale, rechtsgelegene Hautwulstung des Penis ist gewöhnlich bei Antilopen weniger dick als

bei *Ovis* und *Hircus*, aber immer deutlich vorhanden. Die Haut ist hier verdickt, weich, faltig und häufig pigmentiert.

Bei *Moschus moschiferus* ist, wie schon Pallas (16) festgestellt hat und Brandt und Ratzeburg (1), sowie Garrod (6) bestätigt haben, ein deutlicher linksseitiger Processus urethralis vorhanden. Das ist besonders auffallend, wenn wir erfahren, daß allen echten Cerviden ein Processus urethralis fehlt, und daß bei diesen Tieren die Harnröhrenmündung median und ventral, also vollständig symmetrisch gelegen ist. Garrod (5) bildet den Penis von *Cervus cashmeerianus*, *Cervus mexicanus* und *Capreolus capraea* ab. Mir lagen ein Penis eines Edelhirsches und zwei von Rehböcken vor. Beim Reh findet sich eine ganz kleine, median und ventral gelegene Urethralpapille, dorsal kann ich keine Aufwulstung der Haut oder überhaupt irgendwelche Verdickung des Penisendes finden. Bei *Cervus elaphus* und, nach Garrod, bei verschiedenen andern Hirscharten dagegen ist zwar die Papille ebenfalls median und ventral gelegen, aber die dorsale Haut des Penisendes ist außerordentlich stark gewulstet, so daß eine keulenförmige Anschwellung zustande kommt. Das verdickte Ende dieser Keule besitzt nur eine Grube, nach deren Centrum Hautfalten convergieren. Ventral von dieser Grube ragt die Urethralpapille mit ihrer außerordentlich kleinen Öffnung vor. Bei *Cervus mexicanus* würde der Penis, so weit sich dies aus Garrods Abbildung ersehen läßt, mit einer Spitze enden, die der Papille entspricht und gleichfalls median gelagert ist. Wir finden also bei den Hirschen, mit Ausnahme von *Moschus*, einen wesentlich andern dritten Typus des Penis unter den Wiederkäuern. Die auffallend weite Verbreitung des »ovinen« Typus hat bereits Lönnberg (11) und Marshall (12) zu der Annahme veranlaßt, daß der Processus urethralis eine alte charakteristische Eigenschaft des Wiederkäuerpenis darstelle, die in allen Fällen, wo sie sich nicht findet, sekundär verloren gegangen sei. Es schließt sich hier naturgemäß die Frage an, wie sich in dieser Beziehung die ältesten und primitivsten Wiederkäuer, die Traguliden, verhalten.

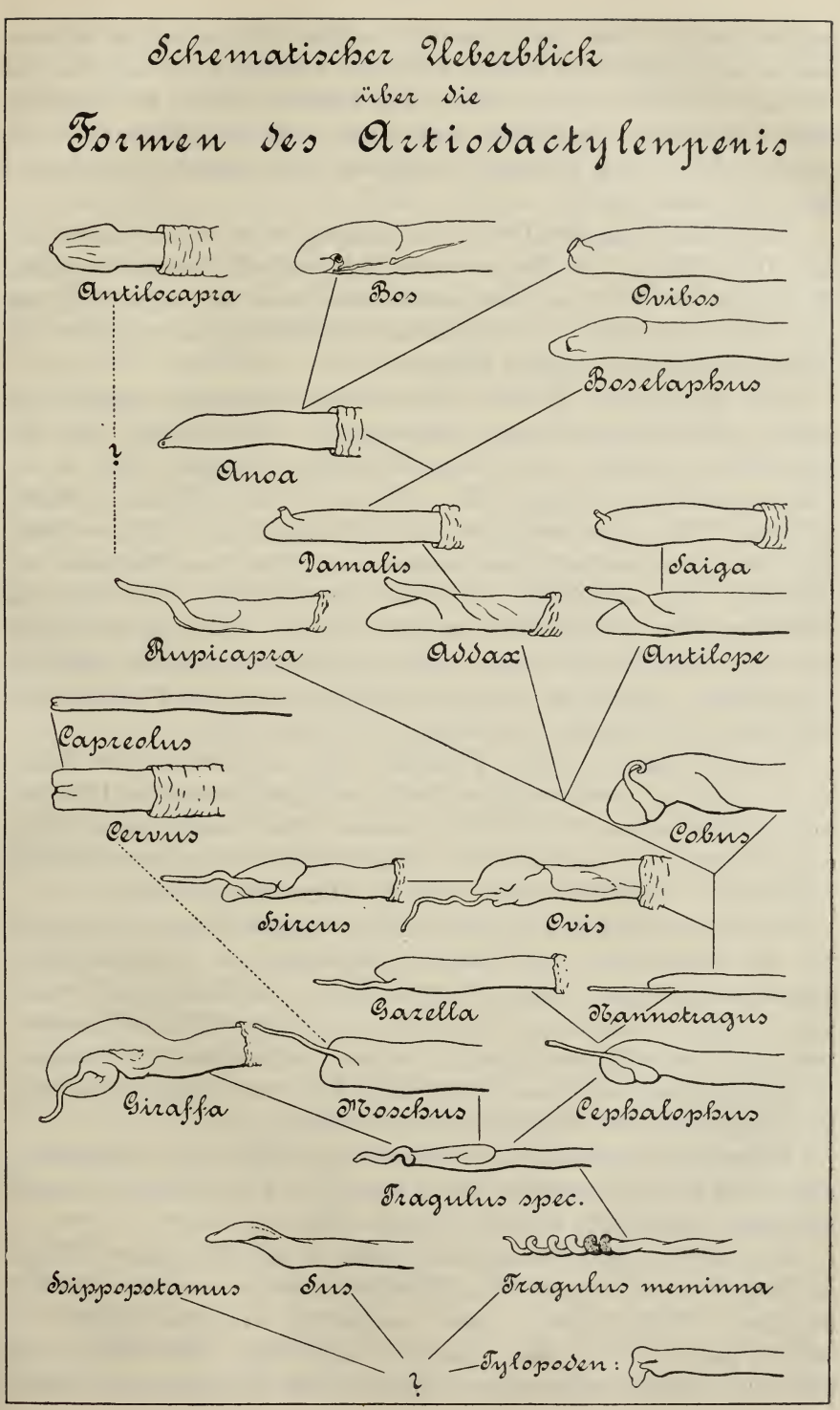
Lönnberg (11) hat zuerst den Penis einer nicht bestimmten *Tragulus*-Art abgebildet und beschrieben. Das distale Ende des Penis war schraubenförmig gewunden, in ähnlicher Weise wie beim Schwein. Doch bestand ein wesentlicher Unterschied zwischen dem Suidenpenis und dem von *Tragulus*: Bei diesem fand sich hinter dem gewundenen, distalen Abschnitt, der die Windungen beschreibt, eine polsterartige, dorsal rechts gelegene Verdickung, »cushion«, wie Lönnberg sie nennt, die offenbar durchaus identisch ist mit der oben beschriebenen Anschwellung, die den »ovinen« Typus kenn-

zeichnet. Es findet sich also hier eine Penisform, die in bemerkenswerter Weise Charaktere der Suiden mit denen typischer Wiederkäuer vereinigt, da schraubenförmige Drehung und dorsale, rechts gelegene Hautwulstung gemeinsam vorkommen.

Ich konnte das Urogenitalsystem eines im Breslauer zoologischen Garten gestorbenen Männchens von *Tragulus meminna* untersuchen und habe überraschenderweise einen wesentlich andern Befund angetroffen als Lönnberg in seinem Fall. Ich fand bei meinem Exemplar die Spitze der sehr dünnen Penis in fünf Schraubenwindungen aufgerollt, die eng hintereinander liegen. Die beiden proximalen Windungen zeichnen sich durch Pigmentierung aus, außerdem sind sie besonders eng aufgerollt. Selbst der Schaft des Penis ist, allerdings ganz locker, spiral gedreht. Die polsterartige Anschwellung an der Basis des gewundenen Teiles finde ich nicht, *Tragulus meminna* zeigt also nichts von dem »ovinen« Typus, sondern sein Penis besitzt ganz auffallend den Charakter des Suidenpenis, nur in ganz bedeutend verstärktem Maßstabe. Beim Schwein findet sich nämlich nur $1^1/_2$ Windung, und der Schaft des Penis ist gerade gestreckt. So hätten wir also bei den Nonruminantia unter den Artiodactylen (auch *Hippopotamus*, dessen Penis mir nicht vorliegt, besitzt nach Lönnberg [11] die Linksdrehung des Schweinspenis) und unter den niedrigsten Ruminantien bei *Tragulus meminna* denselben Typus des Penis, nur in verschiedenen Graden der Ausbildung. Lönnberg hat, wohl zweifellos mit Recht, den gewundenen Abschnitt des Penis von *Sus* dem Processus urethralis der Wiederkäuer mit »ovinem« Typus homologisiert. Sein Befund an *Tragulus*, verglichen mit dem meinen, scheint mir das deutlich zu zeigen. Wir müssen also annehmen, daß zunächst am Traguluspenis an den am meisten proximal gelegenen Windungen die Hautverdickung auftrat, die dorsal rechts gelegen ist, und die bei manchen höheren Wiederkäuern als »Eichel« imponiert. Verschiedene Gruppen der Wiederkäuer, die ältesten Cerviden (*Moschus*), denen sich vielleicht *Giraffa* anschließen würde, sowie die primitivsten Cavicornier (etwa *Cephalophus*) haben den alten Stammescharakter noch deutlich bewahrt, ebenso die höher spezialisierten Gruppen der Schafe und Ziegen. Unter der bunt zusammengesetzten Menge der Antilopen finden sich ausgesprochen rinderähnliche Formen, wie *Connochoetes*, *Bubalis, Orcas* und *Boselaphus*, bei denen sich auch, wie bei echten Boviden, eine Reduktion des Processus urethralis zeigt. Bei *Damalis* tritt eine Vorstufe dieser Reduktion auf, bei *Boselaphus* hat sie die größte Höhe erreicht, wobei aber die ursprüngliche, altererbte Asymmetrie der Penisspitze erhalten bleibt.

Die echten Boviden sind wohl an diese Gruppe von Antilopen

Schematischer Ueberblick über die Formen des Artiodactylenpenis



anzuschließen. *Anoa* zeigt nach Lönnberg (11) noch einen erkennbaren, wenn auch sehr kurzen Processus urethralis, der bei *Bos* und *Ovibos* zur Papille geworden ist. Von Interesse ist es, daß *Ovibos* in dieser Beziehung deutlichen Rinds- und nicht Schafcharakter aufweist, wie er nach Lönnbergs Angaben wohl überhaupt als echtes Rind zu betrachten ist.

Eine Abbildung des Penis von *Antilocapra americana* findet sich bei Murie (13), sie ist aber so undeutlich, daß aus ihr nur die starke Reduktion des Processus urethralis zu entnehmen ist, nicht aber, daß der Penis dem gleich zu besprechenden Cervidentypus angehört, wie Murie anzunehmen geneigt scheint.

Bei den höheren Formen der Cerviden sehen wir wieder eine andre Entwicklungsrichtung eingeschlagen. Hier findet sich der symmetrisch gebaute Penis ohne Processus urethralis, und es erscheint zunächst schwierig, ihn auf den »ovinen« Typus zurückzuführen. Wir werden uns aber, wie auch Lönnberg (11) hervorhebt, wohl doch dazu entschließen müssen, auf Grund des Befundes bei *Moschus*, wenn wir nicht, wie dies Garrod (6) will, diese Tierform überhaupt von den Hirschen trennen wollen. Bis jetzt muß aber wohl an der Verwandtschaft zwischen *Moschus* und den Hirschen festgehalten werden, so daß also die Symmetrie der Penispitze bei Cerviden als sekundär erworben zu betrachten wäre.

Die Tylopoden zeigen gleichfalls eine Asymmetrie der Penispitze, aber der gesamte Typus dürfte sich wohl schwer auf den der andern Wiederkäuer zurückführen lassen. Ein dorsaler, nach rechts rechtwinklig umgebogener Fortsatz überragt einen ventralen, geradeaus gerichteten. Zwischen beiden liegt die Harnröhrenmündung.

Wenn wir von dieser isolierten Form vorläufig absehen, so können wir die Penisformen der übrigen Ruminantien in bestimmten Zusammenhang bringen. Einen Versuch die bis jetzt bekannten Formen, soweit möglich, nach eignen Präparaten, sonst nach in den im Literaturverzeichnis angeführten Arbeiten bereits vorhandenen Abbildungen, in zusammenhängende, nach Möglichkeit historisch begründete Reihen zu bringen, soll die beigefügte Figur darstellen.

Einige der benutzten Abbildungen habe ich etwas abgeändert, andre, die ich wiedergegeben habe, wären der Verbesserung dringend bedürftig, sobald sich wieder geeignetes Material bietet.

Angesichts dieser Formenreihen dürfte es möglich sein, die Frage in Angriff zu nehmen, ob dem Wiederkäuerpenis eine echte Eichel zukommt. Vorher wird es aber zweckmäßig sein, den Begriff der »Glans penis« noch einmal scharf zu umgrenzen. Der Begriff der Glans ist zunächst rein morphologisch und aus der menschlichen

Anatomie entnommen. Der distale verdickte Teil des menschlichen Penis, der, wie die Eichel von der Cupula, vom Präputium halb verhüllt wird, wurde als Glans bezeichnet. Anatomisch entspricht dieser Verdickung eine Anschwellung des Corpus spongiosum. Bei den übrigen Primaten existiert diese Anschwellung des Harnröhrenschwellkörpers in ganz ähnlicher Form, die Umschlagstelle des Präputiums liegt aber bedeutend weiter proximal, so daß also im Präputialsack im Ruhezustand ein weit größerer Teil des Penis eingeschlossen ist als beim Menschen. Bei der großen Mehrzahl der Säugetiere nun ist einerseits die distale Anschwellung des Corpus spongiosum vorhanden, anderseits aber liegt die Umschlagstelle des Präputiums meist noch weiter zurück als bei den Affen. Es gibt allerdings auch Fälle, bei Formen mit besonders langem Penisknochen, wie z. B. bei *Canis* und den Pinnipediern, wo die Eichel der Pars libera penis entspricht und allein zur immissio in vaginam dient. Meist ist aber ein großer Teil des Penisschaftes mit im Präputialsack eingeschlossen, dessen Inhalt daher morphologisch je nach der Tierart sehr verschieden zu bewerten ist. Wollte man als Glans penis alles bezeichnen, was distal von der Umschlagsstelle des Präputiums gelegen ist, so würde man sehr verschiedene Dinge miteinander homologisieren. Befremdend ist daher eine Angabe bei Gegenbaur (7): »Der die Eichel bildende terminale Teil des Penis ist in seinem Aufbau wie in der Form überaus mannigfaltig. Das Corpus spongiosum besitzt an der Zusammensetzung des Organs verschiedenen Anteil. Sehr gering ist dieser bei den Ungulaten, da das Schwellgewebe des Urogenitalkanals hier mit einer dünnen Schicht ausläuft.« Hier werden also offenbar die Begriffe »Glans« und Pars libera penis identifiziert. Übrigens trifft die Gegenbaursche letzte Angabe nur für die Artiodactylen zu, bei den Perissodactylen ist die Glans, also die distale Verdickung des Corpus spongiosum, sogar ganz exzessiv entwickelt.

Diese mangelhafte Trennung zwischen den Begriffen Glans und Pars libera penis hat zu einer Unklarheit in der Terminologie geführt. Der Gegenbaurschen Auffassung lag offenbar die Beziehung auf menschliche Verhältnisse zugrunde, wo der Präputialsack von der Glans ausgefüllt wird. Aber das sind besondere Verhältnisse, die in dieser Form nur bei einem Penis pendulus möglich sind und tatsächlich auch nur noch bei Chiropteren vorkommen, die auch einen solchen besitzen. — Tullberg (20) und Fleischmann (4) gebrauchen den Ausdruck Glans statt Pars libera penis im Gegenbaurschen Sinn. So kommt es, daß Fleischmann die Kontroverse, ob der Schafbock eine Eichel besitzt, ganz anders auffaßt als Nicolas (15)

und die deutschen Veterinäranatomen, die lediglich über den Wert des vorderen Wulstes, den Fleischmann Galea glandis nennt, disputieren. Fleischmann ist daher im Irrtum, wenn er meint, sich Nicolas und Marshall anzuschließen, ebenso wie er meine Auffassung von der mangelnden Eichel des Schafpenis mißversteht, da er in beiden Fällen die gesamte Pars libera penis im Auge hat.

Die deutschen Veterinäranatomen und Max Weber (21) verstehen unter einer Eichel nur die distale Anschwellung des Corpus spongiosum. Diese Definition kann auch meines Erachtens aus den vorher angeführten Gründen als die einzig richtige, mit den maßgebenden morphologischen Faktoren rechnende, betrachtet werden.

Speziell unter den Wiederkäuern zeigen uns die niedrigsten Formen, die Traguliden, daß bei ihnen ebensowenig wie bei den Suiden von einer Glans die Rede sein kann. Die polsterförmige, dorsale Verdickung, die Lönnberg (11) für *Tragulus spec.* beschreibt, kann wohl auch unmöglich als wahre Eichel aufgefaßt werden, da sie weder distal gelegen ist, noch mit dem Corpus spongiosum zusammenhängt. Diese Anschwellung finden wir nun bei den meisten Wiederkäuern in gleicher Form, Lage und Hautbeschaffenheit wieder, und es kann kein Zweifel sein, daß es sich um ein überall homologes Gebilde handelt. Ist dies der Fall, so wird man auch die distal von ihm gelegene Partie überall als gleichwertig ansehen müssen. Lönnberg hat bereits betont, daß der gewundene Teil des Penis seiner Tragulusspecies sowohl dem distalen, gedrehten Penisabschnitt von *Sus*, wie auch dem Processus urethralis der Wiederkäuer mit »ovinem« Typus gleichzusetzen ist. Bei allen Formen ohne Processus urethralis müßten wir also einen Reduktionsvorgang annehmen. Dafür, daß beim Rind tatsächlich der Processus zur Papille reduziert worden ist, spricht der von Fleischmann (4) angegebene Befund, daß beim Rindsfötus ein Processus vorhanden ist, der später rückgebildet wird. Ich finde nicht nur bei Rindsföten, sondern auch noch bei Stierkälbern die Papilla urethralis beträchtlich stärker entwickelt als beim erwachsenen Tier. Daß ferner der Processus urethralis als ein reduzierter Penisabschnitt aufzufassen ist, der sich zum Penis etwa verhält, wie der Processus vermiformis zum Cöcum, dafür spricht die Tatsache, daß beim Widder von Marshall (12) fibröses Gewebe in ihm nachgewiesen worden ist, ein Befund, den ich nur bestätigen kann.

Die dorsale Wulstung des Penis verhält sich in ihrem feineren Aufbau nicht überall gleich. Beim Schafbock findet sich nur unmittelbar unter der Haut eine einfache Lage starker Gefäße, keine Lacunen oder Wundernetze. Die tiefer in der Umgebung des Corpus fibrosum gelegenen Schichten sind dagegen nur äußerst spärlich

vascularisiert. Bei *Boselaphus* dagegen, also bei einer viel stärker differenzierten Form, ist die Vascularisation des Peniswulstes viel ausgedehnter, obwohl man auch hier kaum von einem eigentlichen Schwellgewebe sprechen kann.

Die Frage, ob die Wiederkäuer eine Eichel besitzen, wird also dahin zu beantworten sein, daß eine Glans im strengen Sinne des Wortes nicht existiert. Das, was bei vielen Formen den Eindruck einer Eichel macht, ist vielmehr ein ursprünglich mehr proximal gelegener Hautwulst. Dadurch, daß der distal von ihm gelegene Penisabschnitt reduziert wird, oder im Wachstum stehen bleibt, kommt diese Anschwellung mehr und mehr an die Spitze des Penis zu liegen und übernimmt daher physiologisch die Funktion einer Glans, der sie sich in Fällen von vollständigem Fortfall des Processus (*Boselaphus*) auch morphologisch insofern nähert, als sie stärker vascularisiert wird. Es kommt also bei den Wiederkäuern höchstens eine Art von sekundärer Glans vor, während der Typus des Penis primär eichellos ist.

Die Entstehung accessorischer glansartiger Bildungen am freien Ende des Penis ist ein nicht ganz seltenes Vorkommnis bei Säugetieren. Der überzählige Schwellkörper des Bulbus glandis bei den Caniden dürfte wohl hierher gehören, ferner haben Ercolani (3) und Rauther (17) nachgewiesen, daß bei Fledermäusen accessorisches Schwellgewebe in der Haut des Präputiums auftritt, und auch bei *Dasypus* finden sich accessorische cavernöse Partien des subcutanen Gewebes. Es sind daher zwei Möglichkeiten der Entstehung einer Glans penis denkbar: es kann vom Corpus spongiosum aus centrifugal eine Verdickung auswachsen, oder es kann subcutanes Schwellgewebe centripetal mit dem Corpus spongiosum in Verbindung treten. Bei den Wiederkäuern ist dieser zweite Vorgang in einigen Fällen angebahnt, aber es fehlt noch der Zusammenhang mit dem Corpus spongiosum selbst. Als Rest der altererbten Torsion der Penisspitze wird bei allen Cavicorniern bis zu den höchst spezialisierten Formen deren Asymmetrie beibehalten. Bei den Cerviden ist diese Spitze symmetrisch ohne stärkere Vascularisation der hier vollkommen terminal gelegenen Hautanschwellung.

Zu bedenken ist auch noch, daß wir auch Fälle von Reduktion der Glans kennen, wie bei den Feliden, bei denen fast nur noch der Penisknochen Zeugnis von der früheren Anwesenheit einer gut ausgebildeten Glans ablegt. Für die Wiederkäuer dürfen wir aber einen solchen Reduktionsprozeß mit Sicherheit ausschließen, wie aus dem gänzlichen Fehlen der Glans bei den niedrigsten und ältesten Formen hervorgeht.

Der Penis der Wiederkäuer und der Artiodactylen überhaupt läßt sich in seinem ganzen Aufbau nur noch mit dem der Cetaceen vergleichen. In beiden Fällen haben wir die S-förmige Krümmung des Schaftes, das Fehlen eines Septums, die Anwesenheit von Retractoren und den bei den Cetaceen nach M. Weber (21) wenigstens fast vollständigen Mangel einer eigentlichen Glans. Von Interesse scheint mir auch zu sein, daß die Endigung des Corpus fibrosum der Wale eine Asymmetrie aufweist. Es ist wohl als wahrscheinlich zu betrachten, daß diese Übereinstimmung in mehreren wesentlichen Charakteren nicht auf bloßem Zufall, sondern auf einer alten Stammesverwandtschaft beruht. Sonst steht der Penis der Wiederkäuer ziemlich isoliert da und bildet einen wohlumschriebenen Typus. Dem großen Artenreichtum der Ruminantien entspricht auch eine große Mannigfaltigkeit der Penisform, aus der sich trotzdem einheitliche Reihen erkennen lassen.

Schließlich möchte ich noch kurz darauf hinweisen, daß nach Marshall (12) beim Schafbock der Processus urethralis einem wichtigen physiologischen Zweck dienen soll, nämlich dem, das Sperma an den Ort seiner Bestimmung zu leiten. Schafböcke, denen der Processus amputiert wurde, sollen unfruchtbar werden. Ich habe früher (8) die Frage schon erörtert, ob der Processus mit einiger Wahrscheinlichkeit in das Os uteri eindringt oder nicht, sie verneint und dabei auf die Betrachtungen von Schmaltz (19) hingewiesen. Ich glaube, daß die Marshallsche Angabe dringend der Bestätigung bedarf.

Diese Untersuchungen wurden größtenteils an Material aus dem Zoologischen Institut der Universität Breslau angestellt. Dank schulde ich Herrn Professor Dr. Heck und Herrn Dr. Heinroth für gütige Unterstützung mit Material aus dem Berliner Zoologischen Garten.

Literatur.

1) Brandt u. Ratzeburg, Medizinische Zoologie. Berlin 1829.
2) Ellenberger u. Baum, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 9. Aufl. Berlin 1900.
3) Ercolani, G. B., Dei tessuti e degli organi erettili. Memorie dell' accad. dei scienze dell' istituto di Bologna. Ser. II. Tom. VIII. p. 281. 1868.
4) Fleischmann, A., Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten. 2. Forts. Morphol. Jahrb. Bd. 34. S. 245.
5) Garrod, A. H., Notes on the visceral anatomy and osteology of Ruminants. Proceedings Zool. Soc. London. 1877. p. 2.
6) —— Notes on the anatomy of the musk-deer (*Moschus moschiferus*). Ibid. p. 287.
7) Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. II. Bd. Leipzig 1901.
8) Gerhardt, U., Morphologische und biologische Studien über die Copulationsorgane der Säugetiere. Jen. Zeitschr. Bd. 39. 1904. S. 43.

9) Hausmann, U. F., Über die Zeugung und Entstehung des wahren weiblichen Eies. Hannover 1840.
10) Lönnberg, E., On the soft anatomy of the musk-ox (*Ovibos moschatus*). Proceed. Zool. Soc. London. 1900. p. 142.
11) —— Material for the study of Ruminants. Roy. Soc. of Sciences Upsala. 1903.
12) Marshall, F. H. A., The copulatory organ of the sheep. Anat. Anz. Bd. 20. 1901. p. 261.
13) Murie, J., Notes on the anatomy of the Prongbuck (*Antilocapra americana*). Proceed. Zool. Soc. London. 1870. p. 334.
14) —— On the Saiga antelope (*Saiga tartarica* Pall.). Ibid. p. 451.
15) Nicolas, A., Sur l'appareil copulateur du bélier. Journ. de l'anat. et de la physiol. 1887. p. 584.
16) Pallas, P. S., Spicilegia zoologica. Fasc. XII et XIII (Tab. III et VI). Berol. 1779.
17) Rauther, M., Bemerkungen über den Genitalapparat und die Analdrüsen der Chiropteren. Anat. Anz. Bd. 23. 1903. S. 508.
18) Retterer, E., Note sur la valeur morphologique du gland des mammifères. Mém. de la Soc. de Biol. 1890. (Mir nicht zugänglich.)
19) Schmaltz, R., Das Geschlechtsleben der Haussäugetiere. I. Teil zu Harms, Tierärztliche Geburtshilfe. Berlin 1899.
20) Tullberg, T., Über das System der Nagetiere. Upsala 1899.
21) Weber, M., Studien über Säugetiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen. Jena 1886.

Der Herr Vorsitzende gibt bekannt, daß die Direktoren des Anatomischen und Geologisch-Paläontologischen Instituts diese neu erbauten, bzw. neu eingerichteten Institute zur Besichtigung offenhalten. Beide Institute wurden im Verlauf der Versammlung von einer Anzahl Mitgliedern der Gesellschaft besichtigt.

Vierte Sitzung.

Mittwoch den 6. Juni nachmittags 3—5 Uhr.

In dem von Herrn Prof. Schenck freundlichst zur Verfügung gestellten Hörsaal des Physiologischen Instituts fand zunächst statt der von Lichtbildern begleitete

Vortrag des Herrn Dr. R. Hartmeyer (Berlin):

Vorläufiger Bericht über die im Jahre 1905 zusammen mit Herrn Dr. Michaelsen ausgeführte Hamburger südwestaustralische Forschungsreise (mit Lichtbildern).

(Manuskript nicht eingegangen.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: 16

Autor(en)/Author(s):

Artikel/Article: Dritte Sitzung 88-159