

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Teilnehmer	5
Tagesordnung	6

Erste Sitzung.

Eröffnung der Versammlung	8
Begrüßungsreden	8
V. Haecker: Geschichte des Stuttgarter Zoologischen Instituts	10
Geschäftsbericht des Schriftführers	13
Wahl der Revisoren	21
F. Zschokke (Basel): Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit. (Mit Tafel I u. II.)	21
Geschäftliche Mitteilungen	78

Zweite Sitzung.

Wahl des nächstjährigen Versammlungsortes	78
Beratung über die Ausübung der Vorstandswahl	78
Antrag Doflein (Dr. Stromer-München) auf Gründung von Stationen zum Schutz der Menschenaffen	80
Bericht des Herausgebers des »Tierreiches«, Prof. F. E. Schulze (Berlin)	81
J. Meisenheimer (Marburg): Über den Zusammenhang von Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei den Arthropoden. (Mit 2 Figuren im Text.)	84
C. Hennings (Karlsruhe): Zur Biologie der Ipiden	96
H. Spemann (Würzburg): Neue Versuche zur Entwicklung des Wirbeltierauges	101
V. Haecker (Stuttgart): Bemerkungen zu den Demonstrationen von H. Mat-scheck und J. Schiller: Über die »Vierergruppen« der Copepoden unter natürlichen und künstlichen Bedingungen. (Mit 10 Figuren im Text.)	110
O. Maas (München): Über den Bau des Meduseneis. (Mit 7 Figuren im Text.)	114
E. Wolf (Frankfurt a. M.): Die geographische Verbreitung der Phyllopoden, mit besonderer Berücksichtigung Deutschlands	129

Dritte Sitzung.

H. Simroth (Leipzig): Über den Einfluß der letzten Sonnenfleckenperiode auf die Tierwelt	140
K. Künkel (Ettlingen): Vermehrung und Lebensdauer der Nacktschnecken	153
E. Link (Tübingen): Über die Stirn- und Augenaugen der Orthopteren. (Mit 2 Figuren im Text.)	161
V. Franz (Helgoland): Der Fächer im Auge der Vögel.	167
Demonstrationen	171

Vierte Sitzung.

	Seite
O. Nüsslin (Karlsruhe): Die Larven der Gattung <i>Coregonus</i> , ihre Beziehungen zur Biologie, und ihre systematische Behandlung. (Mit 17 Figuren im Text.)	172
V. Haecker (Stuttgart): Über Axolotlkreuzungen. II. Mitteilung. (Zur Kenntnis des partiellen Albinismus). (Mit 2 Figuren im Text.)	194
O. Nüsslin (Karlsruhe): Zur Biologie der <i>Chermes piceae</i> Ratz. (Mit 4 Figuren im Text.)	205
E. Knoche (Stuttgart): Über Insektenovarien unter natürlichen und künstlichen Bedingungen	224
Klunzinger (Stuttgart): Über neue Funde von schwarzen Grasfröschen. (Mit 1 Figur im Text.)	230
R. Woltereck (Leipzig): Über natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden. (Mit 1 Figur im Text.)	234
F. Baltzer (Würzburg): Über die Größe und Form der Chromosomen bei Seeigeleiern	240
Klunzinger (Stuttgart): Die Trommelsucht der Kropffelchen oder Kilchen (<i>Coregonus acronius</i> Rapp)	241
Demonstrationen	242
Schluß der Versammlung	243

Anhang.

Verzeichnis der Mitglieder	244
--------------------------------------	-----

Herr HAECKER machte eine Reihe geschäftlicher, auf den Verlauf der Versammlung bezüglicher Mitteilungen und bot den Versammelten einen von der Stadt in freundlicher Weise zur Verfügung gestellten Führer von Stuttgart an, wofür der Herr Vorsitzende dem anwesenden Herrn Stadtvertreter den besonderen Dank der Versammlung aussprach.

Die Herren LAMPERT und FRAAS (Stuttgart) gaben orientierende Erläuterungen über die Einrichtung des zoologischen und paläontologischen Museums, deren reiche Schätze dann am Nachmittag von 3—6 Uhr von den Mitgliedern der Gesellschaft unter Führung der genannten beiden Herren besichtigt wurden.

Zweite Sitzung.

Mittwoch, den 10. Juni 9—1 Uhr.

Der Herr Vorsitzende stellte den nächstjährigen Versammlungsort zur Wahl. Einladungen liegen vor von Frankfurt, Greifswald und Basel. Für Freiburg mußte die schon im vergangenen Jahr ergangene Einladung aus äußeren Gründen zurückgezogen werden und Herr Prof. ZSCHOKKE (Basel) verzichtete schon vor der Versammlung zu gunsten der früher ergangenen Einladungen, sprach jedoch die Erwartung aus, daß die D. Zool. Ges. in einem späteren Jahr und hoffentlich recht bald Basel als Versammlungsort wählen möchte. Als nächstjähriger Versammlungsort wurde Frankfurt a/M. gewählt, nachdem Herr F. WINTER die Einladung mündlich wiederholt hatte. Herr WINTER sprach dann auch, wie gleich hier erwähnt werden soll, gegen Ende der Sitzung den Dank der Frankfurter Zoologen für die Wahl von Frankfurt aus und lud zu recht zahlreichem Besuch der nächstjährigen Versammlung ein. Der Herr Vorsitzende gab nochmals den Dank der Gesellschaft für die an sie ergangenen freundlichen Einladungen, sowie der Hoffnung Ausdruck, daß auch diejenigen Orte bald Berücksichtigung finden können, bei denen es bis jetzt nicht möglich war.

Im Anschluß hieran stellte Herr R. HERTWIG (München) den Antrag, bei Gelegenheit derjenigen Versammlung, welche der statuten-gemäßen Vorstandswahl vorausgeht, eine orientierende Vorwahl abzuhalten. Dadurch soll die bei dem bestehenden Wahlmodus stets eintretende starke Stimmenzersplitterung möglichst vermieden und eine Orientierung über die bei der endgültigen Wahl in den Vorstand zu wählenden Mitglieder gegeben werden.

Herr SPENGLER (Gießen) schlägt vor, den Wahlmodus dahin zu ändern, daß der Vorsitzende als solcher und nicht nach der Majorität der für die einzelnen Vorstandsmitglieder abgegebenen Stimmzahl gewählt werde.

Herr HERTWIG weist darauf hin, daß dafür eine Änderung der Statuten nötig sein würde, die im Ganzen nicht erwünscht wäre. Herr HERTWIG möchte bei dieser Gelegenheit den Wegfall des überflüssig zeitraubenden und kostspieligen notariellen Aktes der Wahlfeststellung anregen.

Herr KORSCHULT (Marburg) schließt sich in letzter Hinsicht dem Herrn Vorredner an und schlägt vor, daß die Feststellung des Wahlergebnisses durch den Vorsitzenden unter Hinzuziehung eines oder auch einiger ortsansässiger Mitglieder geschehen möge. — Bezüglich der Wahl des Vorsitzenden ist er für Beibehaltung des bestehenden Wahlmodus, den er für ausreichend hält und der sich bisher bewährt hat.

Herr HERTWIG neigt mehr einer besonderen Wahl des Vorsitzenden zu.

Der Antrag HERTWIG auf Einführung einer Vorwahl zur Feststellung der zu wählenden Vorstandsmitglieder wird von der Versammlung (durch Abstimmung) angenommen.

Herr HESSE (Tübingen) regt die Wahl einer besonderen Kommission an, welche die künftige Einrichtung der Vorstandswahl zu beraten und geeignete Vorschläge wegen ihrer Abänderung zu machen hätte.

Herr KORSCHULT macht auf die Schwierigkeiten aufmerksam, welche der Zusammentritt einer Kommission bietet und welche zu der Bedeutung der zu beratenden Angelegenheit in keinem rechten Verhältnis stehen. Er schlägt vor, dem Vorstand die Vorberatung der Angelegenheit zu überlassen.

Herr BÜTSCHLI (Heidelberg) macht den Vorschlag, zur Bildung dieser Kommission den Vorstand durch Hinzuwahl einiger Mitglieder der Gesellschaft auf 6—8 zu verstärken.

Der Antrag auf Bildung einer Kommission zur Beratung der Änderung des Wahlmodus wird von der Versammlung abgelehnt. Die Angelegenheit soll vom Vorstand beraten und bis zur nächsten Versammlung vorbereitet werden. Auf Anregung des Herrn Vorsitzenden wird beschlossen, daß dahingehende Vorschläge von Mitgliedern der Gesellschaft bis spätestens zum 1. November d. J. dem Schriftführer mitgeteilt werden sollen.

Da die event. Abänderung des Wahlmodus nicht Gegenstand der Tagesordnung der diesjährigen Versammlung ist, wird von der Ver-

sammlung auf weitere Anregung des Herrn Vorsitzenden nur vorläufig beschlossen, daß

1. der notarielle Akt künftighin bei der Wahlhandlung in Wegfall kommen soll (einstimmig angenommen),
2. der Vorsitzende als solcher besonders gewählt werden soll (mit erheblicher Majorität angenommen).

Darauf bezügliche Vorschläge sind bis zu dem obengenannten Termin an den Schriftführer zu richten.

Der Herr Vorsitzende weist auf Wunsch der Herren Dr. WUNDERLICH und Dr. O. JANSON (Köln) auf den Besuch der diesjährigen Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Köln hin und fordert zur Beteiligung an Vorträgen und Demonstrationen der zoologischen Sektion auf.

Auf Wunsch des Herrn Dr. WANDOLLEK (Dresden) macht Herr HAECKER auf die wissenschaftliche Abteilung der im Jahre 1909 in Dresden stattfindenden internationalen photographischen Ausstellung aufmerksam und legt darauf bezügliche Broschüren zur Benutzung aus.

Herr DOFLEIN (München): Antrag auf Einleitung einer Bewegung zum Schutz der Menschenaffen.

Einer Aufforderung von Herrn Prof. STROMER VON REICHENBACH folgend, beantrage ich, daß die D. Z. G. bei der Reichsregierung beantragt, daß

1. in den deutschen Kolonien das Abschießen von Menschenaffen verboten und Vorsorge für deren Hegung getroffen werde,
2. im Zusammenhang damit womöglich in Kamerun ein Wildreservat für Urwaldtiere geschaffen werde,
3. in diesem Reservat eine zoologische Tropenstation mit zoologischem Garten gegründet werde, zur Hegung und Züchtung von Menschenaffen und anderen Urwaldtieren, Süßwassertieren der Tropen usw. nicht nur aus den deutschen Kolonien, sondern auch aus anderen Tropengebieten, sowie zum Studium der Schädlinge, Krankheitserreger usw. der Tropen.

Herr WOLTERECK (Leipzig) bemerkt dazu ad 3., daß bereits ein Plan des Kartells der Akademien bestehe und dem Reichskanzler unterbreitet sei, in Ostafrika eine biologische Station am Meere zu errichten und daß der Gedanke naheliege, diese Station mit einer (vielleicht transportablen) Süßwasserstation zur Erforschung der Seen in Verbindung zu setzen. Es dürfte sich empfehlen, um eine Zersplitterung der Kräfte zu vermeiden, Fühlung mit dem Akademienkartell

zu suchen. Andererseits sei es notwendig, sich mit der Biolog. Station in Amani (Geh. Reg.-R. STUHLMANN) ins Einvernehmen zu setzen.

Hierauf verliert der Schriftführer in Vertretung des leider verhinderten Verfassers den

Bericht des Herausgebers des »Tierreichs«,
Herrn Prof. F. E. SCHULZE (Berlin).

In meinen letzten Berichten über die Fortschritte des »Tierreichs« habe ich schon darauf hingewiesen, daß das Arbeitsprogramm durch die Inangriffnahme eines Nomenklators der Gattungen und Untergattungen erweitert worden ist. Die Sorge für dieses zweite Unternehmen, das schon seit drei Jahren die verfügbaren Kräfte und Mittel in erheblichem Maße beansprucht, ist Ursache, daß die Herausgabe des »Tierreichs« eine Verzögerung erfahren hat, die zwar an und für sich sehr bedauerlich ist, aber kaum umgangen werden kann, wenn eine nicht gering zu schätzende Aufgabe des »Tierreichs« künftighin erfolgreich durchgeführt werden soll. Da das angefangene Unternehmen zunächst als Hemmnis für den Fortgang des »Tierreichs« von einschneidender Bedeutung geworden ist, aber auch weil die Fortschritte, die es bisher gemacht hat, einen Abschluß in nicht allzuweiter Frist erwarten lassen, erlaube ich mir heute über dieses Unternehmen etwas ausführlicher zu berichten.

Es bedarf wohl keiner weiteren Erörterung, daß eine Liste aller wissenschaftlichen Namen, die für Gattungen und Untergattungen in der Zoologie angewandt worden sind, zu den dringlichsten Bedürfnissen der heutigen Systematik gehört, wenn diese den Anforderungen der internationalen Abmachungen über die Namengebung der Gattungen und Arten gerecht werden will. Ich erinnere daran, daß die letzte zusammenfassende Liste solcher Art, welche die Literatur bis zum Jahre 1879 berücksichtigt, von SCUDDER vor 26 Jahren herausgegeben wurde. Als wichtige Ergänzung zu SCUDDERS »Nomenclator zoologicus« ist der »Index zoologicus« von C. O. WATERHOUSE zu bewerten, der die Namen, welche die Register des Zoological Record für die Jahre 1880 bis 1900 bringen, zusammengestellt und eine Anzahl Namen hinzugefügt hat, die von SCUDDER und den Registern des Zool. Record nicht aufgenommen worden waren. Es wäre gewiß schon eine dankenswerte Aufgabe, diese beiden nomenklatorischen Werke, nämlich SCUDDERS Liste, die etwa 60,000 generische Namen enthalten mag, und WATERHOUSES »Index« mit seinen 40,000 Namen, zu einer Liste zu vereinigen und durch die Namen, die seit 1900 im Zool. Record registriert worden sind, bis auf die jüngste Zeit zu vervollständigen. Dem Systematiker läge dann eine einzige Liste vor, die um so mehr

zu schätzen wäre, als SCUDDERS Werk im Buchhandel kaum mehr erhältlich ist. Allein eine solche, verhältnismäßig leicht zu bewirkende Zusammenstellung der Gattungsnamen würde dem Bedürfnisse des heutigen Systematikers in einigen sehr wichtigen Punkten durchaus nicht entsprechen. Die Ursache dafür würde vor allem darin liegen, daß die Anwendung des Prioritätsgesetzes seit dem Erscheinen der älteren nomenklatorischen Werke von AGASSIZ, MARSCHALL und SCUDDER eine viel präzisere geworden ist. Die Anforderungen, denen man bei der Zusammenstellung einer neuen Liste gerecht werden müßte, sind sogar recht weitgehende. Die Hinweise der genannten älteren Autoren auf Veröffentlichungen, die vor dem Jahre 1758 erfolgten oder die Grundsätze der LINNÉschen Nomenklatur nicht anwandten, müßten geprüft und erforderlichen Falls durch zutreffende ersetzt werden. Ferner wäre es ein Erfordernis, daß die aus jüngerer Zeit stammenden, leider nicht zahlreichen nomenklatorischen Werke, die sich auf einzelne Gruppen beschränken, berücksichtigt würden, um der erwünschten Vollständigkeit der Liste näher zu kommen. Solche weitere Vergleichen decken aber eine überraschend große Menge von grundsätzlichen Unstimmigkeiten auf, deren Bewältigung infolge der noch immer bestehenden Unvollkommenheit unserer nomenklatorischen Bestimmungen eine recht schwierige Aufgabe darstellt. Daß bei einer neuen Zusammenstellung der Namen technische Fehler, die in den bisherigen Listen recht störend waren, vermieden werden müßten, erscheint selbstverständlich. Bezüglich der Fehler solcher Art, wie sie SCUDDERS Nomenklator zeigt, verweise ich auf die sehr zutreffende Kritik von A. C. OUDEMANS im Zool. Anzeiger vom Jahre 1885 (v. 8 p. 744). Zu den technischen Fehlern wäre es auch zu rechnen, daß der Index von Waterhouse auf den Zool. Record durch Angabe des Berichtsjahres verweist, anstatt die Bandzahl des Record und das Jahr der Veröffentlichung des betreffenden Namens anzugeben.

Aus der Ausmerzung der Fehler grundsätzlicher Natur, von denen ich nur einige heraushob, würde schon eine recht erhebliche Arbeitslast erwachsen, jedoch würde diese weit übertroffen von der mühevollen und zeitraubenden Arbeit, die eine Kritik der Einzelheiten verursacht. Es ist äußerst bedauerlich, daß durch kritiklose Kompilation ohne Prüfung der Originalstellen eine Unsumme von Fehlern in die Listen der registrierten Namen eingeschmuggelt und so ein Ballast geschaffen wurde, dessen man sich schwer entledigen können wird. Dazu kommt noch, daß Tausende von Namen bisher ohne ausreichenden direkten Hinweis auf die betreffende Veröffentlichung oder sogar ohne jede weitere Angaben registriert wurden. Es er-

gibt sich demnach aus Allem, daß die Neubearbeitung eines Nomenklators der Gattungen vor einer Aufgabe steht, deren Bewältigung nur in Etappen zu erreichen ist.

Unter Berücksichtigung aller Umstände, insbesondere der großen Dringlichkeit einer neuen umfassenden Liste wurde daher für diese ein Programm festgesetzt, dessen Durchführung in absehbarer, verhältnismäßig kurzer Frist möglich ist. Nach diesem Plan wird jeder Name nur mit einem gekürzten Hinweis auf seine erste Veröffentlichung gebracht, so wie es SCUDDER in seinem »Universal Index« getan hat. Dieser Hinweis besteht aus dem Familiennamen des Autors, der Jahreszahl, der übergeordneten Gruppe (Ordnung, Klasse oder Stamm) und einer oder mehreren Chiffren, welche diejenigen nomenklatorischen Werke bezeichnen, aus denen die weiteren Angaben über die Veröffentlichung, zu ersehen sind. Es erschien zweckmäßig, die von SCUDDER gebrauchten Chiffren für die Nomenklatoren von AGASSIZ, und MARSCHALL, für den Zool. Record und SCUDDERS »Suppl. List« beizubehalten. Bei der Wahl weiterer Belegstellen schien eine gewisse Einschränkung geboten. Es wurden demnach von den seither erschienenen nomenklatorisch bedeutsamen Werken als Belegstellen gewählt: der Zool. Anzeiger, der Index zool. von C. O. WATERHOUSE, der Index animalium von SHERBORN, der Index Gen. Mammalium von PALMER, der Index Gen. Avium von F. H. WATERHOUSE mit dem Nachtrag von RICHMOND, der Index of Foraminifera von SHERBORN. Als wichtigste Grundsätze wurden folgende festgesetzt: die in den angeführten nomenklatorischen Werken registrierten Namen sind sämtlich aufzunehmen; zu jedem Namen treten die Chiffren aller auf ihn bezüglichen Belegstellen, soweit diese unmittelbar Auskunft geben. Chiffren derjenigen Belegstellen, die nicht über die erste, sondern eine spätere Veröffentlichung Auskunft erteilen, werden durch den Druck unterschieden: Die Chiffer fällt weg, wenn die Unrichtigkeit der Angaben der Belegstelle nachgewiesen wird. Unstimmigkeiten der Belegstellen sind nach Möglichkeit aufzuklären. Möglichst weitgehende Vollständigkeit ist durch Kontrolle wichtiger systematischer Werke anzustreben. Besonders hervorzuheben wäre noch, daß eine umfassende Liste solcher Art nur die nomenklatorische Einführung berücksichtigen kann, nicht aber die Übertragung von Namen, da die Darstellung einer Geschichte der Gattungen und ihrer Namen dem Fachmann für ein Spezialwerk überlassen werden muß.

Auf diese, wie ich glaube, vorläufig im wesentlichsten gekennzeichnete Art kann eine Liste geschaffen werden, die dem dringlichsten Bedürfnisse einigermaßen entspricht und noch eine handliche Form behält. Es ist nämlich zu berücksichtigen, daß die seit 1758,

dem Erscheinen der 10. Ausgabe von LINNÉ'S *Systema naturae*, bis zum Jahre 1907, also in einem Zeitraum von 150 Jahren eingeführten Gattungsnamen auf 120 000 bis 140,000 zu schätzen sind, und daß ihre Liste in der angegebenen kurzen Anführung bei übersichtlicher Druckanordnung einen stattlichen Band von etwa 80 Bogen bilden dürfte. Nach dem Vorbild von SCUDDERS Nomenklator wird auch diese Gesamtliste einer Ergänzungsliste bedürfen, d. h. eines Verzeichnisses, welches als Belegstelle für diejenigen Namen dient, für welche die anderen, oben erwähnten Belegstellen nicht herangezogen werden können. Diese Ergänzungsliste wird nach dem Muster des »Nomenclator generum et subgenerum« ausgeführt, der seit mehreren Jahren die Lieferungen des »Tierreichs« begleitet. Der Abschluß beider Listen ist für das nächste Jahr geplant, sodaß die Drucklegung im Jahre 1910 in Angriff genommen werden dürfte.

Der Vorsitzende spricht namens der Versammlung dem Herrn Prof. F. E. SCHULZE als dem Herausgeber des »Tierreichs« für den der Gesellschaft erstatteten Bericht den besten Dank aus.

Vortrag des Herrn JOHANNES MEISENHEIMER (Marburg):

Über den Zusammenhang von Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei den Arthropoden.

(Mit 2 Figuren im Text.)

Als ich vergangenes Jahr an die Experimente herantrat, über welche ich hier in ihren Ergebnissen und Folgerungen berichten will, war in mir die Überzeugung vorherrschend, daß sich ein Abhängigkeitsverhältnis der sekundären Geschlechtscharaktere von den primären Geschlechtsdrüsen nachweisen lassen müsse, wenn man nur genügend stark in den Organismus eingriffe, wenn man experimentell Geschlechtsdrüsen und sekundäre Merkmale in einen möglichst schroffen Gegensatz zu ihrem ursprünglichen gegenseitigen Verhältnis setze.

Eine erste Möglichkeit hierzu bietet die Kastration, wo also eine der beiden Gruppen, die Geschlechtsdrüse, entfernt wird. Für die Arthropoden, welche uns hier ausschließlich beschäftigen sollen, lagen von experimentellen Untersuchungen bisher nur die Kastrationsversuche von OUDEMANS (1899) an *Ocneria dispar* und von KELLOGG (1904) an *Bombyx mori* vor. Sie ergaben übereinstimmend die völlige Wirkungslosigkeit der Kastration auf die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale, obwohl deren Differenzierung sich im wesentlichen erst nach der Vornahme der Operation vollzog. Ich selbst stellte eine sorgfältige Nachprüfung an, indem ich — zunächst

gleichfalls an *Ocneria (Lymantria) dispar* — systematisch auf der dritten, vierten und fünften Raupenperiode die Kastration an beiden Geschlechtern ausführte, mit dem Ergebnisse, daß ursprüngliches Männchen ein Männchen, Weibchen ein Weibchen blieb. Außer an *Ocneria dispar* operierte ich namentlich noch mit Erfolg an *Orygia*-Arten, wo der Geschlechtsdimorphismus infolge der verkümmerten Flügel der Weibchen besonders stark ausgeprägt ist, der Erfolg war der gleiche. Die Kastration auf den jüngsten Stadien bereits vorzunehmen, ließ die von mir angewandte Operationsmethode vermittelt Scheere und Pinzette nicht zu, indessen hoffe ich in diesem Jahre, wo ich die kaustische Methode gebrauchte, schon an kaum ausgeschlüpften Räupecn die Kastration mit Erfolg durchgeführt zu haben und so eine wünschenswerte Ergänzung meiner vorjährigen Erfolge bieten zu können.

Zu den primären Geschlechtscharakteren zählen wir außer den Geschlechtsdrüsen auch noch die inneren Anhangsdrüsen und Ausführungsgänge. Ihr Einfluß auf die sekundären Geschlechtscharaktere war nun des weiteren zu prüfen, zumal HERBST (1901, Formative Reize) eine aktive Einwirkung derselben als nicht unmöglich hinstellte. Zum näheren Verständnis meiner Ergebnisse muß ich ein wenig auf Einzelheiten eingehen und bespreche zunächst das männliche Geschlecht. In der Anlage der Geschlechtsorgane sind in der Raupe zwei getrennte Komplexe wohl von einander zu scheiden, einmal die eigentlichen Geschlechtsdrüsen im 5. Abdominalsegment, von denen die Vasa deferentia ausgehen, und zweitens das sog. HEROLD'sche Organ auf der Ventralseite des 9. Abdominalsegmentes, welches teils ectodermaler, teils mesodermaler Natur ist und nach innen an die Vasa deferentia anschließt, nach außen sich mit der Körperoberfläche verbindet. Es enthält dieser Komplex die Anlagen von Samenblasen, Nebendrüsen, Ductus ejaculatorius, Penis, Penistasche und Genitalklappen. Durch einen Einschnitt auf der Ventralseite des 9. Abdominalsegmentes gelang es mir nun, nach vollzogener Kastration auch dieses HEROLD'sche Organ an seiner Basis abzuschneiden und aus dem Körper zu entfernen, ohne daß die Raupe in ihrer weiteren Entwicklung gehemmt wurde. Das Ergebnis war in bezug auf die innere Organisation des definitiven Falters ein sehr radikales. Vom innern Geschlechtsapparat, der bei einfacher Kastration niemals auch nur im geringsten in seiner Entwicklung beeinträchtigt erscheint, fehlten außer den Hoden vollständig Samenblasen, Nebendrüsen und Ductus ejaculatorius und nur winzige Stücke der Vasa deferentia, welche gemäß ihrer Lage zwischen Geschlechtsdrüsen und HEROLD'schem Organ der Operation nicht zugänglich gemacht

werden konnten, blieben erhalten (vergl. Fig. 1, vd.). Vom Begattungsapparat fehlten gänzlich Penis, Penistasche und Genitalklappen und nur der Chitinring (ch), welcher gewissermaßen als Träger des gesamten Begattungsapparates erscheint, war erhalten. Auch

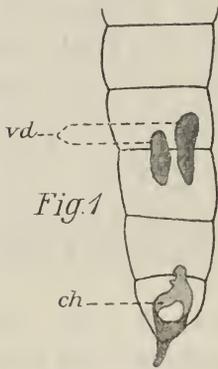


Fig. 1. Geschlechtsorgane eines männlichen Falters von *Ocneria dispar*, dem auf dem letzten Raupenstadium Hoden und HEROLD'sches Organ exstirpiert wurden.

seine Anwesenheit erklärt sich leicht, insofern er aus umgewandelten Teilen des 9. und 10. Abdominalsegmentes hervorgeht, die natürlich gleichfalls von der Operation nicht berührt wurden. Es waren also nun durch die beiden Eingriffe männliche Individuen geschaffen, deren innere Geschlechtsorgane auf ein fast absolutes Minimum zurückgeführt erschienen, und dies bereits zu einer Zeit (um die letzte Larvenhäutung), wo alle späteren sekundären Geschlechtsmerkmale noch durchaus undifferenziert waren. Trotzdem blieben die letzteren durchaus unbeeinflusst, die definitiven Falter waren typische, mit allen sekundären Geschlechtscharakteren wohl versehene Männchen. Eine Regeneration der operativ entfernten Teile des HEROLD'schen Organes habe ich nie beobachtet, wie weit das gleichzeitige Fehlen der Geschlechts-

drüsen hieran schuld hat, werden meine diesjährigen ergänzenden Experimente mir klarstellen.

Im weiblichen Geschlecht sind die entsprechenden Eingriffe weniger leicht durchzuführen, da hier die dem HEROLD'schen Organ entsprechenden Anlagen sich über mehrere Segmente ausdehnen und so stets nur teilweise zerstört werden können. Immerhin gelang es mir auch hier, einen sehr weitgehenden Ausfall der Anhangsdrüsen und Ausführungsgänge zu erzielen, mit dem gleichen Ergebnis, daß die ursprünglichen Weibchen äußerlich durchaus Weibchen blieben.

Aber noch eine weitere Möglichkeit war denkbar, in das ursprüngliche Verhältnis von primären und sekundären Charakteren einzugreifen, und zwar die Möglichkeit, nicht nur die eine dieser beiden Gruppen zu entfernen, sondern gleichzeitig durch das entgegengesetzte Geschlecht zu ersetzen. Der operative Weg dazu war die Transplantation, indem in männliche Raupen nach der Entfernung der Hoden Ovarien übertragen wurden, in weibliche Raupen dagegen Hodenanlagen. Die Übertragung beider Formen von Geschlechtsdrüsen gelang durchaus, insofern eine transplantierte Hodenanlage sich im weiblichen Körper zu einem voll ausgebildeten, von reifen

Spermatozoen strotzend gefüllten Hoden entwickelte, eine transplantierte Ovarialanlage sich im männlichen Körper zu einem typischen Ovarium ausbildete. Den letzteren Vorgang wollen wir im einzelnen etwas näher verfolgen. Die Ovarialanlagen sind zur Zeit der Vornahme der Kastration, also zwischen 2. bis 4. Häutung, noch winzig klein (von $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{2}$ mm Größe) und stellen kleine Plättchen dar, die sich aus vier Ovarialschläuchen mit noch durchaus undifferenziertem Zellenmaterial zusammensetzen. Durch die Transplantation wird nun die normale Entwicklung dieser Ovarialschläuche in keiner Weise aufgehalten, vollzieht sich vielmehr im männlichen Körper genau in der gleichen Form, wie im weiblichen, läßt also neben sehr beträchtlicher Größenzunahme vor allem die charakteristische Differenzierung in Eizellen und Nährzellen hervortreten. Der fertige männliche Falter enthielt dann schließlich in seinem Körper ganz normal ausgebildete Ovarien, die sich bis auf etwas geringere Größe, wie sie durch den beengten Raum im männlichen Körper erklärt wird, in nichts, auch nicht in der feinsten histologischen Struktur von den normalen, im weiblichen Körper herangewachsenen Ovarien unterschieden und sogar völlig reife Eier zur Ausbildung brachten.

Im einzelnen zeigten die durch die Transplantationen geschaffenen inneren Organisationsverhältnisse ein sehr mannigfaches Verhalten¹. Bei einseitiger Transplantation war nur der eine Hoden durch ein Ovarium ersetzt, zumeist aber wurde die Transplantation auf beiden Seiten vorgenommen, um einer etwaigen Reaktion möglichste Intensität zu verleihen, dann fanden sich neben den männlichen Ausführungswegen bei fehlenden Hoden zwei Ovarien vor. Dieselben zeigten nun zunächst das Bestreben, an den Schnittflächen ihrer Ovidukte miteinander zu verschmelzen, und diese Verwachsungstendenz war so stark, daß sie sogar auf die männlichen Vasa deferentia übergriff und zu einer festen Vereinigung der Endabschnitte der Eiröhrenstiele mit den Vasa deferentia führte. In einem Falle, wo ich die Vereinigungsstelle in eine Schnittserie zerlegte, erwies sich die Verbindung männlicher und weiblicher Abschnitte als eine derart innige, daß sogar die Lumina beider miteinander in Kommunikation getreten waren. Ein Längsschnitt durch diese Stelle ist in Fig. 2 dargestellt. Das Vas deferens (vd) ist im Längsschnitt getroffen, seine Wandung zeigt das charakteristische hohe Cylierepithel. Am oberen Ende ist das Vas deferens offen und mit seinen so entstandenen freien Rändern sind die viel dünneren Wände der Eiröhren-

¹ Vgl. hierzu meine vorläufige Mitteilung im Zoologischen Anzeiger, Bd. 32, 1907.

stiele (ei_1 , ei_2), von denen zwei im Schnitt getroffen sind, durch eine Verwachsungszone dunkler färbbaren Gewebes (v) verbunden. — Besonders hervorgehoben sei noch, daß die Ausbildung der männlichen Ausführwege und des Copulationsapparates durch die Gegenwart

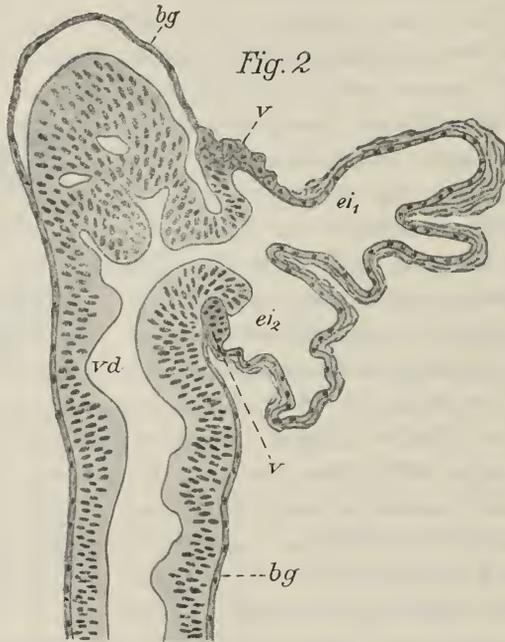


Fig. 2. Längsschnitt durch die Verwachsungsstelle des Vas deferens mit einem transplantierten Ovarium (aus einem männlichen Falter). *bg* bindegewebige Hülle, Erklärung der übrigen Bezeichnungen im Text.

der fremden Geschlechtsdrüsen in keiner Weise beeinträchtigt wird, sie entwickeln sich vielmehr durchaus normal, wie es bei Vorhandensein der homologen Geschlechtsdrüse der Fall ist.

Das wichtigste Ergebnis dieser Transplantationsversuche liegt darin, daß es durch sie gelang, typische innere Zwitterbildung hervorzurufen, darin bestehend, daß entweder neben den Ausführgängen des einen Geschlechts beiderlei Geschlechtsdrüsen vorhanden waren, oder aber daß neben den Ausführwegen des einen Geschlechts die Geschlechtsdrüsen des entgegengesetzten Geschlechts zugegen waren. Und wie verhielten sich nun gegenüber dieser inneren Zwitterbildung die sekundären Geschlechtscharaktere? Nun, genau ebenso indifferent wie vorher bei der einfachen Kastration, die ursprünglichen Männchen blieben typische Männchen, obwohl ihr Leib zuweilen strotzend von Eiern erfüllt war, die Weibchen blieben Weibchen. Die experimentell hervorgerufene innere Zwitterbildung vermochte

also in keinem Falle auch äußere Zwittererscheinungen hervorzurufen. Und dieses negative Verhalten ist um so auffallender, als das transplantierte Organ in durchaus lebenskräftigem Zustande in den fremden Körper eingeschaltet ist und in organischem Zusammenhang mit demselben steht. Es bezieht aus ihm seine Nährstoffe, es gibt seine Stoffwechselprodukte in den Säftekreislauf ab, es wird von Fettkörpergewebe und Tracheen eng umspinnen, und alles dies von außerordentlich frühen Jugendstadien an, wahrlich eine günstigere Gelegenheit zu einer Betätigung innerer Sekretion, wie sie in der Wirbeltierphysiologie jetzt eine so große Rolle spielt, konnte sich kaum bieten. Und weiter hatte eine solche innere Sekretion wohl kaum je Gelegenheit, ihre Gegenwart drastischer zu dokumentieren als hier, wo die zu beeinflussenden Körperteile, die sekundären Geschlechtscharaktere, noch durchaus latent sind und unter der unablässigen Einwirkung einer solchen inneren Sekretion des fremden Organes ihre Ausbildung durchmachen mußten. Nichts von alledem tritt in die Erscheinung, auch nicht im untergeordnetsten Maße ist eine innere Sekretion der Geschlechtsdrüsen als beeinflussender Faktor der sekundären Geschlechtscharaktere während der ontogenetischen Entwicklung nachweisbar.

Mit einigen Worten möchte ich nochmals auf das Aussehen der von operierten Raupen stammenden Falter zurückkommen. Überblickt man nämlich das gesamte Material, so zeigt sich, daß im männlichen Geschlecht eine gewisse Tendenz zur Aufhellung der dunklen Normalfarbe besteht, während umgekehrt im weiblichen Geschlecht die weißliche Färbung eine Verdunkelung aufweist. Diese Abweichungen von der Norm gehen namentlich im weiblichen Geschlecht über die an sich sehr beträchtliche Variationsbreite hinaus. Wie ich glaube, sind diese Modifikationen der normalen Färbung durch Störungen des Gesamtorganismus, wie sie mit den Operationen verbunden sein müssen, hervorgerufen worden. Meine diesjährigen Experimente zielen auf eine weitere Klärung auch der hier zu Tage getretenen Erscheinungen ab.

Aber wie stellen sich nun zu den Ergebnissen des Experiments die morphologischen Befunde an natürlichen Zwittern? Sind es die letzteren, durch welche die so allgemein verbreitete Lehre eines Abhängigkeitsverhältnisses der sekundären Geschlechtscharaktere von den primären Geschlechtsdrüsen eine Stütze erhält? Um möglichst präzise Vergleichspunkte zu gewinnen, beschränke ich mich hier durchaus auf die Arthropoden und will dabei eine Auswahl von solchen Fällen geben, wo neben der Beobachtung äußeren Zwittertums zugleich auch die inneren Geschlechtsorgane untersucht worden sind.

Denn nur dann können sichere Schlüsse auf das Verhältnis zwischen primären und sekundären Charakteren gezogen werden. Wir beginnen mit den Schmetterlingen, wo in der Tat einige Fälle von Zwittertum beschrieben sind, in denen innere Geschlechtsorgane und äußere Geschlechtscharaktere miteinander in ihrer Verteilung korrespondierten. So fand sich bei einem genau halbierten Zwitter von *Melitaea didyma* nach KLUG (1829)¹ auf der linken, äußerlich weiblichen Seite innerlich auch ein Ovarium vor, während die rechte, männliche Seite die männlichen Geschlechtsteile enthielt. Ähnlich verhielt sich ein Zwitter von *Gastropacha quercifolia* nach RUDOLPHI (1828), dessen linke, äußerlich männliche Hälfte im Inneren Hoden und männliche Geschlechtsgänge aufwies, während der rechten, weiblichen Seite ein rudimentäres Ovarium entsprach. Ein Zwitter von *Saturnia spini* war nach STANDFUSS (1899) rechts sowohl innerlich wie äußerlich männlich, links weiblich. Indessen, weit weniger scharf entsprachen sich schon innere und äußere Charaktere bei dem von WENKE (1906) beschriebenen, genau halbierten Zwitter von *Smerinthus populi*, wo innerlich männliche und weibliche Organabschnitte abwechselnd hintereinander gelagert waren. Noch bedeutender erscheint die Störung, wenn bei einem genau halbierten Zwitter auf der männlichen Seite zwar noch Hoden und der gesamte männliche Geschlechtsapparat entwickelt ist, auf der weiblichen dagegen die Ovarien völlig fehlen und nur die weiblichen Ausführungsgänge vorhanden sind. So bei einem Zwitter von *Dendrolimus fasciatellus* nach STADELMANN (1897). Ähnlich lagen die Verhältnisse bei einigen Zwittern von *Smerinthus populi*, wo in dem einen, von GERSTÄCKER Ende der sechziger Jahre des vergangenen Jahrhunderts beschriebenen Falle auf der linken weiblichen Seite zwar in korrespondierendem Sinne ein ganz rudimentäres Ovarium nebst gleichfalls rudimentären weiblichen Ausfühwegen vorhanden war, rechts dagegen auf der männlichen Seite ebenfalls ein Ovarium, und sogar in stärkerer Ausbildung als auf der linken Seite, ausgebildet war, während von den männlichen Organen die Hoden völlig fehlten und nur Nebendrüsen und Ausfühwege entwickelt waren. Bei einem zweiten genau halbierten Zwitter von *Smerinthus populi* war nach TETENS (1892) ein symmetrisch zu beiden Seiten ausgebildeter Hoden und männlicher Geschlechtsapparat nachweisbar, während von den weiblichen Teilen sich nur rudimentäre Ausfühwege, aber keine Ovarien vorfanden. Und dies führt uns über zu den Fällen, wo bei äußer-

¹ Betreffs der genauen Literaturzitate wie auch hinsichtlich der erschöpfenden Behandlung der Literatur in diesen wie in den im folgenden noch zu behandelnden Fragen verweise ich auf meine spätere ausführliche Darstellung.

lich streng halbierten Zwittern innerlich nur das eine Geschlecht vertreten war. Einen solchen Fall beschreibt BERTKAU (1889) in einem Zwitter von *Lasiocampa quercus*, wo bei äußerlich fast genau halbiertes Zwitterbildung innerlich nur ein rudimentärer weiblicher Geschlechtsapparat entwickelt war, keine Spur dagegen von männlichen Organen; ein zweiter solcher Fall ist neuerdings durch WENKE (1906) in einem genau halbierten Zwitter von *Argynnis paphia* bekannt geworden, der gleichfalls einen rein weiblichen Geschlechtsapparat besaß.

Und hieran schließen nun in unmittelbarer Übereinstimmung Verhältnisse an, wie sie bei Zwittern aus anderen Insektenordnungen beschrieben worden sind. GERSTÄCKER beobachtete 1871 einen Zwitter von *Abia sericea*, einer Blattwespe, der äußerlich eine Mischung von männlichen und weiblichen Charakteren aufwies, innerlich dagegen rein weiblich war. In diesem Zusammenhange sind ferner vor allem die SIEBOLD'schen Untersuchungen an Zwitterbienen aus dem Jahre 1864 von großer Bedeutung, insofern durch sie eine unendlich mannigfach wechselnde Verteilung primärer und sekundärer Geschlechtscharaktere beider Geschlechter an demselben Zwitterindividuum festgestellt wurde, ohne daß primäre und sekundäre Charaktere sich in irgendeiner Weise entsprachen und miteinander in Einklang standen. Sie boten schon WEISMANN Veranlassung, im besonderen Zusammenhang mit seiner Determinantenlehre auf die Unabhängigkeit der somatischen Geschlechtscharaktere von den primären Geschlechtsdrüsen hinzuweisen.

Wichtiges Material für unsere Frage liefern endlich noch die Krebse. Hier kennen wir zunächst einige Fälle, wo ganz wie bei einigen Schmetterlingszwittern, volle Übereinstimmung in der Verteilung von primären und sekundären Geschlechtscharakteren bestand. So bei dem von NICHOLLS (1731) beschriebenen, äußerlich wie innerlich genau halbierten Zwitter von *Homarus vulgaris*, so bei einigen Phyllopodenzwittern (von *Eubranchipus* und *Daphnia*). Dem stehen gegenüber an anderen decapoden Krebsen beobachtete Fälle, wo bei rein weiblicher innerer Organisation äußerlich die typischen Charaktere des Männchens auftraten, so beispielsweise bei *Cambarus spinosus* nach HAY (1905).

Fassen wir alles zusammen, so lautet das Ergebnis: Es kann wohl in einzelnen Fällen die Verteilung von primären und sekundären Geschlechtscharakteren bei den Arthropoden zusammenfallen, häufig jedoch fehlt jegliche Übereinstimmung, ja treten bei ausgeprägter Halbierung des äußeren Körpers in zur Hälfte männliche, zur Hälfte weibliche Charaktere im Innern nur die Organe des einen Geschlechts

auf. Das letztere Verhalten ist das entscheidende, aus ihm kann unbedingt der Schluß gezogen werden, daß die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere sich unabhängig von der Gegenwart der homologen Geschlechtsdrüse vollzog, daß mithin die primären Organe in der ontogenetischen Entwicklung nicht den formativen Reiz für die sekundären Charaktere abgaben. Mithin das gleiche Resultat, wie wir es aus dem Experiment gewonnen haben. Und endlich sind auch in einer dritten Gruppe von Erscheinungen, denen der »castration parasitaire« der dekapoden Krebse, neuere Untersucher, wie G. SMITH (1906) und POTTS (1906), zu ähnlichen Anschauungen gekommen.

Gewonnen haben wir dieses Resultat einzig und allein durch Betrachtung der Gliedertiere, wie steht es aber nun weiter mit den übrigen Tiergruppen, vor allem den Wirbeltieren, an denen ja stets in erster Linie das Wechselverhältnis zwischen primären und sekundären Geschlechtscharakteren demonstriert zu werden pflegt. Das über die Wirbeltiere, namentlich die Säuger, vorliegende Material ist ein außerordentlich umfangreiches, es hat eine eingehende kritische Bearbeitung neuerdings vor allem durch HALBAN (1903) erfahren, und dessen Ergebnisse möchte ich hier kurz anführen. Er stellt zunächst fest — und dies stimmt genau mit meinen experimentellen Ergebnissen überein —, daß die Ausbildung der übrigen Genitalorgane durchaus unabhängig von der Gegenwart der homologen Geschlechtsdrüse sich vollzieht, er findet aber weiter, daß auch die sekundären Geschlechtscharaktere in ihrer Entstehung und Differenzierung nicht von der entsprechenden Geschlechtsdrüse abhängen. Höchstens ist die letztere zur vollen Entfaltung der homologen sekundären Charaktere notwendig, aber auch dies keineswegs immer. In ähnlicher Weise kommt HEGAR (1903) zu dem Schlusse, daß die Lehre von den korrelativen Beziehungen zwischen Keimdrüse und sekundären Geschlechtscharakteren nicht mehr haltbar ist, und ähnlich spricht sich VON NEUGEBAUR ganz neuerdings in seinem umfassenden erschöpfenden Werke über den Hermaphroditismus beim Menschen für letzteren selbst aus, und zwar auf Grund des gesamten vorliegenden kasuistischen Materials.

Mit dem Versagen des Prinzipes, die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere aus einem formativen Reize der primären Geschlechtsdrüsen abzuleiten, werden wir bei ferneren Versuchen, Aufklärung über ihre Entstehung zu gewinnen, dazu gedrängt, diese Aufklärung in weit zurückliegenden Entwicklungsperioden zu suchen. Sind primäre und sekundäre Charaktere ihrer Entstehung nach unabhängig voneinander, so muß es etwas drittes geben, das bestim-

mend für beide zugleich in ihrer Entwicklung zum männlichen oder weiblichen Geschlecht ist. Für die primären Geschlechtsdrüsen wissen wir aus den Untersuchungen der neueren Zeit, daß ihre Bestimmung schon außerordentlich früh, wahrscheinlich schon im jungen Ei erfolgt, ähnliches wird dann mit ziemlicher Sicherheit auch für die sekundären Geschlechtscharaktere Geltung haben. Es ist nun keineswegs meine Absicht, hier diese Fragen aufzurollen, ich will nur in scharfer Begrenzung meines Themas auf einige Momente hinweisen, die mir beim vergleichenden Studium der bisher bekannten Arthropodenzwitter besonders bemerkenswert erschienen und die vielleicht imstande sind, uns den Weg zu zeigen, auf welchem wir einer experimentellen Lösung näher treten könnten.

Eine überaus wichtige und bisher nur wenig beachtete Tatsache scheint mir darin hervorzutreten, daß bei halbierten Schmetterlingszwittern die beiden Hälften des Körpers nicht nur nach den Geschlechtern verschieden waren, sondern daß zugleich die beiden Körperhälften zwei verschiedenen Formen (Varietäten oder Arten) angehörten. Ich habe mir die betreffenden Vorkommnisse aus den Verzeichnissen von HAGEN (1861), BERTKAU (1889, 1891) und OSKAR SCHULTZ (1896, 1897) zusammengestellt und nicht weniger als etwa 30 Fälle unter cirka 750 Zwittern beschrieben gefunden. Besonders häufig ist die Erscheinung bisher bei einem Tagfalter, bei *Argynnis paphia*, beobachtet worden, wo also dann, um ein einzelnes Beispiel herauszugreifen, die rechte männliche Seite die Charaktere der *Argynnis paphia* var. *typica* trug, die linke weibliche Seite dagegen der var. *valesina* angehörte, also der Zwitter nach folgendem Schema gebaut war:

<i>Argynnis paphia</i>	
links	rechts
♀	♂
var. <i>valesina</i>	var. <i>typica</i>

Ich muß mir versagen, hier diese Fälle im einzelnen zu analysieren, nur auf den Fall möchte ich hier noch hinweisen, wo bei einem halbierten *Smerinthus*-Zwitter die rechte männliche Hälfte dem *Sm. ocellatus*, die linke weibliche dem *Sm. populi* angehörte. Es liegt der Schluß hier außerordentlich nahe, er ist im letzteren Falle sogar zwingend, daß es sich hier um Bastarde zweier Arten, bzw. Varietäten handelt, bei denen es nicht zu einer vollendeten Vereinigung männlicher und weiblicher Erbmassen kam. Die cytologisch möglichen Erscheinungen bei diesem Vorgang sind übrigens bereits von BOVERI (1902) und MORGAN (1905) mit besonderer Berücksichtigung des Bieneneneies erörtert worden, von letzterem Autor

neuerdings (1907) auch für Schmetterlinge. Weshalb uns vor allem diese Fälle hier interessieren, liegt darin, daß aus ihnen der sichere Schluß gezogen werden kann, daß sowohl Eizelle wie Samenzelle bereits ein spezifisch ausgeprägtes Geschlecht mitbringen. Es wäre also, um das vorhin angeführte Beispiel des *Argynnis paphia*-Zwitters heranzuziehen, dieser Zwitter entstanden zu denken aus der unvollkommenen Vereinigung einer *var. typica*-Geschlechtszelle mit männlicher Geschlechtsbestimmung und einer *var. valesina*-Geschlechtszelle mit weiblicher Bestimmung. Leider ist keiner dieser Zwitter anatomisch untersucht worden, besonders wertvolle Schlüsse hätten gerade aus ihrer Anatomie für unsere Fragen gezogen werden können.

Von einem besonderen Interesse ist ferner die wiederholt beobachtete Tatsache, daß aus dem Gelege eines einzigen Weibchens eine größere Zahl von Zwittern hervorging. So lieferten im einen Fall zehn von der gleichen Mutter stammende Raupen von *Saturnia pavonia* zehn Zwitter (SPEYER, 1881), in einem anderen Falle gingen aus 35 von demselben Weibchen herstammenden Raupen derselben Art fünf Zwitter hervor (CASPARI, 1895), eine ähnliche Beobachtung machte STANDFUSS (1886) an *Aglia tau*, und ähnliches ist auch von Säugern bekannt. Es muß also die Tendenz zur Zwitterbildung in irgendeiner Weise bereits durch die im Mutterleibe herrschenden Verhältnisse hervorgerufen worden sein, sie muß dem Ei eingepflanzt gewesen sein, ehe es den Mutterleib verließ. Daß das Ei bereits von den Eltern die Bestimmung des Zwittergeschlechts aufgeprägt erhält, das geht ferner aus den Beobachtungen von STANDFUSS an Hybriden hervor, nach denen sich das auffällige Resultat ergibt, daß unter den abgeleiteten Hybriden, deren Eltern häufig schon starke Rückbildungen ihrer Geschlechtsorgane zeigen, wenigstens äußerliche Zwitter relativ häufig sind (unter 282 Individuen wurden 27 solcher Zwitterformen beobachtet). Bei primären Bastarden kommt erst auf einige tausend Individuen ein Zwitter, bei normalen Faltern erst auf viele Tausend ein solcher. Die geschwächte geschlechtliche Konstitution eines der beiden Eltern oder beider zugleich hat also zur Folge, daß die Nachkommen verstärkte Neigungen zur Zwitterbildung zeigen.

Ausgehend von dem Versuche, äußere Zwitterbildung aus dem Zusammenhange zwischen primären und sekundären Geschlechtscharakteren zu erklären, sind wir nun zu der Einsicht gelangt, daß der eingeschlagene Weg nicht direkt zum Ziele führt. Wollen wir eine Erklärung finden, so müssen wir auf den jugendlichen Keim zurückgehen, und damit scheint das Problem in nächste Beziehung

zu dem Problem der Geschlechtsbestimmung selbst zu treten. Die soeben erörterten Tatsachen geben uns mancherlei Anhaltspunkte dafür, in welcher Richtung sich nun das Experiment weiter zu bewegen hat. Nötig war es aber auf alle Fälle, bevor man rationell zu solchen Experimenten schreiten konnte, festzustellen, ob jene so oft supponierte Abhängigkeit der sekundären Geschlechtscharaktere von den primären Geschlechtsdrüsen in der individuellen Entwicklung wirklich besteht oder nicht, und auf diese Frage glaube ich zunächst durch meine Experimente eine bestimmte Antwort in verneinendem Sinne gegeben zu haben.

Diskussion:

Herr HILZHEIMER (Stuttgart):

»Weist auf die neuen Untersuchungen von STEVENS hin, welche zeigten, daß bei Hennen, die mit subkutanem Hodenextrakt behandelt wurden, der Kamm eine männliche Ausbildung erlangte, die nach Aufhören der Behandlung wieder zurückging. Ebenso scheinen RÖHRIG's Beobachtung bei kastrierten Rehen für eine Beeinflussung der sekundären Geschlechtsmerkmale zu sprechen. Allerdings scheinen danach nicht die Hoden, sondern die Epididymis das Ausschlaggebende zu sein.«

Herr MEISENHEIMER:

»Ausdrücklich beschränkte ich meine Ausführungen auf die Arthropoden, um so an einer Tiergruppe ein möglichst klares und einheitliches Resultat zu gewinnen. Immerhin glaube ich, daß auch die an Wirbeltieren gemachten Erfahrungen schließlich in irgend einer Weise sich mit diesen Ergebnissen werden in Einklang bringen lassen. Die STEVEN'schen Experimente sind mir bekannt, es muß hier durch die subkutanen Injektionen der Organismus sich in einem hochgradigen Reizzustand befunden haben, und möglicherweise genügt die Annahme eines solchen Zustandes schon, um die eingetretenen Veränderungen, welche ja im wesentlichen hypertrophischer Natur waren, zu erklären. Betreffs der RÖHRIG'schen Beobachtungen möchte ich wiederum auf die kritischen Ausführungen HALBAN's (1903) verweisen.«

»Herr KORSCHOLT weist auf die allgemeine Bedeutung der interessanten, von Herrn MEISENHEIMER gewonnenen Ergebnisse hin und macht noch besonders auf die Tatsache aufmerksam, daß trotz des langen Aufenthalts der Keimdrüsen des anderen Geschlechts im Körper und ihrer ganzen hier erfolgenden Entwicklung eine Beeinflussung der sekundären Geschlechtsmerkmale nicht erfolgt, während sie für

andere Objekte trotz der verhältnismäßig geringeren Einwirkung der andersartigen Keimdrüsen angegeben wird, nämlich (nach M. NUSSBAUM'S wertvollen Untersuchungen) für die Fische und bei den ebenfalls mit Hodenübertragung angestellten bekannten Versuchen an Hühnern. Wie der Herr Vortragende schon betonte, kommen hierbei offenbar weitgehende Differenzen in der Entwicklungszeit der betreffenden Organe, d. h. ihrem früheren oder späteren Auftreten, vielleicht auch noch andere, bisher nicht genügend bekannte Faktoren in Betracht.«

Vortrag des Herrn HENNINGS (Karlsruhe):

Zur Biologie der Ipiden¹.

I. Die Generationsverhältnisse.

Die Tatsache, daß bei den Borkenkäfern meist 2 mal im Jahr, im Frühjahr und dann wieder im Sommer, frische Eiablage zu beobachten ist, veranlaßte EICHHOFF (1881) zur Aufstellung seiner sog. Generationentheorie, nach welcher die Mehrzahl der Ipiden 2 Generationen im Jahre hat, d. h. innerhalb von 12 Monaten 2 mal die Entwicklung vom frisch abgelegten Ei zum geschlechtsreifen, legebereiten Käfer durchläuft. Die wichtigste Voraussetzung dieser Theorie war die Kurzlebigkeit der Mutterkäfer, und in der Tat wurde zu EICHHOFFS Zeiten fast allgemein angenommen, daß diese die Ablage ihrer Eier nicht zu überleben vermöchten.

Die Allgemeingültigkeit der letzteren Hypothese wurde aber bald widerlegt; zunächst für die Curculioniden, bei denen eine ein- bis mehrjährige Lebensdauer und entsprechende Fortpflanzungsfähigkeit der Mutterkäfer für *Hylobius abietis* L. durch von OPPEN (1883, 1885, 1887) und für die Gattung *Pissodes* durch NÜSSLIN (1897) und MAC DOUGALL (1898) nachgewiesen wurde. Schließlich zeigte KNOCHE (1900, 1904), daß bei einigen Ipiden, (speziell bei *Myelophilus pini-perda* L. und *Hylesinus fraxini* F.) die Altkäfer ebenfalls langlebiger sind als man bisher angenommen, daß sie nach Absetzung ihrer ersten Brut einen der Regeneration ihrer Genitalien gewidmeten, sterilen »Regenerationsfraß« vollführen und dann an eine zweite Eiablage gehen, während die Jungkäfer nach der Entpuppung infolge ihrer noch nicht ausgereiften Geschlechtsorgane keineswegs sofort legefähig sind, sondern erst eines sterilen, der Ausreifung dienenden »Nachfrasses« bedürfen, der ev. bis zum Übergang in die Winterruhe währt. Mit der Verallgemeinerung dieser Befunde schien ide

¹ Der Vortrag wird nebst den Photogrammen der demonstrierten Fraßstücke an anderer Stelle ausführlich zum Abdruck gelangen.

EICHHOFFSche Generationentheorie widerlegt. Neuere Zuchtversuche und Beobachtungen erweisen aber, daß auch bei Berücksichtigung eventueller zweiter Bruten echte zweite Generationen wenigstens für die Mehrzahl der Borkenkäfer möglich ist, für eine große Anzahl sogar im Freien die Regel bildet. Hierauf hat schon NÜSSLIN (1904, 1905 a. b.) immer wieder hingewiesen, FUCHS (1907) bringt reiches Beweismaterial und meine eigenen Untersuchungen (1907a, c, 1908) sprechen gleichfalls dafür.

FUCHS (l. c.) hat unter Zugrundelegung der im Freien beobachteten Generationsverhältnisse die Ipiden in 3 biologische Gruppen geteilt: 1. Diejenigen, welche unter keinen Umständen doppelte Generation erzeugen: *Dendroctonus micans* Kug., *Hylesinus fraxini* F., die Gattung *Myelophilus* und die sogenannten Wurzelbrüter; 2. diejenigen, denen 2 Generationen besser zusagen als eine und die daher dort nicht mehr vorkommen, wo nur eine möglich wäre: die *Eccoptogasterinae* excl. *E. ratzeburgi* Jans.; 3. diejenigen, die je nach den äußeren Verhältnissen 1 oder 2 Generationen produzieren: hierher die Mehrzahl der Borkenkäfer, d. h. die *Ipinæ* und ein großer Teil der *Hylesininae*.

Ich habe schon früher (1907 a. 1908) darauf hingewiesen, daß die Generationszahl abhängig ist von einer Reihe anderer biologischer Momente, nämlich der Dauer der Eiablage, der Dauer der einzelnen Entwicklungsstadien und von dem größeren oder geringeren Ausreifungsbedürfnis der Jungkäfer. Daher dürfte die Beobachtung der Ipiden im Freien kaum zur Aufstellung biologischer Gruppen genügen: ich habe sie unter künstlichen Bedingungen gezüchtet und möchte daraufhin nur 2 große biologische Gruppen unterscheiden, die ich kurz »die Beeinflußbaren« und die »Nichtbeeinflußbaren« nennen möchte. Die ersteren sind in ihrem ganzen biologischen Verhalten, d. h. in den obengenannten Einzelmomenten und damit natürlich auch in der Zahl ihrer Generationen abhängig von äußeren Einflüssen. Als solche lassen sich konstatieren: in erster Linie die Temperatur und die Feuchtigkeit der umgebenden Luft — hauptsächlich mit Variationen dieser beiden Faktoren habe ich experimentiert — ferner die Temperatur der Rinde und des Bodens, der Saftzustand des Brutholzes und ähnliches¹. Die Gruppe der »Nicht-Beeinflußbaren« ist mehr weniger unabhängig von äußeren Einflüssen, und beschränkt sich auf eine Generation, müßte also dieselben Arten

¹ Erwähnt sei, daß von den einzelnen Entwicklungsstadien die Larve sich am leichtesten, weniger leicht die Puppe und am wenigsten das Embryonalstadium beeinflussen, z. B. durch Erhöhung der Temperatur in der Entwicklung beschleunigen, durch ihre Erniedrigung zurückhalten läßt.

umfassen wie die erste Gruppe von FUCHS. Dies ist nun aber nicht der Fall: nach meinen Experimenten kann ich zurzeit nur *Eccoptogaster ratzeburgi* Jans. hierher zählen, der bei einer konstanten Temperatur von c. 22° C. und c. 60% Luftfeuchtigkeit keine Beschleunigung gegenüber der zur Vollendung einer Generation im Freien nötigen Zeit aufwies. Von den übrigen von FUCHS hierher gestellten zeigt *Dendroctonus micans* Kug. in seiner gesamten Biologie nach den neuesten Untersuchungen SEVERINS (1908) vielmehr Ähnlichkeit mit den *Cureulioniden* speziell *Hyllobius abietis*, als mit irgend einem Ipiden; bei *Myelophilus piniperda* L. und *Hyl. fraxini* F. konnte ich die Jungkäfer in konstanter Temperatur von c. 24° C. bzw. 22° C. und 60% Luftfeuchtigkeit einige Wochen nach der Entpuppung zur Eiablage und damit zur Begründung der zweiten Generation schreiten sehen, und für einen Wurzelbrüter, *Hylurgus ligniperda* F. konstatierte KNOCHE (1908) sogar im Freien den Beginn einer zweiten Generation. Alle diese Formen gehören also in die Gruppe der »Beeinflußbaren«, zu denen ferner zu stellen sind die Gattungen *Eccoptogaster* (exclus. *E. ratzeburgi*), *Hylesinus*, *Hylastes*, *Polygraphus*, *Cryphalus*, *Pityophthorus*, *Pityogenes* und *Ips*. Die geringsten Ansprüche an die obengenannten äußeren Faktoren stellen die *Ipinæ*, und so kommt es, daß wir gerade Vertreter dieser Subfamilie am häufigsten auch im Freien 2 Generationen produzieren sehen. Andererseits gibt es unter den *Hylesininæ* einige Arten, wie *Myelophilus piniperda* L. (und auch wohl *minor* Htg.); *Hyl. fraxini* F. und *Hyl. oleiperda* F., die nur unter derart günstigen Bedingungen 2 Generationen zeigen, daß sie es im Freien unter den heutigen klimatischen Verhältnissen Deutschlands wohl stets nur auf 1 Generation bringen.

II. Der Ernährungsfraß.

Der sogenannte Regenerationsfraß der Altkäfer und der Nachfraß der Jungkäfer sind einander sehr ähnlich, indem sie beide steril sind, beide tief in den Splint greifen und beide in ihrer Form zwar variabel sind, dabei aber keine Übereinstimmung mit der Form des Brutfraßes der betreffenden Art zeigen. Da sie außerdem im Gegensatz zum Brutfraß, der in der Hauptsache der Erhaltung der Art dient, ausschließlich der Erhaltung des Individuums gewidmet sind, so lassen sie sich wohl als Ernährungsfraß zusammenfassen und jenem gegenüberstellen.

Der Nachfraß, derjenige Fraß also, den die Jungkäfer vom Augenblick der Entpuppung bis zur Erlangung der geschlechtlichen Reife bzw. der Legefähigkeit vollführen, ist am kürzesten bei den *Eccoptogasterinen*, wo er nur in einem Herausnagen aus der Puppen-

wiege ins Freie und dem Einbohren in frisches Brutmaterial besteht. Ausgiebiger ist er vielfach bei den *Hylesininae* und *Ipinac*; hier geschieht er bald von der Puppenwiege aus, bald erst nach dem Ausflug und Anflug an frischem Holz, und seine Form ist bald mehr plätzartig, bald mehr dendritisch. Das Experiment zeigt nun, daß hohe Lufttemperatur verbunden mit geringer Luftfeuchtigkeit diesen Nachfraß auf verhältnismäßig geringe Zeit beschränken, z. B. bei *Ips typographus* L., *sexdentatus* Boern., *curvidens* Germ. auf c. 9 Tage, bei *Myelophilus piniperda* L. und *Hyl. fraxini* F. auf einige Wochen. Umgekehrt läßt sich der Nachfraß durch niedere Temperatur und hohe Luftfeuchtigkeit sehr lange, ja fast beliebig lange ausdehnen. Durch geeignete Anordnungen des Versuches läßt sich ferner Nachfraß derselben Individuen sowohl am Ort der Geburt, wie — nach einem durch vorübergehende Temperaturerhöhung bewirkten Aus- und Überfliegen — am frischbeflogenen Brutholz hervorrufen. Schließlich kann man durch Zucht unter besonders ungünstigen Verhältnissen auch solche Arten zu einem Nachfraß an frischem Material veranlassen, bei denen bisher der Nachfraß im Freien nur an der Stätte der Geburt bekannt war. — Diese Abhängigkeit der Jungkäfer von äußeren Faktoren gibt die Erklärung für manche im Freien gemachten Beobachtungen.

Der sog. Regenerationsfraß soll den Altkäfern, soweit sie die erste Eiablage überleben, dazu dienen, die Genitalorgane zu regenerieren und ihnen dadurch die Möglichkeit einer zweiten Brut gewähren. Bei den *Eccoptogasterinae* überleben die Altkäfer die Eiablage überhaupt nicht oder doch nur so kurze Zeit, daß hier ein Regenerationsfraß und damit natürlich auch eine zweite Brut ausgeschlossen sind. Bei den 2 anderen Subfamilien besteht der Regenerationsfraß bald in einem sterilen Weiternagen des Brutganges, bald findet er erst nach Ausflug und Anflug an frischem Material statt, und wie der Nachfraß ist er bald mehr geweih-, bald mehr plätzförmig. Meine Experimente (mit *Hyl. fraxini* F., *H. crenatus* F., *Myel. piniperda* L., *Ips typographus* L., *sexdentatus* Boern., *acuminatus* Gyll., *curvidens* Germ. u. a.) ergeben, daß auch für das Verhalten der Altkäfer die obengenannten äußeren Faktoren maßgebenden Einfluß besitzen, indem bei niederer Temperatur und gleichzeitiger hoher Luftfeuchtigkeit die weitaus größte Mehrzahl der Altkäfer überhaupt zugrunde geht, bei hoher Lufttemperatur und geringer Luftfeuchtigkeit dagegen fast alle die Eiablage überleben und dann natürlich einen der Ernährung gewidmeten Fraß, eben den sog. Regenerationsfraß, vollführen. Soll aber auf diesen Fraß noch eine zweite, der ersten an Umfang ungefähr gleichkommende Brut

aller oder doch fast aller überlebender Altkäfer folgen, so bedarf es hierzu außer den genannten günstigen Momenten noch eines weiteren: trotz der allergünstigsten äußeren Faktoren schreitet bei völligem Abschluß des Sonnenlichtes nur ein verschwindend kleiner Prozentsatz der Altkäfer zu einer zweiten Eiablage; bei weitaus der größten Mehrzahl wird diese erst durch die direkte Insolation ausgelöst. Es ist nicht ausgeschlossen, daß es sich hierbei auch nur um die Wirkung der Temperatur, und zwar einer kurz währenden aber sehr intensiven Erhöhung der Rindentemperatur handelt.

Jedenfalls ist nicht, wie man bisher meinte, der Zustand der Genitalien allein ausschlaggebend für das Zustandekommen und die Ausdehnung des Ernährungsfraßes und der zweiten Altkäferbrut.

III. Der Witwenfraß.

Als »Witwenfraß« kann man wohl denjenigen Fraß bezeichnen, den begattete, aber nach der einmal vollzogenen Copula vom ♂ getrennte ♀♀ vollführen.

SCHEWYREUV (1905) war der erste, der durch direkte Beobachtung den Nachweis geliefert zu haben meinte, daß die Borkenkäfer ♀♀ der mehrfachen Kopulation bedürfen, um ihren gesamten Eivorrat abzusetzen, und dies gilt in der Tat nach meinen Experimenten (1907 a. b.) für einige Ipinen, so für *Ips typographus* L. und *serdentatus* Boern. Hier befähigt jede einzelne Copula des ♀ nur zur Ablage einiger weniger (c. 10–14) Eier; erfolgt alsdann keine neue Begattung, so macht das ♀ typischen Ernährungsfraß. Anders aber bei einer Reihe weiterer Borkenkäferarten: bei der Gattung *Xyleborus*, deren ♂♂ überhaupt flugunfähig sind, muß sich notgedrungen das am Ort der Geburt befruchtete, dann ausfliegende und nun erst eierablegende ♀ mit einer einmaligen Kopulation begnügen; derartige Genügsamkeit zeigen auch *Hylastes glabratus* Zett. (nach NÜSSLIN 1904), *Cryphalus piceae* Ratxb. (nach NÜSSLIN 1907), *Myelophilus piniperda* L. (nach KNOCHE 1907 und HENNINGS 1907b) und schließlich, wie ich jetzt mitteilen kann, *Hyl. fraxini* F. und *Ips curvidens* Germ.

Ob sich aus diesem verschiedenen Verhalten der bisher untersuchten Arten auf einen durchgreifenden Unterschied zwischen den polygamen und den monogamen Ipiden schließen läßt, möchte ich noch dahingestellt sein lassen.

Literatur.

- EICHHOFF 1881. Die europäischen Borkenkäfer.
 FUCHS 1907. Über die Fortpflanzungsverhältnisse der rindenbrütenden Borkenkäfer. München. Reinhardt.

- HENNINGS 1907. a) Experimentell-biologische Studien an Borkenkäfern I. *Tomicus typographus* L.
 b) Dasselbe II. Das Befruchtungsbedürfnis der Borkenkäferweibchen. a) und b): Naturwiss. Zeitschrift für Land- und Forstwirtschaft V.
 c) Beiträge zur Kenntnis der die Insektenentwicklung beeinflussenden Faktoren. Biol. Zentralblatt XXVII.
- 1908. Experimentell-biologische Studien an Borkenkäfern III. Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstw. VI.
- KNOCHE 1900. Beiträge zur Generationsfrage der Borkenkäfer. Forstwiss. Zentralbl. XXII.
- 1904. Dasselbe. *ibid.* XXVI.
- 1907. Fortpflanzungsverhältnisse bei Borkenkäfern. *ibid.* XXIX.
- 1908. Über Borkenkäferbiologie und Borkenkäfervertilgung. *ibid.* XXX.
- MAC DOUGALL 1898. Über Biologie und Generation von *Pissodes notatus*; über *Pissodes piniphilus*. Forstlich-naturwiss. Zeitschr. VII.
- NÜSSLIN 1897. Über Generation und Fortpflanzung der *Pissodes*-Arten. Forstlich-naturwiss. Zeitschr. VI.
- 1904. Die Generationsfrage bei den Borkenkäfern. Forstwiss. Zentralbl. XXVI.
- 1905. a) Beiträge zur Generationsfrage der Borkenkäfer. Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstw. III.
 b) Der Fichtenborkenkäfer *Tomicus typographus* L. i. J. 1905 in HERRENWIES und PFULLENDORF. *ibid.* III u. IV.
- 1907. Einmalige oder wiederholte Begattung bei Borkenkäfern, insbes. bei *Ips typographus* L. *ibid.* V.
- VON OPPEN 1883. Zur Lebensdauer des *Hylobius abietis*. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen XV.
- 1885. Untersuchungen über die Generationsverhältnisse des *Hylobius abietis*. *ibid.* XVII.
- 1887. Dasselbe. *ibid.* XIX.
- SCHEWYREUV 1905. L'énigme des scolytiens (russisch).
- SEVERIN 1908. Le genre *Dendroctonus*. Bull. Soc. centrale forest. de Belgique.

Vortrag des Herrn SPEMANN (Würzburg):

Neue Versuche zur Entwicklung des Wirbeltierauges.

Im vorigen Jahre konnte ich⁶⁾ die überraschende Tatsache mitteilen, daß bei *Rana esculenta* die Linsenbildung anders verursacht sei als bei *Rana fusca* und *Bombinator*. Während bei diesen letzteren Arten die Linsenbildung unterblieb, wenn aus der Medullarplatte die Augenanlage entfernt und damit die Bildung eines Augenbeckers verhindert oder verkümmert worden war, entwickelte sich bei *Rana esculenta* nach derselben Operation eine typische Linse aus der Epidermis. Bei *Rana fusca* und *Bombinator* bedürfen also die Zellen der Epidermis, welche normaler Weise die Linse liefern, hiezu zum mindesten der Mitwirkung des Augenbeckers, bei *Rana esculenta* nicht. Da eine solche Verschiedenheit zwischen so nahe verwandten

Arten höchst auffallend ist, so bleibt strengste Kritik zur Vermeidung von Fehlern bei Experiment und Schlußfolgerung geboten; dem sollten einige Experimente des letzten Sommers dienen, die ich zunächst besprechen möchte.

Für's erste galt es festzustellen, ob die augenlose Linse von *Rana esculenta* nicht wenigstens indirekt vom Auge abhängt, indem „die Linsenbildung auf der normalen Seite durch den Augenbecher ausgelöst wurde, und dann auf der operierten Seite, wo der Augenbecher fehlt, die Linse gewissermaßen als Pendant mit entsteht“ (6, p. 385 Anm.). Zur Entscheidung dieser Frage wurde bei einer größeren Anzahl von Neurulen die vordere Region der Medullarplatte mit der Glasnadel herausgeschnitten, möglichst vollständig, doch unter Schonung der angrenzenden Epidermis. 40 Embryonen überlebten die Operation, 29 von diesen sind nicht beweisend, weil ein Rest der Augenanlage stehen geblieben war, 5 ergaben ein negatives Resultat, jedenfalls infolge direkter oder indirekter Schädigung der Linsenanlage. In den übrigen 6 Fällen jedoch entwickelte sich jederseits eine schöne deutliche Linse.

Damit bestätigt sich, daß bei *Rana esculenta* die Bestimmung gewisser Epidermiszellen zu Linsenbildungszellen von Neurulastadium ab nicht durch das Auge geschieht, sondern daß sie ganz innerhalb der Epidermis selbst liegt.

Es bliebe nun streng genommen noch festzustellen, ob schon im Neurulastadium eine Zellgruppe in der Epidermis zur Linsenbildung bestimmt worden ist, gleichviel wie, im Zusammenhang mit der Augenanlage oder vom Ganzen des Keims aus oder als Abkömmling bestimmter Anlagen im Ei, oder ob diese Bestimmung erst nach der Operation vor sich geht, unter dem Einfluß der Umgebung oder des Ganzen. Die Frage wird sich wohl durch Transplantation der praesumptiven Linsenanlage im Neurulastadium entscheiden lassen, falls diese technisch ausführbar ist. Da die Umgebung und das Ganze des Keims durch Wegnahme der Anlagen beider Augen und fast des ganzen Hirns außerordentlich stark verändert ist, so glaube ich allerdings, daß man ohne Gefahr des Irrtums schon jetzt bei *Rana esculenta* im Neurulastadium von determinierten Linsenbildungszellen sprechen kann.

Diesem Verhalten von *Rana esculenta* steht nun das von *Rana fusca* und *Bombinator* gegenüber. Der Unterschied braucht freilich kein prinzipieller zu sein, wie ich schon früher betonte (6, p. 383); im Stadium der weit offenen Medullarplatte sind vermutlich bei allen Amphibien gewisse Zellen des Ectoderms zu Linsenbildungszellen bestimmt, bedürfen aber in verschieden hohem Maß der Mitwirkung

eines Augenbeckers, um die Entwicklung zur Linse wirklich einzuschlagen. Dem über *Rana fusca* Gesagten habe ich im Augenblick nichts Neues hinzuzufügen; an *Bombinator* dagegen habe ich zahlreiche neue Defektversuche angestellt, an der Neurula und nach Ausbildung der primären Augenblase.

Von ersterem Experiment, bei dem die rechte Vorderhälfte der Medullarplatte mit der Glasnadel herausgeschnitten wurde, besitze ich jetzt im Ganzen 46 Embryonen. Bei 20 von ihnen war ein Augenrest stehen geblieben und hatte eine Linse erhalten; diese Linse hielt annähernd die richtigen Proportionen zum Augenbecher ein, während bei *Rana esculenta* in ähnlichen Fällen die Linse manchmal größer war als der Augenbecher. Bei den übrigen 26 Embryonen, die für unsern Zweck in erster Linie in Betracht kommen, war der rechte Augenbecher in 20 Fällen ganz entfernt, in 5 Fällen war er so klein, daß er sicher die Haut nicht erreicht hatte, 1 Fall war zweifelhaft. Von der Linse nun fehlte in 23 Fällen jede Spur, 3 Fälle waren zweifelhaft, 2 davon allerdings nur für eine sehr skeptische Betrachtung. In einem Fall handelt es sich höchst wahrscheinlich um eine rudimentäre Retina; im andern liegt ein dickwandiges Bläschen vor, das nicht aussieht wie eine Linse, das ich aber nicht identifizieren kann; im 3. Fall ist die tiefe Schicht der Epidermis kaum merklich verdickt, ungefähr da wo die Linsenwucherung zu erwarten wäre, indeß auf der normalen Seite an der abgeschnürten Linse schon die Differenzierung von Fasern beginnt. Auf diesen letzteren Fall will ich zurückkommen; ich halte es nicht für unwahrscheinlich, daß die etwas verdickten Zellen die Linsenbildungszellen sind.

Eine Bestätigung und Erweiterung erhalten diese Ergebnisse durch Defektversuche in späterem Stadium. Nach dem Vorgang von W. H. LEWIS³⁾ wurde unmittelbar nach Schluß der Medullarwülste ein Hautlappen über der primären Augenblase abgelöst, zurückgeschlagen und nach Entfernung der Augenblase wieder aufgeheilt. *Bombinator* eignet sich besonders gut für diesen Versuch, weil sich bei ihm im Gegensatz zu *Rana esculenta* beide Schichten der Haut leicht im Zusammenhang vom Auge ablösen lassen. Infolgedessen kann bei einiger Sorgfalt mit Sicherheit der gefährliche Fehler vermieden werden, daß die tiefe Schicht am Auge hängen bleibt und mit ihm entfernt wird, worauf natürlich gerade beim Vorhandensein spezifischer Linsenbildungszellen das Unterbleiben der Linsenbildung zu erwarten ist. Zur richtigen Beurteilung dieses Versuchs sei das Ergebnis eines Kontrollversuchs vorausgeschickt. In 3 Fällen wurde das freigelegte Auge nicht entfernt, sondern der abgelöste Haut-

lappen gleich wieder in seine alte Lage und zur Verheilung gebracht; es war also die etwaige direkte Schädigung der Linsenbildungszellen durch die Operation dieselbe wie beim Defektversuch. In allen 3 Fällen entwickelte sich auf der operierten Seite eine Linse, die von derjenigen der normalen Seite nicht zu unterscheiden war. Ganz anders nun in den 12 Fällen, in welchen die Augenblase entfernt wurde; in keinem einzigen entstand eine Linse oder eine Wucherung, die ihrem histologischen Charakter nach ohne weitere Anhaltspunkte als Linsenanlage angesprochen werden könnte. Daraus folgt wohl, daß noch im Stadium der primären Augenblase etwa vorhandene Linsenbildungszellen zu ihrer Entwicklung der Mitwirkung eines Augenbeckers bedürfen. Andererseits läßt es sich sehr wahrscheinlich machen, daß in jenem Stadium direkt nach Schluß der Wülste doch schon spezifische Linsenbildungszellen vorhanden sind, die etwas kaudal von der Anlage der Riechgrube liegen. Diese letztere wird durch die Wegnahme der Augenblase in eigentümlicher Weise in ihrer Entwicklung beeinflußt. Sie bildet nämlich dann nicht einen soliden Zapfen, der nur an seiner Basis mit der Epidermis zusammenhängt, sondern eine Leiste, die bis ziemlich weit nach hinten lateral mit der Haut in Verbindung steht und allmählich verstreicht; in 10 Fällen von jenen 12 war diese Abweichung vom Normalen zu beobachten. Im Anschluß an diese Leiste nun und ein wenig dorsal von ihr wird die tiefe Schicht der Epidermis noch einmal verdickt, in verschiedenem Maße, manchmal kaum merklich, manchmal bis zur Bildung eines kleinen Zapfens. Ohne weiteres ließe sich diese Wucherung, wie gesagt, nicht als Anlage der Linse erkennen; doch wird diese Auffassung sehr wahrscheinlich durch folgendes Experiment. Beim Abheben der Haut war in einem Fall ein ganz kleines Stück aus der Kuppe der Augenblase herausgebrochen und an der Haut haften geblieben; es wurde absichtlich da gelassen und mit der Haut nach Entfernung der Augenblase zur Einheilung gebracht. Dabei kam es in das große Loch am Hirn zu liegen, mit dessen Wundrändern seine eigenen Ränder verschmolzen. Das Ergebnis war ein kleiner Augenbecher in Zusammenhang mit dem Hirn, der eine Linse besaß, die sich noch nicht von der Haut abgelöst hatte. Da das Stückchen Augenbecher sehr fest an der Haut gehaftet hatte — sonst wäre es nicht an ihr hängen geblieben — ist es nicht wahrscheinlich, daß es seine Lage gegen die Haut verändert hat; es wird also auch die mit ihm verbundene Linse aus den normalen Linsenbildungszellen entstanden sein. Diese Linse schließt nun unmittelbar an das kaudale Ende der Riechleiste an, liegt also an der Stelle, wo bei den

Embryonen mit völlig herausgenommener Augenblase die Epidermis in Wucherung geraten war. Dadurch wird es aber fast sicher, daß jene gewucherten Zellen Linsenbildungszellen waren.

Dieses Experiment muß natürlich wiederholt und variiert werden; nur andeutungsweise will ich erwähnen, daß es noch in anderer Richtung von Interesse ist. Für die vergleichend-anatomische Beurteilung der Linse wird es ein beachtenswertes, wenn auch kein ausschlaggebendes Kriterium sein, daß sie im Anschluß an das Hinterende der leistenförmigen Riechanlage entsteht. In entwicklungs-physiologischer Hinsicht aber läßt sich mittels des Versuchs prüfen, ob die Kuppe der Augenblase, welche normaler Weise zu einem Teil der Retina geworden wäre, noch im Stadium der Operation, also nach Schluß der Medullarwülste, im Stande ist, *Tapetum nigrum* zu bilden. Nach meinem einen Fall läßt sich das noch nicht entscheiden, weil nicht mit Sicherheit auszuschließen ist, daß das Tapetum vom Hirn aus gebildet wurde; und ferner, weil nicht sicher ist, ob dieses Tapetum, welches im Gegensatz zu dem der normalen Seite jetzt noch pigmentlos ist, später Pigment erzeugt hätte.

Dieselbe minimale Verdickung der Epidermis dicht hinter der Riechanlage habe ich nun, wie oben erwähnt, auch einmal beobachtet, nachdem schon im Neurulastadium die Augenanlage entfernt, ein zweites Mal, nachdem sie durch Umdrehung eines Stücks der Medullarplatte nach hinten gebracht worden war. Rückschließend können wir nun auch diese Verdickung mit größter Wahrscheinlichkeit für die Wucherung der Linsenbildungszellen erklären, die wohl schon die Tendenz zur Linsenbildung in sich tragen, aber doch zu ihrer Ausführung der Mithilfe des Augenbeckers bedürfen.

Ist hiermit der Unterschied zwischen *Rana esculenta* und *Bombinator* unverkennbar, so ist er doch nicht prinzipieller Natur; es handelt sich um ein mehr oder weniger, vielleicht um zwei Stufen einer Entwicklungsreihe. Es scheint mir lohnend, noch eine größere Anzahl von Tieren, bei denen die geschilderten Defektversuche technisch ausführbar sind, auf das Verhalten der Linsenbildungszellen hin zu untersuchen.

Wäre als erstes Versuchsobjekt nicht *Rana fusca*, sondern *Rana esculenta* gewählt und damit gleich anfangs erkannt worden, daß es schon im Neurulastadium determinierte Linsenbildungszellen gibt, so wäre man vielleicht nicht so bald auf den Gedanken gekommen, zu untersuchen, ob auch andere Stellen der Haut unter dem Einfluß des Augenbeckers zur Linsenbildung befähigt sind. Zur Lösung dieser Frage haben HERBST¹⁾ und ich⁵⁾ embryonale Transplantation vorge-

schlagen, welche dann LEWIS³⁾ als erster in origineller Weise ausführte. Er verpflanzte nämlich (mit Ausnahme von einem Fall) nicht fremde Haut aufs Auge, sondern er brachte das Auge unter fremde Haut, indem er die freigelegte primäre Augenblase in frühestem Stadium am Hirn abschnitt und unter die abgehobene Haut des Rumpfes nach hinten schob. Dabei erhielt er in zahlreichen Fällen eine Linse, die manchmal mit der Haut noch in Zusammenhang stand.

Ich habe im Sommer 1906 dieses Experiment wiederholt, und zwar in der Kombination, daß ich das Auge von *Rana esculenta* unter die Bauchhaut von *Bombinator* brachte, und habe in zahlreichen Fällen eine Linse erhalten; doch war dabei verdächtig, daß manchmal eine Linse auch dann entstand, wenn das Auge die Haut gar nicht in wirksamer Weise berührt haben konnte, z. B. wenn es mit der Retina nach innen gerichtet war. Ich ging dann dazu über, an Esculentaembryonen Bauchhaut aufs freigelegte Auge zu transplantieren, da mir diese Operation leichter in allen Einzelheiten kontrollierbar erschien: die technischen Schwierigkeiten, welche LEWIS diese Operationsweise aufgeben ließen, sind mit meiner Methode verhältnismäßig leicht zu überwinden. Auch bei diesen Experimenten erhielt ich mehrere Male Linsen; aber stutzig machte mich, daß manchmal auch keine entstanden, wo sie zu erwarten gewesen wären, und manchmal welche entstanden, wenn Auge und Epidermis durch eine Schicht Peritonealzellen getrennt geblieben waren. Deshalb enthielt ich mich in meiner letzten Mitteilung ausdrücklich jeder Entscheidung in dieser Frage. Im letzten Sommer, 1907, untersuchte ich nun Haut und Auge direkt nach der Operation auf Schnitten, und fand zu meiner Überraschung, daß bei *Rana esculenta* gerade dann, wenn die Haut über dem Auge recht schön glatt und leicht abgeht und keinen Defekt zeigt, nur ihre obere Schicht abgelöst worden ist, und daß die tiefe Schicht, welche eben die Linsenbildungszellen enthält, nur sehr schwierig und bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen sicher entfernt werden kann; bei *Bombinator* halten die Hautschichten fester zusammen und lösen sich auch leichter vom Auge. Die neuen, unter allen Kautelen angestellten Versuche des letzten Sommers ergaben denn auch ein völlig anderes Resultat, als die der vorhergehenden Jahre.

Von *Bombinator* liegen mir Schnittserien von 16 operierten Embryonen vor. In einem Fall war der Embryo einen Tag nach der Operation konserviert worden; die Schnitte bestätigen, was schon das Aussehen des ungeschnittenen Keims erwarten ließ, daß die Bauchhaut dem Auge glatt und unmittelbar auflag. Dasselbe läßt

sich nach dem ganzen Verlauf des Versuchs auch für die übrigen Fälle voraussetzen, doch sollen vorsichtshalber 6 Fälle unberücksichtigt bleiben; 4, bei denen das Auge etwas ventralwärts gedreht war, einer, wo es in der Tiefe lag, und einer, wo es durch eine Zellschicht von der Haut getrennt war. Es bleiben also 9 Fälle, in denen die Lage des Auges genau derjenigen auf der normalen Seite entspricht, was namentlich in jüngeren Stadien außerordentlich deutlich ist. In allen diesen 9 Fällen war wohl mit Sicherheit die Entwicklung einer Linse zu erwarten, falls Haut und Augenbecher dazu befähigt sind; in keinem einzigen trat sie ein. In 6 Fällen war die Haut überhaupt ganz unverändert; in 2 Fällen ließ sich eine kaum merkliche Verdickung der Haut und stärkere Färbbarkeit einiger Kerne nachweisen; in einem Fall war die Verdickung deutlicher.

Ähnlich waren die Ergebnisse bei *Rana esculenta*. 33 Embryonen wurden operiert. Davon wurden 2 kurz nach der Operation konserviert; der eine in Schnitte zerlegte zeigte wieder, wie schon von außen zu erwarten war, das glatte Anliegen der transplantierten Epidermis am Auge. In 7 Fällen war laut Protokoll nur die oberflächliche Schicht der Epidermis entfernt worden; in allen diesen Fällen ergab die Schnittuntersuchung, daß sich eine ganz normale Linse entwickelt hatte. Von den übrigen 24 Fällen sollen wieder vorsichtshalber 6 linsenlose ausgeschieden werden; 5, bei denen der Augenbecher etwas ventralwärts gedreht ist, und einer, bei dem ein Stückchen aus der Kuppe der Augenblase ausgerissen war. Von den übrigen 18 Fällen zeigten 14 die transplantierte Haut ganz unverändert, 4 in verschiedener Weise verändert. In einem Fall, welchen ich für den wichtigsten von den vieren halte, war die Epidermis etwas verdickt, einige Kerne dichter gedrängt und stärker gefärbt; in 3 Fällen war eine kleine, knöpfchenförmige Wucherung vorhanden. Diese letzteren 3 Fälle sind sehr verschiedenwertig; in zweien möchte ich die Wucherung nicht für eine Linsenanlage erklären, in einem ist sie zweifellos eine solche. Wenn man aber dagegen die 14 Fälle hält, wo sicher eine Linse zu erwarten gewesen wäre und doch die Haut ganz unverändert blieb, ist es sehr wahrscheinlich, daß in dem einen Fall trotz aller Vorsicht ein kleiner Fetzen der tiefen Epidermisschicht an der Augenblase hängen geblieben war. Die geringfügige Veränderung der Epidermis in dem erstgenannten Fall muß dagegen wohl auf einen Einfluß des Augenbeckers zurückgeführt werden.

Immerhin ist das Ergebnis dieser ausgesuchten 27 Versuche im Wesentlichen ein negatives; für *Bombinator* und *Rana esculenta* ist es nicht nachzuweisen, ja es ist sogar sehr unwahrscheinlich, daß

der Augenbecher aus Bauchhaut eine Linse erzeugen kann. Meine Ergebnisse weichen also hierin von den LEWIS'schen ab. Nun muß man sich freilich hüten, von *Bombinator* und *Rana esculenta* ohne weiteres auf *Rana palustris* und *sylvatica* zu schließen. Wenn tatsächlich die Andeutung einer Wucherung der transplantierten Epidermis, die bei meinen Versuchen mehrmals zu beobachten war, auf einen Einfluß des Augenbeckers hinweist, so könnte dieser Einfluß bei anderen Amphibien auch noch einen Schritt weiter führen. Auch könnten sich die verschiedenen Stellen der Rumpfhaut gegen einen solchen Einfluß etwas verschieden verhalten. Aber immerhin läßt die Differenz, in der LEWIS mit H. D. KING²⁾ steht, eine erneute Prüfung der einschlägigen Verhältnisse bei den amerikanischen Froscharten als wünschenswert erscheinen. Denn wenn H. D. KING bei *Rana palustris* nach Entfernung der Augenanlage im Neurulastadium tatsächlich eine Linse erhalten hat, so läßt sich das abweichende Ergebnis von LEWIS an derselben Spezies nach Entfernung der Augenblase nur so erklären, daß in einigen seiner Versuche leicht zu übersehende Fetzen der tiefen Schicht am Auge hängen geblieben waren, und was bei diesem Experiment vorgekommen wäre, ließe sich auch für das andere nicht von vorne herein ausschließen.

Vor kurzem hat LEWIS⁴⁾ eine neue Serie von Experimenten an *Rana sylvatica* veröffentlicht, bei denen ebenfalls die freigelegte Augenblase abgeschnitten und nach hinten unter die Haut geschoben wurde, aber nicht so weit wie früher, sondern nur bis in die Gegend der Hörblase; dabei entstand in zahlreichen Fällen eine Linse. Dieses Ergebnis kann ich wenigstens mit Wahrscheinlichkeit für *Bombinator* bestätigen. Ehe mir die Versuche von LEWIS bekannt wurden, habe ich im Sommer 1907 ähnliche angestellt, für den Fall, daß sich die Bauchhaut als unfähig zur Linsenbildung erweisen sollte. Gleich nach Schluß der Medullarwülste wurde auf der rechten Kopfseite ein rechteckiges Stück Bauchhaut abgelöst, und umgekehrt wieder aufgepflanzt. Die Partie über dem Auge, also die etwaigen Linsenbildungszellen, lagen vor der Mitte des Stücks, so daß sie nach der Transplantation hinter das Auge zu liegen kamen. Der vordere Rand des Stücks ging durch die Anlage der Riechgrube, der untere durch die des Saugnapfs, der hintere durch die der Hörblase. Es wurden also Teile dieser drei Organanlagen bei der Transplantation mit verlagert, und konnten, falls sie selbstdifferenzierungsfähig waren, nachher als Marken dienen. Nach einigen Tagen sahen die operierten Tiere sehr merkwürdig aus; sie hatten rechts oben auf dem Kopf ein kleines Stück Saugnapf, etwas darunter ein kleines Stück Riech-

grube, der Rest der beiden Organe lag an der normalen Stelle. Auf Schnitten zeigte sich, daß auch die Hörblase halbiert war; das vordere Stück lag neben der Mundhöhle. Diese umgedrehte Haut hatte nun da, wo sie die Augenblase berührte, eine Linse geliefert; in einem jüngeren Fall war die Linse noch in breitem Zusammenhang mit der Haut, in einem älteren war sie abgelöst, in einem noch älteren besaß sie differenzierte Linsenfäsern. Die Linsen waren jedenfalls nicht aus den normalen Linsenbildungszellen entstanden; das läßt sich aus der exzentrischen Lage der primären Augenblase unmittelbar nach der Operation schließen, und außerdem (infolge der Selbstdifferenzierungsfähigkeit des transplantierten Stücks der Hörblasenanlagen) in 8 Fällen noch aus den Schnitten des konservierten Embryo direkt ablesen. Wieweit nach hinten die Haut noch zur Bildung einer Linse befähigt ist, müssen weitere Versuche zeigen.

Bei *Bombinator* ist also nach meinen Versuchsergebnissen wahrscheinlich zwar nicht die Haut des Rumpfes, wohl aber die des Kopfes hinter dem Auge befähigt, unter dem Einfluß des Augenbeckers eine Linse zu bilden. Ich will nun in diesem Sommer versuchen, ob sich dasselbe Experiment auch bei *Rana esculenta* einwandfrei ausführen läßt. Im Fall des Gelingens könnten hier eventuell 2 Linsen entstehen, eine hintere durch Selbstdifferenzierung aus den praedestinierten Linsenbildungszellen, und eine vordere aus indifferentem Material unter dem Einfluß des Augenbeckers. Sollte es nicht möglich sein, wenigstens in einigen Fällen beide Schichten der Epidermis zugleich sicher abzulösen, was ja Vorbedingung des Gelingens ist, so ließe sich wenigstens versuchen, die tiefe Schicht der Epidermis wie bei meinen andern Transplantationen besonders zu entfernen, und Kopfhaut von *Bombinator* umgedreht aufzupflanzen. So ließe sich eventuell wenigstens die Fähigkeit des Augenbeckers von *Rana esculenta*, eine Linse zu erzeugen, feststellen; wenn diese auf Bombinatorhaut wirken kann, dann wahrscheinlich auch auf die der eigenen Spezies.

Sollte sich aber herausstellen, daß bei *Rana esculenta*, wo die Linse auch ohne Auge entstehen kann, der Augenbecher nicht zugleich die Fähigkeit der Linsenerzeugung besitzt, so müssen wir doch schon aus den bisher festgestellten Tatsachen schließen, daß ein solcher Zustand wenigstens als Übergang existiert hat. Denn da für *Salmo salar* (MENCL) und *Rana esculenta* die eine, für *Rana sylvatica* (LEWIS) und *Bombinator* die andere Fähigkeit nachgewiesen ist, so wird der, welcher jenem Schluß entgegen will, zu dem kaum annehmbaren getrieben, daß das Auge im Stamm der Wirbeltiere mehrmals unabhängig entstanden ist. Über die theoretische Be-

deutung dieser Feststellung habe ich mich schon früher⁷ geäußert; nähere Ausführungen und eingehende Berücksichtigung der Literatur verspare ich auf die ausführliche Arbeit.

Literatur.

1. C. HERBST. 1901. Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig 1901.
2. H. D. KING. 1905. Experimental Studies on the Eye of the Frog Embryo. Arch. f. Entw. Mech. Bd. 19.
3. W. H. LEWIS. 1904. Experimental Studies on the Development of the Eye in Amphibia. 1. On the Origin of the Lens. Am. Journ. Anat. Vol. 3.
4. — 1907. Lens-Formation from Strange Ectoderm in *Rana sylvatica*. Am. Journ. Anat. Vol. 7.
5. H. SPEMANN. 1901. Über Correlationen in der Entwicklung des Auges. Verh. d. Anat. Ges. Bonn 1901.
6. — 1907. Neue Tatsachen zum Linsenproblem. Zool. Anz. Bd. 31.
7. — 1907. Zum Problem der Correlation in der tierischen Entwicklung. Verh. d. D. Zool. Ges. Rostock 1907.

Herr KORSCHULT (Marburg):

Erläuterungen zu den auf Grund der Untersuchungen der Herren C. MÜLLER, RUTTLOFF und LEYPOLDT über die Regenerationsenergie und Polarität des Ameliden Körpers vorgenommenen Demonstrationen, welche sich vor Allem auf die Umkehrung der Polarität als Folge von gewissen Transplantationsversuchen beziehen. Die betreffenden Versuche werden bald im Archiv für Entwicklungsmechanik ausführlich mitgeteilt werden.

Herr HAECKER (Stuttgart):

Bemerkungen zu den Demonstrationen von H. MATSCHECK und I. SCHILLER:

Über die »Vierergruppen« der Copepoden unter natürlichen und künstlichen Bedingungen.

(Mit 10 Figuren im Text.)

Jeder Zellenforscher und jeder Vererbungstheoretiker, und ebenso jeder, der ein Lehrbuch verfaßt oder biologische Vorlesungen zu halten hat, wird es als ein Bedürfnis anerkennen, daß der vielumstrittene Reifungsprozeß, das Reduktions- und Konjugationsproblem, wenigstens bei einem zoologischen Objekte einer entgeltigen Klarlegung entgegengeführt wird und zwar bei einem Objekte, welches unzweideutige, jedermann zu demonstrierende und von jedermann zu beschaffende Bilder liefert. Manche werden daran zweifeln, ob dies überhaupt mit unsern technischen Mitteln möglich ist, nachdem seit über zwanzig Jahren Hunderte von Forschern in ebenso begeisterter wie mühseliger Arbeit sich dem Gegenstand scheinbar vergeblich gewidmet haben. Ich bin

aber der festen Überzeugung, daß wir, wenn auch langsam, der Lösung dieser Frage entgegengehen und daß insbesondere eine Untersuchung der Copepoden auf möglichst breiter vergleichender Basis zum Ziele führen wird. Wir haben es uns daher zur Aufgabe gemacht, von verschiedenen Seiten her aufs Neue in dieses Gebiet einzudringen, und zwar kam uns dabei als eine unentbehrliche Vorarbeit die Untersuchung von E. WOLF über »die Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden«¹ zu statten. Wir sind durch diese Arbeit in die Lage versetzt worden, zu jeder Zeit des Jahres brauchbares Material in die Hand zu bekommen.

Wir möchten Ihnen heute an einigen Präparaten zeigen, daß die Copepoden tatsächlich klare Bilder liefern, was die Zahlen- und Formverhältnisse der Chromosomen anbelangt. Wir werden uns dabei ausschließlich auf zwei Punkte beschränken.

Eine Reihe von Präparaten, welche Herr H. MATSCHECK angefertigt hat, zeigt die Anordnung der Chromosomen der Copepoden zu der Zeit, zu welcher die Eier aus den Ovidukten in die Eisäcke übertreten und befruchtet werden, also die Metaphase der ersten Richtungsteilung oder, wie man auch sagen kann, die Bereitschaftsstellung der Chromosomen des unreifen Eies.

Bei den Cyclopiden² sind hier die stäbchenförmigen, längsgespaltenen und quergekerbten Chromosomen einander paarweise in zwei Ebenen gegenübergestellt (biseriale Anordnung, Fig. 1). Ich habe diese Chromosomen früher wegen ihrer Vierteiligkeit mit den bekannten Vierergruppen anderer Formen verglichen, will aber, da die Bezeichnung »Vierergruppen« inzwischen sehr vieldeutig geworden ist, den Ausdruck *Syndeten* (wegen der paarigen Verbindung der Chromosomen) benützen und die durch ihre Gegenüberstellung oder paarweise Verbindung (Parasyndese) gebildeten Chromosomenformen (Doppelstäbchen, Ringe, typische Viererkugeln) vorläufig als *Syndetenpaare* bezeichnen³. Bei einigen marinen Centropagiden hat VOM RATH⁴ in dem betreffenden Stadium typische, in einer Phalanx aufgestellte Viererkugeln gefunden und wieder andere Verhältnisse sind bei den Harpacticiden (*Canthocamptus*) zu beobachten.

¹ Zool. Jahrb. (Syst. Abt.). 22. Bd. 1905.

² Vgl. RÜCKERTS und meine Arbeiten, sowie die Untersuchung von H. BRAUN, Über die spezifischen Chromosomenzahlen in der Gattung *Cyclops*. Zool. Anz. Bd. 32. 1907.

³ Vgl. Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Zool. Jahrb. Suppl. 7. 1904. S. 200.

⁴ VOM RATH, O., Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. Arch. mikr. Anat. Bd. 46. 1895.

Es hat nun H. MATSCEK — und das ist der eine Punkt, den wir Ihnen demonstrieren wollen — den Zusammenhang speziell zwischen den Bildern bei den Cyclopiden und denjenigen bei den Centropagiden endgültig aufklären können. Es gelang ihm speziell bei



Fig. 1.

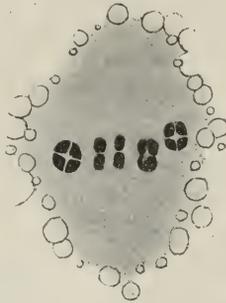


Fig. 2.



Fig. 3.

Fig. 1. »Biseriale Anordnung« bei *Cyclops*. Schematisch.

Fig. 2. Metaphase der 1. Teilung von *Heterocope*.

Fig. 3. Metaphase der 1. Teilung bei Centropagiden. Schematisch, zum Vergleich mit Fig. 1.

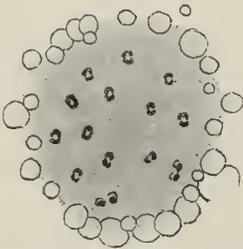


Fig. 4.

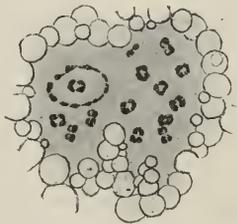


Fig. 5.

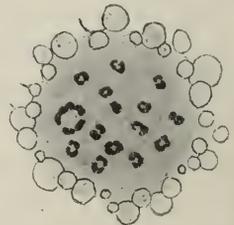


Fig. 6.

Fig. 4—7. Metaphasen der 1. Teilung von *Diaptomus coeruleus* (Fig. 4), *D. castor* (Fig. 5—6) und *D. gracilis* (Fig. 7).

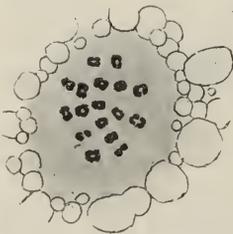


Fig. 7.

Heterocope, Eiablagen zu erzielen und typische, in einer Platte angeordnete Viererkugeln aufzufinden (Fig. 2). Es geht aus diesen Befunden zunächst hervor, daß der Vorwurf einer zu großen Schematisierung, welcher wiederholt O. VOM RATH gemacht worden ist, ein ungerechter ist. Sodann aber ließ sich, unter Berücksichtigung einiger *Diaptomus*- und *Cyclops*-Arten, der Nachweis führen, daß diese

Viererkugeln je zwei einander opponierten Syndeten entsprechen, daß sie also in Wirklichkeit achttellige Gebilde, Oktaden, oder Syndeten-Paare sind (Fig. 3).

Bei der Untersuchung der erwähnten Diaptomus-Arten ergaben sich nebenbei interessante Zahlenverhältnisse. Von unseren 3 häufigsten einheimischen Arten besitzt *Diaptomus coeruleus* 14 ringförmige Syndetenpaare (Fig. 4), *D. castor* 14 solche Paare und außerdem einen großen, wahrscheinlich dreiteiligen Ring (Fig. 5, 6), *D. gracilis* 17 Syndetenpaare (Fig. 7).

Ein weiterer Punkt, den wir Ihnen vorführen möchten, bezieht sich auf die Stellung, welche die Reifungsteilungen der Metazoen gegenüber den übrigen Kernteilungstypen einnehmen. Seit vielen Jahren bin ich immer wieder für die Anschauung eingetreten, daß die Reifungsteilungen der Metazoen auf der einen Seite eine sehr große Ähnlichkeit mit den Teilungsvorgängen der Protozoen haben¹, und daß auf der andern Seite die heterotypische Form der ersten Reifungsteilung gegenüber den embryonalen und generativen Mitosen nicht jene prinzipielle Sonderstellung einnimmt, welche ihr von manchen zoologischen und namentlich botanischen Autoren zugewiesen wird.

Herr Dr. SCHILLER hat nun frühere Versuche, die Cyclops-Eier

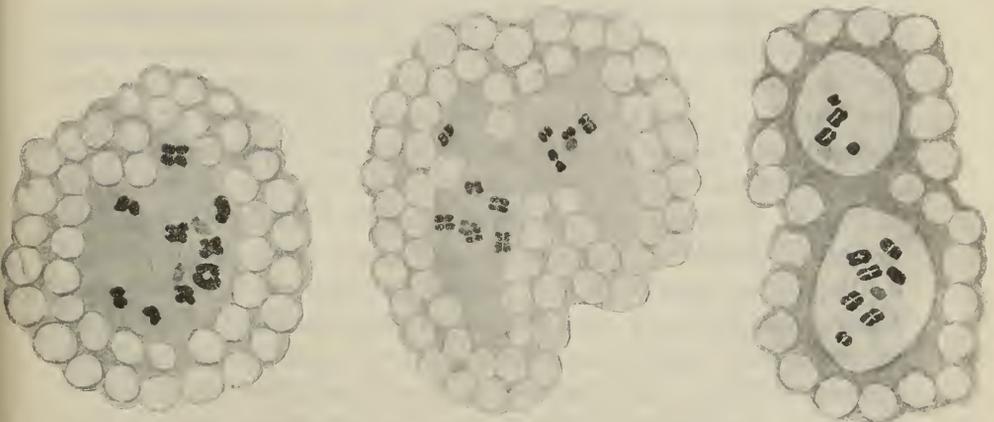


Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 8. Furchungszelle von *Cyclops viridis* nach Ätherisierung.

Fig. 9. Furchungszelle von *Cyclops strenuus* nach Amputation einer Antenne.

Fig. 10. Urogenitalzellen von *Cyclops strenuus* nach teilweiser Amputation eines Eisackes.

¹ Vgl. Über vorbereitende Teilungsvorgänge bei Tieren und Pflanzen. Verh. Zool. Ges. 1898 u. a. a. O. Es sei besonders noch darauf hingewiesen, daß bei verschiedenen Protozoen (*Aulacantha* nach BORGERT, *Sphaeromyxa* nach SCHRÖDER, *Amoeba* nach CALKINS, *Opalina* nach METCALF) auch bei solchen Teilungen, welche nicht den Charakter von »Reifungsteilungen« haben, die Verteilung der Chromosomen nicht nach dem Längsspalte zu erfolgen scheint.

während der Entwicklung mit Agentien zu behandeln, wieder aufgenommen und es ist ihm, wie er bereits vor einiger Zeit mitgeteilt hat¹, gelungen, die längsgespaltene; bivalenten Chromosomen der Furchungs- und Genitalzellen in ausgesprochene Vierergruppen umzuwandeln. Wir werden Ihnen drei derartige Bilder vorführen, von denen das eine dem Eisack eines ätherisierten Tieres entstammt (Fig 8), die andern beiden von Tieren, welche durch Amputation einer Antenne, bzw. durch teilweise Amputation eines Eisacks irritiert worden waren (Fig. 9, 10). Jedenfalls sprechen auch diese Ergebnisse für die Richtigkeit der Auffassung, daß die Chromosomentypen der Reifungsteilungen nicht die ihnen zugeschriebene Ausnahmestellung einnehmen.

Vortrag des Herrn O. MAAS (München):

Über den Bau des Meduseneis.

(Mit 7 Figuren im Text.)

Die Experimente der Materialentnahme am sich entwickelnden Ei haben in den letzten Jahren in ihren Ergebnissen wie in ihrer Deutung eine auffällige Wandlung erfahren. Man hatte früher trotz der sicheren Befunde von ROUX über Halbbildungen am Froschei, hauptsächlich durch die ersten Ergebnisse am Echinodermenkeim, dann aber durch analoge Tatsachen am Ei bei Knochenfischen, Amphioxus, Medusen eine Gleichwertigkeit der Eiteile, resp. Blastomeren kennen gelernt, und war geneigt, alles Entgegenstehende nur als Ausnahme zu deuten. Nachdem man aber Einsicht in die früher vernachlässigten und auch schwerer zugänglichen Verhältnisse des Keims der Würmer und Mollusken gewonnen hat, scheint sich eine andere Auffassung Bahn zu brechen, und zwar wie es oft geht, das direkte Extrem der früheren; eine Annahme, wonach eine von vornherein bestehende Ungleichwertigkeit der Blastomeren (auch bezüglich ihrer Ersatzfähigkeit, »prospektiven Potenz«), von Ungleichheiten im Eibau ableitbar, als Regel anzusehen wäre: »Die älteste, ehrwürdigste Säule der Lehre von der Isotropie des keimenden Eies, das Ei der Echiniden, hat bedenkliche Risse bekommen« (s. BARFURTHS Referat 1906/07) und eine so eigenartige und deterimierte Entwicklung wie die von *Ascaris*, wird von ZUR STRASSEN (1906) zum Ausgangspunkt einer Analyse der Formentwicklung gemacht. Darnach muß es allerdings scheinen, als sei die bei Medusen inszenierte Entwicklung ein Ausnahmefall, der »in der Natur höchst selten, wohl nur bei einigen Coelenteraten verwirklicht ist« (l. c. 323).

¹ Über künstliche Hervorrufung von Vierergruppen bei *Cyclops*. Zool. Anz. Bd. 32. 1908.

Der Unterschied in der Auffassung liegt aber wohl nicht so sehr in den Objekten, die zu Experiment und Analyse gedient haben, als in der veränderten Fragestellung und tieferen Einsicht, die gerade durch die Vielheit der Objekte erreicht worden ist. Viele Beobachter sind von der ausschließlichen Bewertung des Kerns für die Differenzierungsorgänge abgekommen; die »mosaic theory« des Keims ist sonach nicht mehr »handicapped« (WILSON, 1904) durch die Annahme einer qualitativ ungleichen Kernteilung. Das früher ganz vernachlässigte, oder als isotrop angesehene Plasma hat eine höhere Schätzung erfahren, indem man in vielen Tiergruppen einen schon für die Eizelle charakteristischen Bau erkannte, ohne damit zum Prinzip der organbildenden Keimbezirke zurückzukehren. Insbesondere hat man eingesehen, daß die Fähigkeit der Ganzlieferung aus Teilprodukten beim Experiment von zwei unter sich ganz verschiedenen Dingen in der plasmatischen Beschaffenheit abhängig ist, nämlich erstens vom Vorhandensein bestimmter Stoffe in den Teilprodukten, und zweitens von der Möglichkeit, daß diese Stoffe sich in den Teilprodukten zur normalen Lagerung umordnen können (s. hierüber in den Lehrbüchern von MAAS 1903, Kap. VI—IX, bes. p. 32, 45, 70 und PRZIBRAM 1907, Kap. VIII, p. 89 und bei FISCHER 1903/04).

Beide Bedingungen können ganz unabhängig von einander wirken; so z. B. sind bei Ctenophoren offenbar in $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{4}$, wohl auch in $\frac{1}{8}$ noch die Baustoffe wie im ganzen Ei vorhanden, aber es fehlt infolge einer gewissen »Starre« des Plasmas (DRIESCH 1896) an der nötigen Einstellung zur Normalanordnung; bei vielen Mollusken ist umgekehrt eine gewisse räumliche Ausgleichsfähigkeit vorhanden, aber schon der einen der beiden ersten Blastomeren fehlen gewisse Stoffe, und dadurch wird sie zu einer normalen Ganzbildung unfähig.

(Eine weitere Frage ist die, ob nicht auch solche Stoffe nachträglich vom übrigen Plasma, wohl unter Einfluß des Kerns, noch nachgeliefert werden könnten, »stoffliche Ausgleichsfähigkeit«.)

Es bestehen nun in Kompliziertheit der Anordnung und Möglichkeit der Umordnung von plasmatischen Stoffen zahlreiche Abstufungen bei verschiedenen Tiergruppen, und darum bilden auch die Eier der Medusen keine Ausnahmen, sondern lassen sich als Glieder einer Reihe (allerdings als Anfangs-, resp. Endglieder) einfügen. Zudem kann ich nunmehr zeigen, daß auch innerhalb der Medusengruppe der Eibau zahlreiche Abstufungen zeigt, die teilweise zu den Verhältnissen bei Ctenophoren, und teils zu denen der Echinodermen überleiten.

Schon aus früheren Versuchen bei Medusen ging hervor, daß eine gewisse Einschränkung der Ausgleichsfähigkeit eintritt a) bei

verschiedener Ausstattung der Teilprodukte mit Plasma, so bei *Aegina* durch eine ausnahmsweis ungleiche Äquatorialteilung mit nachfolgender experimenteller Trennung der beiden $\frac{4}{8}$ (MAAS 1902, b) mit fortschreitender Entwicklung, sogar bei der regulablen *Clytia*, so daß also $\frac{4}{32}$ viel weniger ausgleichsfähig sind, wie $\frac{1}{8}$ mit dem gleichen Plasmaanteil (wohl deswegen, weil die räumliche Umordnungsfähigkeit Einbuße erlitten hat) (MAAS 1906), und endlich c) bei verschieden Objekten, wie dies schon R. ZOJA in seinen schönen, ersten Medusenversuchen gezeigt hat, 1895, b., S. 16).

Namentlich die Eier der Geryoniden waren ihm und später auch mir (1906) als schwerer regulable Objekte aufgefallen; ich habe mich darum seit längerer Zeit an diesen versucht; doch ist die Materialbeschaffung bei diesen holoplanktonischen Formen mit Schwierigkeiten verbunden, da man kräftige, ablaichfähige Exemplare und gesunde Eier in genügender Zahl nicht so leicht erhält. Wie stets, so bin ich auch hierbei den Herren der Neapler Station, besonders Dr. LOBIANCO zu großem Dank verpflichtet.

Es handelt sich in erster Linie um die Arten *Geryonia* (*Carmarina* aut.) *hastata*, und *Liriope cerasiformis* (+ *mucronata* aut.). Die Eier der ersteren sind recht groß, nach meinen Maßen noch größer als die Messungen METSCHNIKOFFS (1886) ergeben, fast 0,5 mm im Durchmesser, die der andern Art recht klein (kaum über 0,1 mm); beides hat seine Vorteile und Nachteile. Die Isolierung von Blastomeren kann nach ZOJA mit der zugeschärften Nadel erfolgen; doch kommt es hierbei nach meinen Erfahrungen darauf an, den richtigen Zeitpunkt der Teilung zu treffen; sonst erfolgt ein völliges Zerfließen des Plasma. Sicherer ist, bei genügendem Material die Anwendung Ca-freien Seewassers, die aber nur kürzere Zeit erfolgen darf, mit nachfolgendem Spülen durch die Pipette.

Bezüglich der Isolierungsexperimente kann ich ZOJAS Ergebnisse bestätigen: bei *Geryonia* wie *Liriope* kann noch aus $\frac{1}{2}$ Blastomer eine richtige kleine Meduse mit sich öffnendem Mund, mit Schirmhöhle, Nesselring und Tentakelsprossen erzielt werden, allerdings lange nicht in allen Fällen; doch mag dies in der Schwierigkeit der Aufzucht solcher zoologischen Objekte in kleinen Aquarien liegen; denn es braucht im günstigsten Fall drei Tage, bis dieses Stadium erreicht ist. Aus $\frac{1}{4}$ Blastomer konnte ich niemals eine wirkliche Meduse erhalten, immerhin aber eine Larve mit geschlossenem Entodermsack, mit Gallerte und einem an der Subumbrellarseite differenzierten Entoderm. Aus $\frac{1}{8}$ Blastomer und geringeren Stücken erzielte ich nie etwas anderes als kugelige Haufen von verschieden großen Zellen, die nach einiger Zeit eingingen. Es ist dies im Vergleich zur Fähig-

keit anderer Medusenkeime, bei denen noch aus $\frac{1}{8}$, ja sogar $\frac{1}{16}$ eine normale, ansatzfähige Larve und ein Hydropolyp entsteht, ein auffälliges Resultat, auch deswegen, weil bei *Liriope* laut METSCHNIKOFF in der Normalentwicklung im 8 Zellstadium noch keine Differenzierung zwischen den Blastomeren eingetreten sein soll, sondern die Entodermbildung durch Abtheilung des Endoplasmas erst am 8- zum 16zelligen Stadium erfolgt, und auch da nur in einigen Zellen, während die andern ihren indifferenten Charakter noch bewahren.

Verlagerungsexperimente sind von ZOJA überhaupt nicht ange stellt worden; sie sind auch mir viel schwerer gelungen, als bei meinen früheren Versuchsreihen an *Aegineta* und *Chytia*; denn der Zusammenhalt der Furchungszellen ist hier viel inniger und niemals kommt es von selbst zu einer solchen »Blastomerenanarchie«, wie sie bei manchen Hydromedusen schon ohne Eingriff beobachtet worden ist (s. 1886, S. 38). Die Verlagerung gelang mir hier nur durch vereinigte Anwendung Ca-freien Seewassers und der Pipette in befriedigender Weise und zwar am besten im 8- und 16zelligen Stadium, bzw. dazwischen; jedoch ist sie auch noch in späteren Stadien (24—32) möglich; einzellige Reihen habe ich allerdings hier nie erzielt.

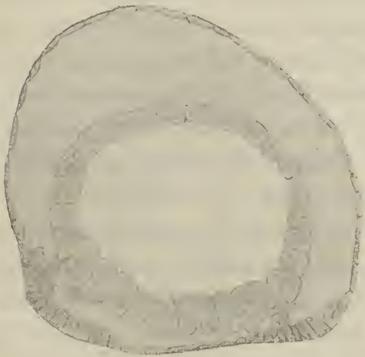


Fig. 1. Larve von *Liriope* (3. Tag nach Verlagerung), Ectodermverdickung in mehrere Herde geteilt. Optischer Schnitt, Profil.



Fig. 2. Ein ähnliches Exemplar, Ansicht vom subumbrellaren Pol aus.

Das Resultat ist ziemlich übereinstimmend nicht eine ganz normale Meduse oder Larve, wie s. Z. bei *Aegineta*, sondern zeigt sich nach zeitlichen Verschiebungen in gewissen Unregelmäßigkeiten, besonders in ectodermalen Teilen. An der Subumbrellarseite sieht man anstatt des typischen Entodermringes mit seinen (bei *Liriope*) 4 Knöpfen der Tentakelanlagen, eine Sichel- oder Halbmondform (Fig. 2), manchmal auch mehrere Wülste anstatt des einen Rings, in asym-

metrischer Verteilung, oder es erscheinen, wenn ein Ring zustande gekommen ist, an ihm nicht die regelmäßigen Verdickungen für die Tentakel, sondern ganz unregelmäßig verteilte Wülste. Auch das Entoderm ist öfters noch an solchen Larven vom zweiten bis dritten Tag in mehrere Herde gruppiert, meist einen größeren in Hohlkugelform und einen kleineren danebenliegenden (Fig. 3). Solche Entoderm-

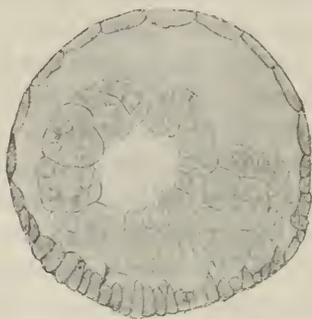


Fig. 3. *Liriope*-Larve vom 2.—3. Tag nach Verlagerung. Entoderm in 2 Herde geteilt.

unregelmäßigkeiten kommen aber auch sonst bei Züchtungen (wahrscheinlich ebenfalls infolge von Störungen beim Herauspipettieren früher Stadien) vor und können sich ausgleichen, indem nach und nach die Entodermzellen zu einer einheitlichen Blase mit manchmal noch anhängenden einzelnen Zellen zusammentreten. Die Unregelmäßigkeiten im Ectoderm bleiben bestehen, wenigstens so lange die Züchtung die Lärvchen überhaupt am Leben erhielt (5—6 Tage).

Der Grund des verschiedenen Verhaltens der ectodermalen und entodermalen Teile nach Verlagerung auf so frühen Stadien, liegt wohl nicht darin, daß die ersteren dabei mehr gestört würden, sondern darin, daß das Ectoderm der Medusen mit seinen verschiedenartigen Subumbrellarbildungen überhaupt viel differenzierter ist, wie das Entoderm, an dem bei seiner Einfachheit so zu sagen nicht viel zu verderben ist.

Aus den bisherigen Untersuchungen über die Normalentwicklung (FOL 1873 und METSCHNIKOFF 1886) ist nichts bekannt, was ein solch eindeutiges Experimentresultat beschränkter Potenz der Keimeteile erklären würde. Ich habe schon darum die gewöhnliche Entwicklung von der Eiablage ab untersucht und manches gefunden, was von den Angaben obiger Autoren abweicht. Das abgelegte, unbefruchtete Ei, sowohl von *Geryonia* (Fig. 4) als *Liriope* besteht nicht bloß aus zwei Schichten, dem gewöhnlichen dichteren Exoplasma, und dem lockeren, auch von größeren Einlagerungen erfüllten Endoplasma,

sondern zeigt noch eine fast homogene dritte Schicht, exzentrisch innerhalb des Endoplasma gelegen. Besonders deutlich erscheint diese dritte Schicht bei den großen Geryoniaeiern, wo sie am Totalpräparat bei den verschiedenartigsten Reagentien, und einmal erkannt, auch im Leben hervortritt. Bei *Liriope* ist sie schon durch die Kleinheit des Objekts nicht immer so deutlich von dem schaumigen Endoplasma

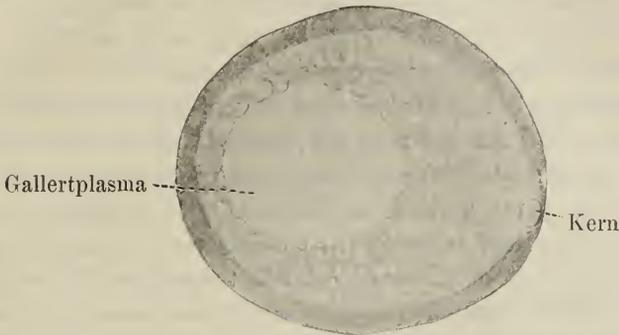


Fig. 4. Ei von *Geryonia hastata*, unbefruchtet, mit den 3 Plasmen.

unterscheidbar, aber an Schnittserien des ganzen Eis und auch bei Totalansicht des zweigeteilten Stadiums sehr gut darstellbar. Es kann sich bei der Regelmäßigkeit des Auftretens und der Lage nicht um ein Kunstprodukt handeln, resp. um einen zusammengeflossenen Wabeninhalt, da wo die Maschen besonders weit wären; auch ist das Färbungsvermögen ein anderes und besonderes von dem der Dotterkörner verschieden: Endoplasma ist es nicht. Doch darf es auch nicht als ein von der Rinde abgetrenntes Exoplasma angesehen werden derart, wie sich bei den Teilungen ein besonderes Plasma um den Kern herum erkennen läßt (s. u. S. 122). Daß es sich nicht um ein solches kinetisches Plasma handelt, geht außer aus seiner vom Kern entfernten Lage auch aus weiteren Versuchen hervor.

Bei künstlicher Parthenogenese mit $MgCl_2$ zerlegt sich das Exoplasma in mehrere Herde, je mit Anteilen des Chromatins; das betreffende dritte Plasma verhält sich aber dabei ganz passiv, ist an den Strömungsvorgängen und der Astrosphärenbildung ganz unbeteiligt; höchstens wird es, wenn sich verschiedene Zellterritorien bilden, passiv und sekundär in solche hineingebracht. Ferner kann man durch Spätbefruchtung (Spermaeinwirkung, wenn die Eier etwa 18^h gewartet hatten) eine anormale Furchung mit zurückbleibender Plasmateilung erzielen. Gerade dies dritte Plasma bleibt dann bei den Teilungen am meisten zurück, oft gänzlich ungefurcht als ein gallertiger Kern im Innern, während das Endoplasma mit seinen Dotterkugeln der Teilung des Exoplasmas noch nachträglich folgen kann.

Nach alledem und besonders nach der Lagebeziehung zur späteren Gallerte möchte ich diese Schicht als eine Art »Gallertplasma« bezeichnen (der Name Hyaloplasma ist ja in anderem Sinne vergeben), dessen Existenz durch die in der Ontogenie so frühzeitig erscheinende Schirmgallerte bedingt ist. Durch dessen exzentrische Lagerung erhält das Geryonidei schon vor der Reifung und Befruchtung einen ausgesprochen polaren Bau. Die Eier sind meistens rund, die ovalen Formen, die häufig auftreten, sind nicht die Regel. Dies zeigt sich darin, daß die Schichtung der Plasmasorten von der Form gänzlich unabhängig ist; es können die 3 Schichten sowohl in der Achse (längsovale Eier) als senkrecht zu ihr (querovale Eier) als auch schief liegen, so wie bei den durch Druck veränderten Eiern von Echinodermen (BOVERI), wo auch Strukturachse und geometrische Achse nicht zusammenfallen, der Kern liegt stets in der Richtung der Strukturachse, ganz an der Peripherie (mit der Bildung der Richtungskörper, ja sogar der Spindel nicht früher beginnend, als bis das Spermatozoon eingedrungen ist.) Bei *Geryonia* liegt der Kern wie in einer Lücke des Exoplasmas (Fig. 4), bei *Liriope* ist an dieser Stelle eine besondere Vorwölbung nach innen zu erkennen; es scheint sogar nach manchen Bildern (wofür die Kleinheit des Objektes günstig wäre), als sei das Exoplasma in 4 radial-symmetrischen Keilen hier stärker entwickelt, ganz entsprechend der späteren Verteilung des Ectoderms in der Subumbrella der Larve. Auch die erste Furchungsspindel steht genau senkrecht zur Schichtungsachse, so daß das »Gallertplasma« wie alles übrige auf die zwei ersten Blastomeren gleichmäßig verteilt wird. Je nachdem es sich um längsovale, querovale oder kugelige Eier handelt, kann man so zwei sehr schlanke, zwei breite oder zwei normale Blastomeren erhalten. Schon die nächste Teilung kann, auch wenn Exoplasma und Endoplasma gleichmäßig in den 4 Zellen enthalten sind, mit dem »Gallertplasma« ungleich verfahren, sicher ist dies aber bei der dritten Furche der Fall.

Auch der Verlauf der späteren Furchung und der Blattbildung läßt im Gegensatz zu den Angaben von FOL und METSCHNIKOFF stets eine polare Anordnung erkennen. Laut FOL entsteht aus einer in allen Stadien gleichwertigen 32 zelligen Blastula das Entoderm in zwei aufeinander folgenden ungleichen Radialteilungen durch Delamination, so daß die Furchungshöhle zur Entodermhöhle wird. Diese Angabe nebst schematischen Abbildungen, die noch in manchen Lehrbüchern bis heute mitgeführt werden, ist bereits von METSCHNIKOFF (1886) wesentlich berichtigt worden. Die Entodermbildung geschieht laut seiner Darstellung nicht auf einmal, sondern nach und nach, durch radiäre Teilung zuerst einzelner Blastodermzellen,

und zwar schon bei derjenigen Furche beginnend, die das 16zellige Stadium zum 32zelligen überführt. Die Bildung erfolgt aber auch nach seinen Angaben regellos von allen Seiten, »multipolar« und führt nach Ausprägung einer unregelmäßigen Entodermmasse zu einem Stadium zweier in allen Radien durchaus gleichgebauter Hohlkugeln, Ectoderm und Entoderm, zwischen denen sich ebenso gleichmäßig die Gallerte abscheidet. Die Ectodermverdickung für die Subumbrellar-anlage ist dann eine spätere Differenzierung, wenn sich die Entodermblase exzentrisch verlagert und an das Ectoderm angelegt hat. Nach meinen Ermittlungen über die Normalentwicklung, über die an anderer Stelle ausführlicher berichtet werden soll, ist diese exzentrische Lage von vornherein durch die exzentrische Lage des »Gallertplasmas« gegeben, oder mit anderen Worten: »die polare Anordnung der Larve wird nicht nach einem indifferenten Stadium der zweiblättrigen Hohlkugel in der Ontogenese neu erworben, sondern leitet sich direkt von der Polarität des Eis her; sie ist bereits dort, wenn auch natürlich nicht im einzelnen topographisch festgelegt, »skizziert«, und bleibt, wenn sie auch in den Wechselfällen der Entwicklung etwas verwischt werden kann, doch typischerweise stets erhalten.

Dies zeigt sich schon in den erwähnten frühen Stadien, wonach mitunter die 4, jedenfalls aber die 8 ersten Zellen nicht mit allen Plasmen gleichmäßig bedacht werden, sondern das Gallertplasma der Anordnung im Ei entsprechend mehr der einen Gruppe zukommt und damit auch die Verteilung des Endoplasmas ungleichmäßig macht. Anders wäre auch das übereinstimmende Resultat von ZOJA und mir über die Unfähigkeit der $\frac{1}{8}$ -Blastomeren nicht zu erklären. Auch die Entodermbildung selbst ist laut meinen eigenen Bildern durchaus polar. Obschon zunächst alle Zellen einen endoplasmatischen Anteil haben, wird doch bei den radiären Teilungen die eine Seite des Eies in auffälliger Weise bevorzugt (Fig. 5). Auch die Gallert-

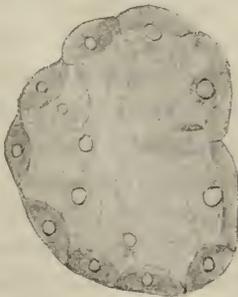


Fig. 5. Polar bevorzugte Entodermbildung des Keimes von *Liriopis*.

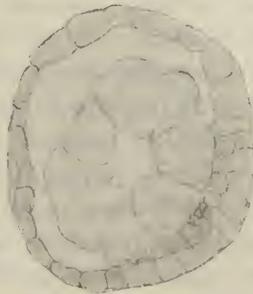


Fig. 6. Exzentrisch-(polare) Gallertbildung im zweiblättrigen Keim von *Liriopis*.

abscheidung geschieht exzentrisch, wenn das Entoderm gesondert ist, seine Hohlkugelform jedoch noch nicht erreicht hat, so daß es der einen Seite des Ectoderms, und zwar der differenzierteren, näher liegen bleibt (Fig. 6). Gallertauscheidung und Entodermordnung verlaufen nicht immer parallel; manchmal kann letztere etwas vorausgehen und schon eine weite Hohlkugel erzielt sein, wenn nur ganz wenig Gallerte zwischen dieser und dem Ectoderm abgeschieden ist; in anderen Fällen ist schon viel Gallerte da, während das Entoderm eine noch fast solide Masse, ans Ectoderm angedrängt, bildet. Man kann eine frühe Gallertabscheidung, die sich offenbar noch von den Substanzen im Ei herleitet und darum kaum mit einer Größenzunahme der Larve verbunden ist, von einer späteren, bei der Wasseraufnahme von außen hinzutreten muß und bei der sich eine starke Aufblähung zeigt, wohl auseinanderhalten. So wie die Lage der Gallerte bei der Larve der des Gallertplasmas im Ei ungefähr entspricht, so stimmt auch die Ectodermverstärkung an der einen Seite, die zum Subumbrellarring führt, mit der erwähnten Verstärkung des Exoplasmas im Ei am anderen Pol überein. Es entspräche dann die sogenannte »animale« Seite des Eies der Subumbrella der Meduse, was ja mit deren starker ectodermaler Differenzierung in Einklang steht; der hier durchgebrochene Mund ist eine späte Neubildung und entspricht nicht dem ursprünglichen vegetativen Pol und Hauptort der Entodermbildung (Gastrulamund). Darüber wie über darauf fußende »Homologien« speziell mit den Ctenophoren bedarf es noch weiterer Angaben. Jedenfalls aber besteht hier eine ziemlich determinierte Furchung und eine Beziehung der Organsysteme der Larve zum Aufbau des Eies.

Der auffallende Gegensatz dieser Trachomeduse zu dem Verhalten der Polypomedusen wäre zunächst so zu deuten, daß hier ein Polypenstadium gar nicht zustande kommt, sondern die Entwicklung sofort auf eine Meduse, und zwar eine solche mit stark und früh entwickelter Gallerte »hinsteuert«. Die Meduse selbst ist ein viel starres und weniger ausgleichsfähiges System als der labile und regenerationsfähige Polyp, dem ein noch plastischeres Larvenstadium, der zweiblättrige Schlauch der Planula, vorangeht, das hier durch die vorzeitige Gallertentwicklung ebenfalls unterdrückt ist.

Diese Auffassung wird durch die Experimente an Eiern der Polypomedusen bestätigt, sowohl durch die älteren Angaben von ZOJA an *Clytia*, *Laodice*, *Mitrocoma*, wie durch meine eigenen an *Clytia*, wie durch die gelegentlichen einiger Amerikaner (HARGITT, BROOKS und RITTENHOUSE), welche letztere aber nicht den auch hier

im Lauf der Entwicklung auftretenden Unterschied berücksichtigen. Ich selbst hatte gefunden, daß nach einer Furchungsperiode großer Labilität eine gewisse Einschränkung eintritt, dann aber wieder eine sehr große Ausgleichsfähigkeit (s. 1906 und Referat DRIESCHS 1906). Im Zusammenhalt mit den Beobachtungen über Normalentwicklung und neu von mir angestellten Experimenten an *Rathkea* ist dies so zu deuten, daß, abgesehen von der im Entwicklungsverlauf sich geltend machenden Starre, durch die Entodermbildung und deren Vorbereitung eine gewisse Ungleichheit im Zellmaterial selbst auftritt; die Entodermbildung geschieht zudem da polar. Später, wenn die Zweiblättrigkeit erreicht ist, ist die Larve wieder in allen Regionen gleichwertig (nur muß ein Stück natürlich beide Elementarorgane enthalten); die Planula ist noch sehr »plastisch«, wie auch die Untersuchungen TORREYS zeigen (1907). Es hängt nach ihm bei *Corymorpha* noch durchaus von äußeren Umständen ab, was oraler, was Ansatzpol wird. So besteht also, trotz der zeitweiligen Einschränkung, doch im ganzen eine viel größere Gleichwertigkeit der Keimteile als bei den Geryoniden.

Auch was sich über den Bau des ungefurchten Eies ermitteln läßt, stimmt damit überein. Nach allen Literaturangaben, auch nach den neuesten sorgfältigen Zusammenstellungen von TRINCI (1907), die sich allerdings mehr mit dem Kern befassen, ist das Plasma der Eier der Polypomedusen von einfacherem Bau und zeigt höchstens eine Differenzierung in einen Randsaum und in ein mehr oder minder mit Körnchen beladenes Endoplasma. Da bisher aber auch beim Geryonidenei ein polarer Bau nicht bekannt war, so habe ich doch noch durch eigene Nachuntersuchung bei Eiern von *Clytia*, *Rathkea* und anderen Leptolinen mich davon überzeugt, daß hier in der Tat ein »drittes« Plasma vollständig fehlt; ja auch der Unterschied von Exo- und Endoplasma hier minder ausgesprochen und eigentlich nur negativ ist, indem dem ersteren die Dottereinlagerungen fehlen. Die eigenartige schaumige Struktur des Endoplasmas, wie sie den Eiern der Trachylinen zukommt, wird hier vermißt, und ein Gallertplasma als »organbildender Stoff« ist hier überhaupt überflüssig.

Darin wäre also ein durchgreifender stofflicher Unterschied zwischen dem Ei der Leptolinen mit Generationswechsel und dem der Trachylinen mit direkter Entwicklung gegeben; aber mit der Regulationsfähigkeit geht dies doch nicht parallel; denn wir wissen ja aus früheren Teilungs- und Verlagerungsexperimenten an der Trachomeduse *Aegineta* (MAAS 1902), daß dort eine sehr weitgehende Ersatzmöglichkeit der Keimzellen untereinander und zum Ganzen besteht und von einer Determination keine Rede sein kann. Hier waren allerdings von mir auch

nur die zwei allen Medusen zukommenden Plasmaschichten beschrieben worden, und für den starken Exoplasmamantel eine ganz besondere Labilität als Ursache des guten Ausgleichs.

Eine Nachuntersuchung dieses Eies an frischem und konserviertem Material hat mir nun gezeigt, daß auch hier noch eine dritte gallertige Plasmaschicht unterschieden werden kann. Diese ist allerdings von der inneren Wabenschicht nicht so scharf gesondert, auch

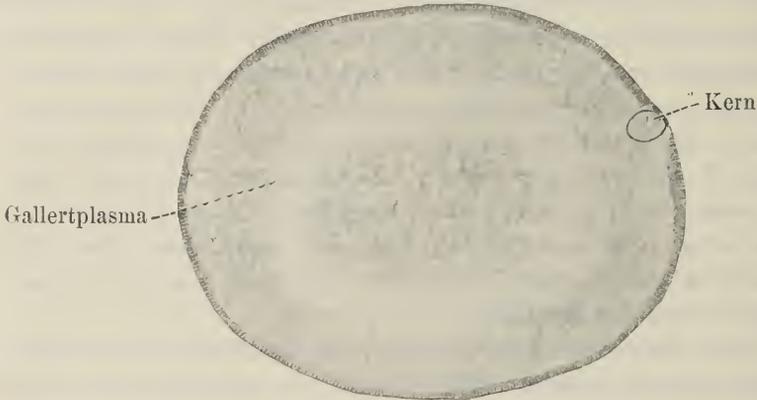


Fig. 7. Ei von *Aegineta flavescens* mit den 3 resp. 4 konzentrisch angeordneten Plasmen.

nicht stets sichtbar, sondern scheint sich manchmal mehr mit dem Endoplasma, resp. seinem Wabeninhalt zu vermischen und dann wieder deutlich herauszutreten; alsdann liegt sie aber niemals exzentrisch, sondern, wie ich nach Schnittbildern und zahlreichen Rekonstruktionen sagen kann, als eine konzentrische Hohlkugel inmitten des schaumigen Endoplasmas, so daß Endoplasma sie von innen ausfüllt und von außen umgibt (Fig. 7).

[STSCHELKANOWZEFF hat neuerdings (1906) bei *Aegineta* außer Exo- und Endoplasma ebenfalls noch eine dritte Plasmaart beschrieben. Soviel ich der russisch geschriebenen Abhandlung entnehmen kann, hat diese aber mit Gallerte gar nichts zu tun, sondern umgibt den Kern, d. h. die Spindel, als eine Art Kinetoplasma, das ich vom Exoplasma ableiten würde, gerade in Anbetracht der Bilder, die ich auch bei diesem Objekt bei künstlicher Parthenogenese mit $MgCl_2$ erhalten habe. Man sieht alsdann das Exoplasma simultan sich spalten und besondere Territorien auch im Innern mit zugehörigem Endoplasma bilden. Auch bei der Furchung der Geryoniden ist ein solches Kinetoplasma um die Kerne innerhalb des Endoplasma noch außer dem Gallertplasma zu beobachten, so daß man dann von

4 Plasmen reden müßte, wenn man nicht das um den Kern befindliche einfach zum Exoplasma rechnet.

Nicht recht erklären kann ich mir St.'s Angabe, daß bei der Furchung gerade das Exoplasma ungeteilt bleiben soll und bis zum Morulastadium die Blastomeren eigentlich nur innerhalb des Endoplasma existieren. Auch mechanisch und cytologisch kann ich mir das nicht vorstellen. Ich habe gerade umgekehrt durch verzögerte Befruchtung auch hier eine Anzahl Bilder erhalten, wo die Furchen wohl von außen einschnitten, aber nicht ins Innere gelangten, sondern vor der Gallertschicht Halt machten, also eine durch Hemmung entstandene superfizielle Furchung. Eine Furchung, wie sie St. beschreibt, könnte ich mir nur denken, wenn die Außenschicht eine Art Hülle wäre, die nach ihrer Abscheidung mit dem eigentlichen Eiplasma gar nichts mehr zu tun hätte. So steht es nach den neuesten Ermittlungen von GOLDSCHMIDT und POPOFF (1908) mit der sogenannten hyalinen Plasmaschicht der Seeigeleier; diese darf aber darum entgegen der Meinung H. E. ZIEGLERS (1904) mit dem Exoplasma des Meduseneies durchaus nicht verglichen werden; dieses ist vielmehr eine von allem Anfang an, schon vor der Befruchtung vorhandene und weiter bestehende Schicht des eigentlichen Eiplasmas.

Schließlich bemerke ich noch, daß es mir nicht sicher erscheint, ob St. dieselbe Spezies vor sich gehabt hat; verweise aber, um hier nicht in systematische Erörterungen einzugehen, auf eine gleiche Anmerkung betreffend METSCHNIKOFFS Spezies in meiner früheren Arbeit (1902, S. 3)].

Diese Beschaffenheit des *Aegineta*-Eies, bei dem also zwar das Gallertplasma vorhanden ist, jedoch nicht in exzentrischer und starrer Lage, sondern konzentrisch und labil und auch in verhältnismäßig kleinerer Menge, läßt sich recht gut auf die Weiterentwicklung des Eies beziehen. Bei diesen Narcomedusen wird die Gallerte lange nicht so früh und in so bestimmter Weise abgeschieden als bei Geryoniden. Letztere mit ihrem »blasigen Typus« der Entwicklung bilden das Extrem einer Reihe; davon absteigend finden sich bei verschiedenen Narcomedusen alle möglichen Abstufungen bis zu solchen mit gewöhnlicher schlauchförmiger Larve ähnlich der Planula der Hyroiden (s. die Arbeiten von METSCHNIKOFF, WOLTERECK, MAAS u. a.). Solche Larven entwickeln zunächst noch keine Gallerte, sondern sichern ihre planktonische Lebensweise durch Schwebfortsätze (sehr frühzeitig entwickelte starre Tentakel), während die Gallerte erst sehr viel später und spärlicher in Erscheinung tritt. »Darum« zeigen denn auch deren Eier kein besonderes Gallertplasma, sowenig wie die der Polypomedusen. Ebenso wie in dem Entwicklungs-

gang selbst gibt es auch dann im Eibau von diesem zum anderen Extrem zahlreiche Abstufungen. Auf Einzelheiten davon, z. B. auf die merkwürdig großen Eier von *Solmissus*, deren differenzierter Bau schon O. und R. HERTWIG bei ihren Medusenuntersuchungen aufgefallen ist (1878), soll noch an anderer Stelle eingegangen werden.

Auch das Ei von *Gonionemus* ist in dieser Beziehung lehrreich. Ich habe hiervon bei einem kurzen Aufenthalt in Wood'shole dank dem Entgegenkommen der amerikanischen Kollegen, besonders F. R. LILLIES, lebendes Material beobachten und konservieren können. Es zeigt nicht die einfachere Struktur des Polypomeduseneies, bei dem Exo- und Endoplasma eigentlich nur quantitativ unterschieden wären (s. o.), sondern hat eine richtige schaumige Endoplasmaschicht, deren Vacuolen in einer besonderen konzentrischen Region sehr groß und zahlreich sind. Nach innen nehmen sie ab und ganz im Innern findet sich wieder ein gewöhnliches Plasma, wie sonst im Ei mit zahlreichen körnigen und stark gefärbten Einlagerungen. Man hätte also hier eigentlich auch drei Zonen, deren innerste aber kein Gallert-, sondern das gewöhnliche Plasma darstellt¹ und darum nicht dem der Geryoniden entspricht. Vielleicht wäre sie durch Entwakuolisierung aus den Bauverhältnissen bei *Liriope* usw. ableitbar, so wie man annimmt, daß *Gonionemus* sekundär wieder zu einem vorübergehend sessilen Stadium in der Entwicklung gekommen ist; vielleicht ist es auch die erst beginnende Vakuolisierung, je nachdem man die Stellung von *Gonionemus* auffaßt. — Jedenfalls zeigen auch hier Eibau und Entwicklung übereinstimmend eine Zwischenstellung.

Von großem Interesse wären schließlich noch die Scyphomedusen in Beziehung auf Eibau und im Verhalten nach Eingriffen. Experimente sind aber hier schwierig durch die besonderen biologischen Bedingungen (z. B. Verbleiben der Furchungs- und Keimblattstadien auf den Mundarmen der Mutter). Einiges von mir gelegentlich beobachtete, z. T. auch von »Naturexperimenten«, scheint mir auf eine weitgehende Gleichwertigkeit der Blastomeren zu deuten. Der Eibau zeigt bei den meisten von mir untersuchten Arten (besonders *Aurelia*, *Cyanea*) keine zonare Schichtung, nicht einmal eine rechte Unterscheidung von Exo- und Endoplasma, sondern eine gleichmäßig dichte Anfüllung mit Körnern verschiedener Größe und Tinktion, von denen höchstens ein schmaler Randsaum freibleiben

¹ Diese 3 Schichten sind natürlich andere als die durch Zentrifugieren gewonnenen, wobei, der Schwerkraft entsprechend, gewöhnliches Plasma, Vakuoleninhalt, Körner getrennt werden. Hierüber werden wohl noch amerikanische Forscher berichten, die sich jetzt so viel mit der Zentrifuge befassen.

kann. Das Plasma selbst ist von gleichmäßig dichter Struktur durch die ganze Eizelle hindurch und nach dem eventuellen Mangel der Körner in einer schmalen Randzone darf man noch nicht von einem besonderen Exoplasma reden. Die Körner sind anders als bei den Trachylinen und erinnern viel mehr an die massiven Dotterkörner, denen wir sonst im Tierreich begegnen. Alle diese Formen haben ein festsitzendes Scyphostomastadium, z. T. mit der Fähigkeit auch seitlicher Knospung. Nur die Acraspede *Pelagia* hat wie die Trachylinen eine holoplanktonische Lebensweise mit Ausschaltung des festsitzenden Stadiums in der Entwicklung, und gerade bei ihr zeigt sich auch im Ei ein schaumigeres (Endo?) Plasma und eine viel weniger massive Ausbildung der Dotterkörner.

Wenn wir diese Befunde bei verschiedenartigen Medusen überblicken, so erscheint eine Beziehung der Plasmaausprägung im Ei zu der systematischen Stellung und besonders zu Lebensgewohnheiten und Entwicklungsmodus unverkennbar. Diese Beziehungen sind zu mannigfach und verwickelt, um unter eine Formel gebracht werden zu können, so daß man z. B. sagen könnte, die Medusen mit direkter Entwicklung haben ein bestimmt gebautes gallertiges schwebfähiges Ei, die mit Generationswechsel ein isotropes, mit Dotter gleichmäßig erfülltes sinkendes. Es ist ja wohl die direkte hypogenetische Entwicklung aus der mit Generationswechsel entstanden (wenn auch in anderer Weise, als es frühere embryologische Untersuchungen darstellten), und umgekehrt kann sich bei holoplanktonischen Gruppen wieder sekundär ein Festsitzen und Sprossen einstellen (s. parasitische *Cunininen*, oder *Gonionemus*). Es kann ferner ein Sinken des Eies auch bei pelagischen Tieren notwendig sein, wenn ihre Stadien die Tiefsee aufsuchen; es kann der Dotter sowohl beschwerend wirken, als auch in anderen Fällen durch Fettgehalt für spezifische Erleichterung sorgen; es kann das Schweben auch noch durch andere Dinge erreicht werden, außer durch Gallerte, so durch Schwebfortsätze.

Es existieren also innerhalb der Gruppen noch vielerlei Besonderheiten, die einen einheitlichen Gesichtspunkt erschweren; aber doch läßt sich ein gewisser Grundplan erkennen, der sich schon im Ei geltend macht, und auch in der Entwicklung bestimmend wirkt. Gerade die Medusen mit ihren verschiedenartigen Abstufungen sind dafür lehrreich, daß man damit nicht zu einem allgemeinen Prinzip der organbildenden Keimbezirke zurückzukehren braucht, sondern zeigen, daß eine strengere Lokalisation nur unter besonderen Verhältnissen stattfindet. Wohl aber beweisen sie die Bedeutung »organbildender Stoffe« und ihrer gesetzmäßigen Verteilung im Ei. Sie sind somit

auch ein Beitrag zur höheren Bewertung des Plasmas für die Entwicklung, im Gegensatz zur ausschließlichen Berücksichtigung des Kerns.

Literatur.

1907. BARFURTH, D., Regeneration und Involution 1906. In BONNET und MERKEL, *Ergebn. Anat. u. Entw.-Gesch.* Bd. 16.
1907. BROOKS und RITTENHOUSE, Structure and Development of *Turritopsis nutricola*. *Proc. Boston. Soc. Nat. Hist.* vol. 23.
1896. DRIESCH, H., Betrachtungen über die Organisation des Eis und ihre Genese. *Arch. Entw.-Mech.* Bd. IV.
1906. — Die Physiologie der tierischen Form. Aus: *Ergebn. Physiol.* 5. Jahrg.
1903. FISCHEL, A., Entwicklung und Organdifferenzierung. *Arch. Entw.-Mech.* Bd. 15.
1903. — Über den gegenwärtigen Stand der experimentellen Teratologie. *Verh. Deutsch. Pathol. Gesellsch.* V.
1873. FOL, H., Die erste Entwicklung des Geryonideneis. *Jen. Zeitschr. Med. Naturw.* Bd. 7.
1908. GOLDSCHMIDT, R. und M. POPOFF, Über die sog. hyaline Plasmaschicht der Seeigel. *Biol. Zentralbl.* Bd. 28.
1906. HARGITT, CH. W., The Organization and Early Development of the egg of *Clava leptostyla* Ag. *Biol. Bull.* Vol. 10.
1878. HERTWIG, O. und R., Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena.
1902. MAAS, O., Experimentelle Untersuchungen über die Eifurchung. *Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München* 1901.
1903. — Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte (*Entwicklungsmechanik*). Wiesbaden.
1906. — Experimentelle Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Medusen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 82.
1874. METSCHNIKOFF, E., Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 24.
1882. — Vergleichend embryologische Studien. 1. Entodermbildung bei Geryoniden. *Ibid.* Bd. 36.
1886. — Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitivorgane. Mit Atlas. Wien.
1907. PRZIBRAM, H., *Experimentalzoologie*. I. Embryogenese. Leipzig und Wien.
1888. ROUX, W., Über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der ersten beiden Furchungskugeln. *VIRCHOWS Arch.* Bd. 114.
1895. — *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik*. Leipzig.
1895. — Über die verschiedene Entwicklung isolierter erster Blastomeren. *Arch. Entw.-Mech.* Bd. I.
1902. — Über die Selbstregulation der Lebewesen. *Arch. Entw.-Mech.* Bd. XIII.
1906. STRASSEN, ZUR, Die Geschichte der T-Riesen von *Ascaris megalcephala* als Grundlage zu einer Entwicklungsmechanik dieser Spezies. *Zoologica*. Bd. 17.
1905. STSCHEKANOWZEFF, J., Beobachtungen über Bau und Entwicklung der Coelenteraten. (Russisch.) *Nachr. Ges. Freunde der Naturw. Moskau.* Bd. 110.

1907. TORREY, W. B., The development of *Corymorpha palma* from the egg. Univ. Calif. Publ. Zoology. Vol. 3.
1907. TRINCI, G., Studii sull' oocite dei Celenterati durante il periodo di crescita. Arch. Anat. Embriol. Vol. V.
1904. WILSON, E. B., Experimental Studies on Germinal Localization. 1. The Germ Regions in the Egg of *Dentalium*. Journ. Exp. Zool. Baltimore. Vol. I.
1904. — Idem. 2. Experiments on the Cleavage Mosaic of *Patella* and *Dentalium*. Ibid.
1905. WOLTERECK, R., Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 15. Vers.
1904. ZIEGLER, H. E., Die ersten Entwicklungsvorgänge am Echinodermenei, insbesondere die Vorgänge am Zellkörper. Jena. Festschrift für HAECKEL.
1895. ZOJA, R., Sullo sviluppo dei blastomeri isolati di alcune Meduse. Arch. Entw.-Mech. Bd. 1 u. 2.

Vortrag des Herrn EUGEN WOLF (Frankfurt a. M.):

Die geographische Verbreitung der Phyllopoden, mit besonderer Berücksichtigung Deutschlands.

Die Ordnung der Phyllopoden wurde 1806 von LATREILLE aufgestellt. Der erste Vertreter dieser Tiergruppe wurde jedoch schon 1709 von PETIVER kurz beschrieben und abgebildet. Immerhin sind diese zum Teil bis 10 cm großen Tiere der Wissenschaft verhältnismäßig spät bekannt geworden, was wohl darauf zurückzuführen sein dürfte, daß sie sich einesteils in Heide- und Steppengegenden, also kulturarmen Landstrichen vorzugsweise vorfinden, und daß andern-teils ihr Vorhandensein durch das meist schmutzige, trübe Wasser nur zu gut unsern Blicken entzogen wird.

1732 wurde durch FRISCH und 1737 von KLEIN über das Vorkommen von *Apus* berichtet, aber erst die heute noch mustergiltigen Darstellungen des Regensburger Pfarrer SCHÄFFER von *Apus* und *Branchipus* in den Jahren 1752—1756 vermittelten eine genauere Kenntnis dieser Formen und erweckten das Interesse weiterer Kreise für diese Tiere.

1819 wurde von LEACH das *Genus Artemia* hinzugefügt, die Art selbst war schon 1756 von SCHLOSSER beschrieben worden.

1820 stellte BRONGNIART das *Genus Limnadia* auf, dessen erster Vertreter schon 1804 durch HERMANN bekannt geworden war. 1837 folgte *Estheria* (RÜPPELL) bzw. *Cyxicus* (AUDOUIN), und 1845 als letztes das schon O. F. MÜLLER als *Lynceus* bekannte *Genus Limnetis*.

Hiermit waren die Grundpfeiler der Systematik gelegt, wenn sich auch die Kenntnis der Arten nur auf ungefähr 10 Formen beschränkte. Im Gegensatz zu andern Tiergruppen hatte eine andere

Seite der zoologischen Forschung, die Biologie, namentlich inbezug auf Lebensweise und Fortpflanzung schon zu dieser Zeit sehr schöne Erfolge aufzuweisen.

BAIRD, S. FISCHER, LOVÈN, LIEVIN, KING, KLUNZINGER, CLAUS, LILLJEBORG, GRUBE, BRAUER, PACKARD u. a. und in neuester Zeit namentlich SARS haben die Kenntnis der Arten in rascher Aufeinanderfolge vermehrt, so daß SIMON in seiner Monographie 1886 ungefähr 150 Formen aufzählt, unter denen sich allerdings eine Reihe von Synonymen, sowie manche zweifelhafte Arten befinden. Nach meinen bis auf die letzten Veröffentlichungen sich erstreckenden Ergänzungen besitzen wir nunmehr Kenntnis von 174 sicheren Arten, sowie 25 zweifelhaften Formen.

Die *Phyllopoden* vereinigen in sich eine überaus große Formenmanigfaltigkeit von so weitgehenden gestaltlichen Unterschieden, daß bei einer oberflächlichen Betrachtung ihre Zusammengehörigkeit überhaupt nicht in Frage kommen würde; denn neben den Apodiden mit ihrem großen Rückenschild weisen alle Formen der Branchipodiden überhaupt keine Bedeckung auf, die Limnadiden dagegen besitzen eine zweiklappige Schale, die ihnen eine solche Ähnlichkeit mit gewissen Muscheln verleiht, daß tatsächlich auch manche Formen schon als solche beschrieben worden sind.

Zwei Merkmale jedoch sind für ihre Zusammengehörigkeit von ausschlaggebender Bedeutung:

1. der übereinstimmende Bau der reichgegliederten Blattfüße, und
2. die charakteristischen überaus interessanten Lebensverhältnisse namentlich inbezug auf Vorkommen, Lebensdauer, Fortpflanzung usw.

Es würde hier zu weit führen den Verbreitungsbezirk jeder einzelnen Art zu erwähnen; wir müssen uns vielmehr darauf beschränken, den Gesamtbestand der verschiedenen Erdteile festzustellen, sowie die Ursachen zu ergründen, welche diese geographische Verteilung veranlaßt haben mögen.

Eine Zusammenstellung gibt uns nachstehende Tabelle.

Erdteil	Apodiden	Branchipodiden	Limnadiden	Gesamtzahl
Europa	5	13	6	24
Asien	8	11	20	39
Afrika	13	21	19	53
Amerika	12	17	22	51
Australien	2	5	18	25
Gesamtbestand				192

Was ersehen wir nun aus diesen Zahlen? In Wirklichkeit sind bis jetzt 33 Apodiden, 56 Branchipodiden und 85 Limnadiden also insgesamt 174 Arten bekannt. Die Differenz erklärt sich dadurch, daß sich gewisse Arten in verschiedenen Erdteilen vorfinden und so den oben angegebenen Gesamtbestand vergrößern. Ferner beweisen sie ohne weiteres, selbst wenn die außerordentlich verschiedene Größe der einzelnen Erdteile in Betracht gezogen wird, den verschiedenen Kulturstand der 5 Erdteile in der Weise, daß Erdteile mit großen unkultivierten Landstrichen auch eine große Anzahl von Phyllopoden aufweisen werden. So steht Afrika mit 53 Arten oben an, Amerika in seiner Gesamtausdehnung folgt mit 51, von Asien sind bis jetzt nur 39 bekannt, von dem kleinen Australien wurden 25 Arten beschrieben, Europa dagegen weist nur 24 Formen auf. Hierbei würde noch besonders zu berücksichtigen sein, daß der Bestand an Arten in Europa wohl endgültig festgelegt sein dürfte, während die übrigen Erdteile noch große unerforschte Strecken zu verzeichnen haben.

Sodann zeigt sich, daß eigentlich überall die Limnadiden als die ursprünglichsten Formen, deren Vorhandensein schon im Devon nachgewiesen werden konnte, bei weitem in der Überzahl auftreten, die Apodiden dagegen gegenüber den beiden andern an Zahl sehr weit zurückstehen.

Nunmehr möchte ich versuchen die Phyllopoden nach ihrem Auftreten und nach ihrer Lebensweise zu beurteilen.

Im Jahre 1904 hatte ich in Tübingen Gelegenheit, ihnen einige Feststellungen über die Biologie der Copepoden vorzutragen, die im wesentlichen darauf hinausliefen, daß bei ihnen Kaltwasserformen, Warmwasserformen und perennierende Formen unterschieden werden können. Die Phyllopoden unter diesen Gesichtspunkten betrachtet lassen ähnliche Unterschiede in noch viel deutlicherem Maße hervortreten.

Warmwasser- und Kaltwasserformen, oder in anderer Weise ausgedrückt Arten subtropischen und solche arktischen Ursprungs, in Mittel-Europa vielleicht treffender als Eiszeitrelikten bezeichnet, stehen sich in ausgeprägtem Gegensatz gegenüber. Einige Arten sind allerdings in ihrer Anpassungsfähigkeit schon soweit vorgeschritten, daß sie während ihres Lebens ziemlich große Temperaturschwankungen auszuhalten vermögen. Hierfür einige Beispiele. Unter den Apodiden unterscheiden wir die Gattungen *Apus* und *Lepidurus*, oder wie schon SCHÄFFER sich ausdrückt Kiemenfüße mit kurzer und solche mit langer Schwanzklappe. Die letzteren also die *Lepidurus*arten sind typische Kaltwasserformen, was schon daraus

hervorgeht, daß sich die Mehrzahl von ihnen in den arktischen Regionen vorfindet, einzelne kommen in der nördlichen und südlichen gemäßigten Zone vor und nur eine Art dringt bis zum Nordrande von Afrika vor.

Professor ZSCHOKKE hat in seinem Referat auseinandergesetzt, daß solchen Relikten zwei Möglichkeiten übrigbleiben, um auch in wärmeren Gegenden die ihnen zusagenden Lebens- namentlich aber Temperaturbedingungen zu finden: 1. sie ziehen sich in die höheren Regionen der Gebirge zurück, 2. sie suchen ihre Zuflucht in den tieferen Regionen größerer Seen. Beide Auswege können für die Phyllopoden nicht in Betracht kommen, denn einesteils sind sie typische Bewohner der Ebene, wenn auch *Apus* in Norwegen schon in 3100 Fuß, in Armenien sogar in 10000 Fuß Höhe aufgefunden worden ist, andernteils finden sie ihre Lebensbedingungen nur in seichten Tümpeln und Teichen, die eine größere Zeit des Jahres hindurch trocken liegen oder durch Menschenhand trocken gelegt werden.

Um also ihr Auftreten innerhalb ganz bestimmter Temperaturgrenzen zu ermöglichen mußte der Zeitpunkt desselben je nach der mehr nördlichen oder südlichen Lage ihres Aufenthaltsortes in hohem Maße modifiziert werden, wie es uns z. B. die *Lepidurus*arten deutlich zeigen. In Spitzbergen, Sibirien, Grönland usw. erscheinen sie in den Sommermonaten sobald in genügendem Maße Schmelzwasser vorhanden ist, um in wenigen Wochen zu erstaunlicher Größe heranzuwachsen. In Mitteleuropa erscheint *Lepidurus* Ende Februar oder Anfang März als *Nauplius*, um schon im April wieder zu verschwinden. Nur besonders kühle, schattenreiche Fundorte ermöglichen sein Auftreten bis in den Mai. Unsere *Lepidurus*art ist aber meist auch bedeutend kleiner, als die hochnordischen Formen, jedoch an günstigen Örtlichkeiten erreichen sie oft das Doppelte der Durchschnittsgröße. Ich konnte auch konstatieren, daß nur in Einzelfällen Wassermangel die Tiere zum Absterben brachte, viel häufiger waren es Temperatursteigerungen, die ihr Eingehen herbeiführte, und BRAUER hat auf experimentellem Wege nachgewiesen, daß *Lepidurus apus* L. nicht über 15° C Wassertemperatur ertragen kann.

Die *Streptocephalus*arten, also Angehörige der Branchipodiden finden sich nur in wärmeren Gegenden und so steht Afrika mit 11 Arten oben an, während Europa nur einen Vertreter aufweisen kann. Sie können wir deshalb als subtropische Formen ansprechen.

Polyartemia sodann ist ein rein nordisches Tier, das sich circumpolar in der arktischen Region vorfindet.

Sind so manche Arten an bestimmte Temperaturgrenzen, bzw.

gewisse Klimate gebunden und hiermit ihr geographisches Vorkommen auf bestimmte Breitengrade beschränkt, so haben wir im Gegensatz hierzu Formen, die als Kosmopoliten anzusprechen sind. Hierher gehört vor allem *Artemia*. Meiner Ansicht nach sind die bis jetzt beschriebenen 16 Spezies dieses Salzkrebsschens alle auf die bekannte Art *Artemia salina* L. zurückzuführen, und ich stütze mich hierbei auf ein reiches Material aus allen Teilen Europas, Asiens, Afrikas und Amerikas, das mir von den verschiedensten Museen bereitwilligst zur Verfügung gestellt worden ist. Die Gründe für diese universelle Verbreitung können mit großer Wahrscheinlichkeit angegeben werden. Ihre Variabilität an ein und demselben Aufenthaltsort, die rein von der Konzentration des Salzgehalts abhängig ist, darf als bekannt vorausgesetzt werden, sie hat ja SCHMANKEWITSCH veranlaßt die Ansicht auszusprechen, man könne durch allmähliche Veränderung des Salzgehaltes *Artemia* in *Branchipus* und umgekehrt verwandeln, was aber in keiner Weise aufrecht zu erhalten ist. Wenn auch hierbei namentlich das Abdomen in bedeutendem Maße variiert, so verändern sich hierbei die gerade bei den Branchipodiden für die Bestimmung überaus wichtigen zweiten Antennen, hauptsächlich die sogenannten Greifantennen des ♂, nicht im geringsten. Gerade diese ausschlaggebenden Bestimmungsmerkmale fand ich bei amerikanischen wie asiatischen, afrikanischen und europäischen Exemplaren von *Artemia* vollständig übereinstimmend. Auf seichte, salzhaltige Tümpel angewiesen, die hauptsächlich in der Nähe der Küste angetroffen werden, hat sich diese Art längs der Festlandküsten ausgebreitet, so ist es ihr dann auch gelungen Meerengen zu überschreiten, hierdurch einen Erdteil um den andern erobernd, um von den Küsten aus in das Innere des Landes vorzudringen, in Salinen und Salzseen sich heimisch zu machen, gleichzeitig aber sich auch allen Klimaten und einem außerordentlich verschiedenen Salzgehalt anpassend, um sich schließlich im Norden von Sibirien eben so wohl zu fühlen wie unter den sengenden Strahlen der ägyptischen Wüstensonne. So ist es dann zu erklären, daß eigentlich nur *Artemia* während des ganzen Jahres in mehreren aufeinanderfolgenden Generationen bald in größerer bald in geringerer Anzahl sich vorfindet, während allen übrigen Phyllopoden eine verhältnismäßig kurze Lebensdauer beschieden ist.

Einen weiteren Vorzug hat die genannte Art mit einer *Limnæide*, *Cyclestheria hislopi* (BAIRD) gemein, die sich sowohl im Süden von Asien, als auch in der Nähe der Ostküste Afrikas, in den westlichen Küstenregionen Südamerikas wie auch in Australien vorfindet, nämlich eine doppelte Fortpflanzungsweise. Unter günstigen Lebensbedingungen werden auf parthenogenetischem Wege neue Generationen

erzeugt, die sich im Eisack, bzw. Brutraum des Weibchens entwickeln. Erst beim Eintritt ungünstiger Lebensverhältnisse (Austrocknen, Nahrungsmangel) treten Männchen auf und sie gehen zur geschlechtlichen Fortpflanzung, d. h. zur Bildung von Dauereiern über.

Mit Ausnahme der zwei genannten Arten sind die Vertreter der östlichen und westlichen Halbkugel in hohem Maße verschieden, auf jeden Fall finden sich nie die gleichen Arten, auch nördlich und südlich des Äquators zeigt sich ein nahezu ausnahmslos verschiedener Formenkreis. Hieraus dürfen wir wohl schließen, daß

1. durch die Ozeane eine unüberbrückbare Kluft zwischen Ost und West geschaffen ist, und daß
2. die Tropen, die sich mit ihrem feuchtwarmen Klima in keiner Weise für das Gedeihen dieser Tiergruppe eignen, eine kaum zu durchbrechende Grenzscheide darstellen.

3. lehrt uns ein Vergleich der Arten diesseits und jenseits hoher Gebirge, daß auch diese das Vordringen einer Art vollständig hemmen können. Wo aber solche Hindernisse nicht im Wege stehen, ist das Verbreitungsgebiet namentlich in nord-südlicher Richtung außerordentlich ausgedehnt. *Apus cancriformis* Schäffer finden wir in großen Exemplaren bei Königsberg so gut wie auf der Südspitze Spaniens oder dem Nordrande Afrikas. Als treuer Begleiter steht ihm hierbei *Branchipus pisciformis* Schäffer zur Seite.

Für die Verbreitung von Norden nach Süden und umgekehrt möchte ich hauptsächlich die Zugvögel verantwortlich machen, für kürzere Strecken sind wohl die Luftströmungen von nicht zu unterschätzender Bedeutung.

Dieser oft bedeutende Unterschied in der geographischen Lage der Fundorte gleicher oder verwandter Arten geht nicht spurlos an der Gattung wie an der einzelnen Art vorüber.

Er macht sich vor allem bemerkbar im Zahlenverhältnis der beiden Geschlechter. Von *Limnadia lenticularis* L. ist bis jetzt überhaupt noch kein Männchen aufgefunden worden, obwohl Tausende von Exemplaren daraufhin untersucht worden sind. Die Limnadiaarten wärmerer Zonen zeigen regelmäßig ungefähr die gleiche Anzahl in beiden Geschlechtern.

Bei den Apodiden wurde 1857 zum erstenmal durch KOZUBOWSKY Männchen konstatiert, so daß sich über ein Jahrhundert die Meinung SCHÄFFERS aufrecht erhalten hatte, es hier mit Zwittern zu tun zu haben. Von manchen Lepidurusarten der arktischen Gebiete sind auch heute noch keine Männchen aufgefunden worden, bei *Lepidurus Lubbocki* dagegen, der wie erwähnt in Syrien und am Nordrande

Afrikas sich vorfindet, ist meist das männliche Geschlecht in der Überzahl vorhanden. Von *Apus caneriformis* gibt es Fundorte, wo durch viele Jahre hindurch sich erstreckende Untersuchungen unter Tausenden von Exemplaren kein einziges Männchen konstatiert werden konnte, in der Umgegend von Frankfurt zeigen sich bis zu 5 % Männchen, Material aus Südspanien dagegen wies auf 2 Weibchen 3 Männchen auf. Nahezu bei allen afrikanischen Apusarten sind die Männchen weitaus in der Mehrzahl und namentlich bis zur Geschlechtsreife den Weibchen auch an Größe weit voraus. Auf Grund eines ungemein reichen Materials, welches daraufhin untersucht wurde, möchte ich den Schluß ziehen, daß somit das Klima einen Einfluß auf das Zahlenverhältnis der Geschlechter ausübt, in der Richtung, daß gegen den Äquator zu die Zahl der Männchen zunimmt.

Aber auch morphologische Veränderungen lassen sich in dieser Beziehung feststellen. Bei den *Lepidurus*arten, also Formen arktischen Ursprungs, bedeckt der Schild oft den ganzen Körper, so daß nur die Schwanzfäden frei hervorragen. Schon bei den Apusarten der gemäßigten Zone ist der Schild nahezu auf die Hälfte der Körperlänge reduziert, bei den subtropischen Arten dagegen sind oft $\frac{3}{4}$ des Körpers unbedeckt.

Ganz analog verhalten sich die fußfreien Segmente des Abdomens der Apodiden. Bei *Lepidurus glacialis* Kr. finden sich nur 4 Segmente des Abdomens ohne Beinpaare, im Gegensatz hierzu zeigt eine Art Afrikas, *Apus elongatus* Thiele (= *namaquensis* Sars), 18 fußfreie Segmente, und stets ist die Zahl bei den Männchen der betreffenden Art größer als bei den Weibchen.

Doch ist diese Segmentzahl selbst bei der einzelnen Art nicht immer konstant, ich habe in dieser Hinsicht ein größeres Material von *Apus caneriformis* untersucht und konnte konstatieren, daß diese Art in Spanien und Nordafrika mehr fußfreie Segmente aufweist als an deutschen Fundorten.

Ein weiterer Unterschied zwischen Kalt- und Warmwasserformen liegt sodann in der Beschaffenheit der Dauereier. Die von den meisten Forschern vertretene Ansicht, daß dieselben, damit sie sich weiter entwickeln können oder, genauer ausgedrückt, um dem Nauplius das Ausschlüpfen zu ermöglichen, eine Trockenperiode durchmachen müssen, ist schon von vielen Seiten angefochten worden; aber meines Erachtens nach ist der Gegenbeweis bis jetzt noch in keinem einzigen Falle erbracht worden. Meine eigenen Untersuchungen, allerdings nur an einheimischen Arten, haben bis jetzt nur die Richtigkeit der erstgenannten Ansicht bestätigen können, doch möchte ich diese Erfahrungstatsache dahin erweitern, daß die

Eier der Warmwasserformen eintrocknen müssen, um das Ausschlüpfen der neuen Generation zu ermöglichen, die Eier der Kaltwasserformen dagegen bedürfen des Einfrierens, um ihre Hüllen sprengen zu können. Hiermit deckt sich auch die von manchen Forschern erwähnte Beobachtung, daß die Dauereier mancher Phyllopoden bei Wasserzusatz schwimmen, andere aber am Grunde liegen bleiben. Erstere gehören den Warmwasser-, letztere den Kaltwasserformen an.

Daß bei letzteren an vielen Orten nur das Einfrieren in Betracht kommen kann, geht zur Genüge daraus hervor, daß die Schmelzlachen Spitzbergens oder Grönlands kaum je vollständig austrocknen dürften, denn solange sich die Temperatur über dem Nullpunkt bewegt, haben sie auch jederzeit neuen Zufluß von Schmelzwasser, sinkt sie aber unter den Gefrierpunkt, so müssen in kürzester Zeit die abgelegten Eier von Eis, bzw. gefrorenem Boden umschlossen sein, um dann das gleiche Schicksal zu teilen.

Auch die bisherigen Versuche mit unseren einheimischen Kälteformen legen diese Ansicht nahe.

Betrachten wir nun unter den aufgeführten Gesichtspunkten die Vertreter der Phyllopoden in Deutschland.

Bis jetzt sind folgende Arten festgestellt worden:

1. *Apus canceriformis* Schäffer,
2. *Lepidurus apus* (L.) (= *productus* Bosc),
3. *Artemia salina* (L.),
4. *Branchipus pisciformis* Schäffer,
5. *Chirocephalus grubei* (Dyb.),
6. *Chirocephalus diaphanus* Prevost,
7. *Chirocephalus josephinae* (Grube),
8. *Streptocephalus auritus* (Koch) (= *torvicornis* Waga),
9. *Leptestheria dahalacensis* (Rüppell),
10. *Estheria tetracera* (Krynicky),
11. *Limnadia lenticularis* (L.),
12. *Lynceus* (= *Limnetis*) *brachyurus* O. F. Müller.

Wir besitzen demnach immerhin die Hälfte aller europäischen Formen. Von den umliegenden Ländern sind Rußland und Österreich-Ungarn bedeutend reicher, Frankreich kann nach SIMON nur 9 Vertreter aufweisen und in der Schweiz ist nach meinem Wissen überhaupt noch kein Phyllopode aufgefunden worden.

Auch innerhalb Deutschlands ist der Reichtum ein verschiedener. Im allgemeinen sind die Grenzgebiete im Osten und Westen reicher bedacht, was wohl darauf zurückzuführen sein dürfte, daß sowohl von Rußland bzw. Österreich-Ungarn als von Frankreich aus verschiedene Arten eingedrungen sind, die jedoch bis jetzt noch nicht

ins Innere Deutschlands gelangten. Ferner ist Norddeutschland, sowohl was Fundorte als auch Arten anbelangt, günstiger gestellt als Süddeutschland. Namentlich die Kaltwasserformen treten im Norden sehr zahlreich auf, während sie großen Gebieten Süddeutschlands, z. B. Württemberg und Baden, vollständig fehlen.

Es würde zu weit führen, auf jede einzelne Art einzugehen, und ich möchte mich damit begnügen, den Gegensatz zwischen Sommer- und Winterformen, namentlich hinsichtlich ihres biologischen Verhaltens, hervorzuheben.

Die Wasseransammlungen der wärmeren Zonen weisen während der kurzen Zeit ihres Bestehens einen solchen Nahrungsreichtum auf, daß es uns hier erklärlich erscheint, wenn oft 5 verschiedene Phyllopodenarten nebeneinander vorgefunden werden. Statt diesem Nebeneinander ergibt sich in den gemäßigten Zonen ein Nacheinander, was nicht nur auf die ungünstigeren Nahrungsverhältnisse, sondern auch auf die verschiedenen Ansprüche an die Wassertemperatur zurückzuführen ist. Sehr häufig findet sich in den ersten Frühjahrsmonaten eine Apus- und eine Branchipusart, die im Sommer durch 2—3 neue Arten abgelöst werden. Schon DADAY hat auf diesen Gegensatz aufmerksam gemacht, aber er ließ sich hierdurch zu der völlig irrigen Ansicht verleiten, daß hier verschiedene Generationen ein und derselben Art vorliegen, nur mit ausgeprägtem Saisondimorphismus, wie es jetzt bei einer Reihe von Daphniden festgestellt ist; allein gerade die ungarischen Formen des Kaltwasser- und des Warmwassertypus gehören weit auseinanderstehenden, gut begründeten Gattungen an. Meist vereinigt ein und derselbe Tümpel nicht alle Ansprüche der zwei genannten Typen, und deshalb trifft man sie häufig in zwar nur einige Meter voneinander entfernten Tümpeln, die aber biologisch in großem Gegensatz zueinander stehen. *Lepidurus apus* und *Chirocephalus grubei*, als die Vertreter der Kaltwasserformen, lieben moorigen, jedoch mit Sand untermischten Boden, wie er sich hauptsächlich in Norddeutschland findet. Waldgräben, Viehweiden, Äckerfurchen, überschwemmte Wiesen sind ihre Heimstätte, das Wasser ist stets klar, so daß die Tiere genau beobachtet werden können. Einen auffallenden Gegensatz hierzu bieten die Fundorte der Sommerformen, ich nenne hier nur *Apus cancriformis* und *Branchipus pisciformis*, der den ersteren meist getreulich begleitet. Die Lage des Fundortes ist sonnig, der Untergrund nahezu immer von lehmiger Beschaffenheit, dem Sand beigemischt sein kann. Durch die unaufhörliche Wühlarbeit der Apusindividuen erscheint das Wasser vollständig trüb, so daß die Anwesenheit der Tiere überhaupt nur bemerkt wird, wenn sie auf kurze Zeit, was namentlich

abends der Fall ist, an der Oberfläche erscheinen. Sehr häufig fand ich solche Wasseransammlungen mit einzelligen grünen Algen in Form einer Wasserblüte überzogen. Dieser Verschiedenartigkeit des Aufenthaltsortes reiht sich, wie schon erwähnt, ein ebenso großer Unterschied in bezug auf den Zeitpunkt des Auftretens dieser Formen an. Die genannten Kaltwasserformen trifft man schon Mitte März oder Anfang April als vollständig erwachsene Individuen. Sie fristen ihr Leben so lange, bis die Frühlingssonne den Aufenthaltsort über 15° C. erwärmt, was dann das rasche Eingehen dieser beiden Vertreter zur Folge hat. Ungefähr bei der gleichen Temperatur beginnen die erwähnten Sommerformen aufzutauchen. Sie sind über ganz Deutschland ziemlich gleichmäßig verbreitet. Läßt sich bei den Kälteformen immer nur eine Generation konstatieren, so konnte ich bei den Vertretern des andern Typus von Mai bis Ende September bis zu 4 Generationen nachweisen, aber jedesmal war der Tümpel vorher ausgetrocknet, so daß die Eier die notwendige Trockenperiode, wenn auch nur wenige Tage lang, durchgemacht hatten, um durch neue Regengüsse wieder unter Wasser gesetzt zu werden. Hierbei klärte sich auch die von mir des öfteren beobachtete Erscheinung auf, daß in einem Tümpel neben wahren Riesen, z. B. von *Apus*, kleine von nur 1 cm Länge gefangen wurden, denn in solchen Fällen war der tiefste Teil des Tümpels nie ganz von Wasser entblößt worden, und so konnten dort einige Tiere ihr Leben weiter fristen, bis neue Regenfälle dem Tümpel seine ursprüngliche Ausdehnung gaben, damit aber auch eine neue Generation ins Leben rufend, welche neben der vorhergehenden heranwuchs. Der Charakter von *Limnadia lenticularis*, *Estheria tetracera* und *Lynceus brachyurus* ist noch nicht einwandfrei festgestellt. Sie alle finden sich nur an vereinzelt Orten in Deutschland und bevorzugen überschwemmte Wiesen, flache Fischteiche, die den Winter über trocken gelegt werden, oder mit Regenwasser sich anfüllende Gräben. Sie tragen also in dieser Beziehung den Charakter der Frühjahrsformen, auch ihre Nauplien erscheinen oft schon Anfang April, um jedoch bis Juli und August auszudauern. Dagegen sind *Chirocephalus diaphanus*, der nur einmal in der Nähe von Bonn (1846) aufgefunden wurde, und *Leptestheria dahalacensis* subtropischen Ursprungs, gehören also zu den Warmwasserformen, denn ihr Hauptverbreitungsgebiet findet sich im Norden Afrikas. Das Vordringen der letzteren Art ist sehr lehrreich. Von RÜPPELL in Abessinien aufgefunden, wurde sie später auch in Kleinasien und Mesopotamien festgestellt, einerseits drang sie nun bis nach Turkestan vor, andererseits kann sie durch Rumänien, Ungarn und Österreich bis an die deutsche

Grenze verfolgt werden, von wo mir aus Ingolstadt und Augsburg Material vorlag.

Chirocephalus josephinae konnte zum erstenmal neben *Estheria tetracera* in Posen festgestellt werden. Er findet sich sonst hauptsächlich in den russischen Ostseeprovinzen.

Artemia salina kenne ich nur aus Greifswald. *Streptocephalus auritus* Koch (= *torvicornis* Waga) ist in einem weiblichen Exemplar von KOCH (1840) beschrieben worden. Ehe nicht weiteres Material aufgefunden wird, kann diese hauptsächlich in Rußland und Österreich-Ungarn sich vorfindende Art nicht als heimatberechtigt angesprochen werden.

Man muß sich eigentlich wundern, daß die Phyllopoden noch in so vielen Arten und an so zahlreichen Fundplätzen in Deutschland angetroffen werden. Sie haben dies nur einer Reihe von Vorzügen zu verdanken, die hier nochmals kurz aufgezählt werden sollen.

Zum ersten ist es ihre Anspruchslosigkeit an die Örtlichkeit und an die Nahrungsverhältnisse, ihre Anpassungsfähigkeit an das Klima und selbst an Salzwasser der verschiedensten Konzentration. Sodann begünstigt sie ihr ungemein rasches Wachstum, sind doch manche Branchipusarten schon nach einer Woche geschlechtsreif, und selbst *Apus* geht nach 14 Tagen bei einer Länge von 1½ cm zur Eiablage über. Hierzu kommt noch ihre staunenswerte Fruchtbarkeit, die bei manchen Arten durch die parthenogenetische Fortpflanzung, wo aller Nährstoff ungeteilt den in rascher Folge neue Generationen erzeugenden Weibchen zukommt, noch gesteigert wird; ferner die langandauernde Eiproduktion, werden doch von manchen Phyllopoden durch Wochen hindurch täglich 300—400 Eier abgesetzt.

Die Lebenszähigkeit dieser Dauereier grenzt an das Unglaubliche. Eine viel beobachtete Tatsache ist, daß die Phyllopoden an ihren gewöhnlichen Fundorten oft mehrere Jahre hintereinander nicht anzutreffen sind, um plötzlich am gleichen Orte wieder in Menge aufzutauchen. Ich besitze Schlamm von deutschen Fundorten, der vor 6 Jahren gesammelt wurde, und jederzeit ist es möglich, durch Wasserzuguß die Nauplien zum Ausschlüpfen zu bringen. In England angestellte Versuche mit Schlamm aus Jerusalem ergaben, daß hier mehrere Arten selbst eine 9jährige Ruheperiode in den Eiern überstehen konnten, und aus kleinen Schlammproben, die von Prof. VOELTZKOW vor 14 und 15 Jahren in Ostafrika gesammelt worden waren, gelang es mir, außer zahlreichen Algen und Protozoen auch Ostracoden und Nauplien von Phyllopoden zu ziehen. Auch das Wechselverhältnis zwischen den nebeneinander vorkommenden Arten verdient hervorgehoben zu werden. Die Branchipodiden ernähren

sich hauptsächlich von einzelligen Wesen oder lassen den mit organischen Stoffen beladenen Schlamm ihren Darm passieren, *Apus* nährt sich von den verschiedenartigsten Pflanzen und Tieren in lebendem wie in vermoderndem Zustande und nicht zum geringsten von den neben ihm vorkommenden Phyllopoden, die lange vor ihm ihre Lebenstätigkeit abschließen und so ermattet oder tot zwischen seine zermalmenden Kiefer geraten. Hierzu gesellt sich noch das Wechselverhältnis der aufeinanderfolgenden Arten, wodurch solche Aufenthaltsorte in der denkbar besten Weise ausgenützt werden.

Hat auch die Gruppe der Phyllopoden zu allen Zweigen unserer Wissenschaft schon manchen Beitrag geliefert, so liegt doch hier noch ein reiches, unbebautes Feld vor uns, welches es wohl verdienen würde, daß sich die Zoologie wieder etwas mehr diesem in den letzten Jahrzehnten etwas stiefmütterlich behandelten Gebiet zuwenden würde.

Dritte Sitzung.

Mittwoch, den 10. Juni 3—6 Uhr.

Vortrag des Herrn H. SIMROTH (Leipzig):

Über den Einfluß der letzten Sonnenfleckperiode auf die Tierwelt.

Bei der Bearbeitung der Pendulationstheorie war ich auf die Tatsache gestoßen, daß die Hauptinvasionen des sibirischen Tannenhehers bei uns in Abständen erfolgen, welche der Dauer der Sonnenfleckperioden entsprechen, d. h. etwa aller 11 Jahre. Ja es zeigte sich, wie ich in der ornithologischen Monatsschrift 1908 ausgeführt habe, daß die Abstände regelmäßiger eingehalten werden, als die der Sonnenfleckmaxima. Diese letzteren schwanken zwischen 6 und 17 Jahren, und die Astronomen haben erst aus einer langen Beobachtungsreihe das Mittel gezogen und sind dadurch auf etwas über 11 Jahre gekommen. Auf der Sonne vollziehen sich also irgendwelche Veränderungen, welche die Wärmestrahlung nach unserer Erde beeinflussen, in einem elfjährigen Zyklus, wobei jedesmal ein Maximum der Sonnenflecken eintritt, das indes als sekundäre Erscheinung keineswegs genau mit dem Maximum der solaren Änderung zusammenzufallen braucht; die wahre Ursache ist uns unbekannt und kommt hier nicht in Frage. Der letzte Einbruch des sibirischen Tannenhehers, den ich in der Pendulationstheorie verzeichnen konnte, erfolgte 1896. Es war also 1907, gerade beim Erscheinen des Buchs ein neuer zu erwarten, und in der Tat wurde er in der ornithologischen und waidmännischen Literatur festgestellt,

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s):

Artikel/Article: [Zweite Sitzung 78-140](#)