

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Teilnehmer	5
Tagesordnung	6

Erste Sitzung.

Eröffnung der Versammlung	8
Begrüßung durch den 1. Direktor der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft	9
Geschäftsbericht des Schriftführers	15
Wahl der Revisoren	17
Arnold Lang (Zürich): Über Vererbungsversuche. (Mit Tafel I und II und 3 Figuren im Text)	17
Geschäftliche Mitteilungen	84
F. Richters (Frankfurt a. M.): Marine Tardigraden (Mit Tafel III und 11 Figuren im Text)	84

Zweite Sitzung.

Demonstrationen: A. Lang: Vererbungsversuche.	95
F. Richters: Marine Tardigraden.	95
W. Alt: Stigmen von Dytiscus	95
Heymons (Berlin): Eine Plazenta bei einem Insekt (Hemimerus). (Mit 3 Figuren im Text)	97

Dritte Sitzung.

Wahl des nächstjährigen Versammlungsortes	107
Beratung über die Vorstandswahl	108
Bericht des Herausgebers des »Tierreiches«, Prof. F. E. Schulze (Berlin) .	109
R. Woltereck (Leipzig): Weitere experimentelle Untersuchungen über Art- veränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. (Mit 18 Figuren im Text).	110
J. Meisenheimer (Marburg): Die Flügelregeneration bei Schmetterlingen. (Mit Tafel IV und 2 Figuren im Text).	174
O. Maas (München): Zur Entwicklung der Tetractinelliden. (Mit 11 Figuren im Text).	183
H. Lohmann (Kiel): Die Gehäuse und Gallertblasen der Appendicularien und ihre Bedeutung für die Erforschung des Lebens im Meer. (Mit 6 Figuren im Text)	200

	Seite
H. Simroth (Leipzig): Über den Ursprung des Liebespfeiles. (Mit 9 Figuren im Text)	239
Demonstrationen: Haecker (Stuttgart): Biologische Wandtafeln	251
Hasper (Marburg): Polzellen und Keimdrüse bei <i>Chironomus</i>	251
Assmuth: Termophile Dipteren.	251
Simroth, Meisenheimer, Richters	252

Vierte Sitzung.

Demonstrationen: Kobelt (Schwanheim): Mitteleuropäische Flußfauna	252
Wilhelmi (Zürich): Biologie der Seetricladen	253
Lohmann, Vanhöffen, Harms	254
V. Haecker (Stuttgart): Radiolarien-Studien	254
H. Jordan (Tübingen): Die Phylogese der Filtervorrichtungen im Pylorusmagen der Malacostraca. (Mit 7 Figuren im Text)	255

Fünfte Sitzung.

Bericht der Rechnungsrevisoren.	267
J. Wilhelmi (Zürich): Zur Biologie der Seetricladen	267
V. H. Langhans (Prag): Über experimentelle Untersuchungen zu Fragen der Fortpflanzung, Variation und Vererbung bei Daphniden.	281
E. Bresslau (Straßburg, Els.): Farbige Tieraufnahmen	291
E. Martini (Rostock): Über Eutelie und Neotenie.	292
E. Martini (Rostock): Über die Segmentierung des Appendicularien-schwanzes. (Mit 7 Figuren im Text)	300
W. Harms (Bonn): Über den Einfluß des Hungers auf die Wirbelsäule der Tritonen.	307
P. Steinmann (Basel): Doppelbildung bei Planarien.	312
E. Bresslau (Straßburg, Els.): Die Entwicklung der Acoelen. (Mit Tafel V)	314
V. Franz (Helgoland): Versuch einer biologischen Würdigung des Vogel- auges. (Mit 2 Figuren im Text)	324
A. Borgert (Bonn): Über fettige Degeneration bei Radiolarien, mit Demonstrationen. (Mit 13 Figuren im Text)	336
Demonstrationen: Goldschmidt (München): Eischale, Dotterzellen und Hüllmembran der Trematoden	345
Steinmann (Basel): Künstliche Doppelbildungen an Planarien	345
Borgert (Bonn): Fettige Degeneration bei Radiolarien	345
C. Richters (Marburg): Zur Organogenese bei der Regeneration von <i>Linckia</i>	346
H. Leyboldt (Marburg): Transplantationsversuche an Lumbriciden	346
Schluß der Versammlung.	348

Anhang.

Statuten der Deutschen Zoologischen Gesellschaft	349
Verzeichnis der Mitglieder	353

Die vivipare Vermehrungsweise ist bei *Hemimerus* unbedingt notwendig, denn eine Ablage von Eiern, die einer langdauernden Brutpflege bedürfen, wie dies bei andern Dermapteren die Regel bildet, kann bei einem Insekt, das einen leicht beweglichen Nager bewohnt, natürlich nicht in Frage kommen. Eine Viviparität mittels Gonochetalschwangerschaft würde für *Hemimerus* ebensowenig zweckmäßig sein, weil eine äußere Genitaltasche wie bei allen Dermapteren fehlt und weil bei einer Entwicklung im Uterus die Produktivität nur eine sehr bescheidene sein müßte, denn im Uterus könnte jeweilig nur ein einziger Embryo Platz finden. Die Ovarialschwangerschaft ermöglicht dagegen die gleichzeitige Hervorbringung einer größeren Zahl von Nachkommen (durchschnittlich 8—10), weil zwar nicht in allen aber doch in den meisten Ovariolen je ein Junges heranreifen kann. Das *Hemimerus*weibchen vermag hiermit mehrere ziemlich große und zu selbständigem Leben fertig ausgebildete junge Tiere in ganz kurzen Intervallen nacheinander in die Welt zu setzen.

Da jedoch die Ernährungseinrichtungen im Ovarium der Dermapteren an und für sich nicht gerade sehr vorteilhaft sind, so kann auch bei *Hemimerus* die Erzeugung der zahlreichen Nachkommen in den Ovarien nur durch Ausbildung besonderer Nährgorgane, der oben geschilderten Plazentarorgane möglich gemacht werden, deren so sehr exzeptionelles Auftreten im Reiche der Insekten hiermit vielleicht einigermmaßen erklärlich erscheint.

Diskussion.

Herr KORSCHOLT (Marburg).

Herr HEYMONS.

Dritte Sitzung.

Mittwoch, den 2. Juni, 9—1½ Uhr.

Wahl des nächsten Versammlungsortes. Der Herr Vorsitzende schlägt vor, infolge der im nächsten Jahre stattfindenden Tagung des Internationalen Zoologischen Kongresses in Graz die Versammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft gleichzeitig mit diesem Kongreß abzuhalten und es wird demgemäß beschlossen.

Nachher nimmt Herr ZSCHOKKE (Basel) das Wort, um die schon früher ausgesprochene Einladung zu wiederholen, die Gesellschaft möge in einem der folgenden Jahre, wenn möglich 1911, nach Basel kommen. Diese Einladung wird für das folgende Jahr (1911) mit Dank angenommen.

Beratung über die Vorstandswahl. Bezüglich der Vorstandswahl wurde im vergangenen Jahr vorläufig beschlossen, daß

1. der notarielle Akt künftighin bei der Wahlhandlung in Wegfall kommen und

2. daß der Vorsitzende als solcher besonders gewählt werden solle.

Da die Beratung der Vorstandswahl auf dem Programm der diesjährigen Versammlung steht, so kann über beide Punkte nunmehr endgültig abgestimmt werden.

Der Punkt 1 wird dementsprechend zum Beschluß erhoben, d. h. die Feststellung des Wahlergebnisses soll nach Wegfall des notariellen Aktes in der im vergangenen Jahr vorgeschlagenen Weise durch den Vorsitzenden unter Hinzuziehung eines oder einiger (wenn möglich ortsansässiger) Mitglieder der Gesellschaft vorgenommen werden (vgl. S. 79 und 80 der vorjährigen Verhandlungen).

Ebenso wird Punkt 2 nunmehr definitiv angenommen, d. h. es soll der Vorsitzende als solcher besonders gewählt werden.

Hinsichtlich der im vergangenen Jahr beschlossenen Vorwahl des Vorstands macht der Herr Vorsitzende die Mitteilung, daß der Vorstand in der Abhaltung einer derartigen Vorwahl eine gewisse Schwierigkeit sieht und an deren Stelle Vorschläge für die Vorstandswahl machen würde, falls sich in der Versammlung kein Widerspruch dagegen erhebt. Es soll dadurch in keinerlei Weise ein Zwang ausgeübt, sondern nur der starken Stimmenzersplitterung entgegen gewirkt werden, die bei der vorjährigen Versammlung besonders stark betont und wegen welcher eben der Vorschlag einer bei Gelegenheit der Versammlung abzuhaltenden Vorwahl gemacht wurde.

Herr CHUN (Leipzig) hebt ebenfalls hervor, daß im Hinblick auf die immer wieder eintretende Stimmenzersplitterung die Nennung bestimmter Namen für die Vorstandswahl erwünscht sei, ohne daß jemand sich dadurch beeinflusst zu fühlen brauchte.

Der Herr Vorsitzende schlägt nunmehr zum Vorsitzenden der nächstjährigen Wahlperiode Herrn Prof. ZSCHOKKE (Basel) vor.

Herr CHUN hält es im Hinblick auf die übrigen Mitglieder des Vorstands für angezeigt, daß der 1. Vorsitzende auch für die folgende Wahlperiode dem Vorstand angehört und schlägt dementsprechend Herrn v. GRAFF vor. Für seine Person erklärte Herr CHUN aus dem Vorstand austreten zu wollen, ebenso Herr BRAUER (Berlin). Dieselbe Erklärung hatte der Schriftführer schon früher abgegeben.

Zu Vorstandsmitgliedern der nächsten Wahlperiode werden ferner vorgeschlagen die Herren R. HERTWIG (München) und BOVERI (Würz-

burg), zum Schriftführer Herr HAECKER (Stuttgart¹), der sich auf vorherige Anfrage zur Übernahme dieses Amtes bereit erklärte.

Die Versammlung ist mit diesen Vorschlägen einverstanden.

Auf Vorschlag des Herrn Vorsitzenden beschließt die Versammlung Begrüßungsschreiben an die Herren Prof. Dr. REICHENBACH und Prof. Dr. BOETTGER (Frankfurt) mit dem Ausdruck lebhaften Bedauerns zu richten, sie nicht bei der Versammlung begrüßen zu können. Ebenso wird ein Schreiben an Frau Professor RÖMER (Charlottenburg) gerichtet, um ihr nochmals das tiefe und herzliche Beileid der Gesellschaft zum Ausdruck zu bringen.

Es folgt der

Bericht des Herausgebers des »Tierreichs«,

Herrn Prof. F. E. SCHULZE (Berlin).

Die Drucklegung der 24. Lieferung, welche die umfangreiche Bearbeitung der Gallwespen durch die Herren Prof. VON DALLA TORRE und KIEFFER enthält, konnte im Berichtsjahre noch nicht völlig abgeschlossen werden. Dagegen war es möglich, die Bearbeitung der Schmetterlingsfamilie der Brassoliden von Herrn STICHEL als 25. Lieferung herauszugeben. Für die Drucklegung einer folgenden Lieferung, welche Darstellung einer Milbenfamilie, der Ixodidae, durch Herrn Prof. NEUMANN in Toulouse bringen wird, sind die wichtigsten Vorarbeiten getroffen.

Das zweite Unternehmen, die Bearbeitung eines Nomenklators der Gattungen und Untergattungen des Tierreichs, dessen Plan ich im Vorjahre ausführlich erörtert hatte, konnte erheblich gefördert werden. Ich hatte darauf hingewiesen, daß bei diesem Unternehmen der Hauptwert auf eine kritische Revision der älteren Namen gelegt wird. Diese zeitraubende und mühevollen Arbeit ist in der Hauptsache beendet, so daß es nur erübrigt, die Namen aus der neueren Literatur nach den Angaben jüngerer nomenklatorischer Werke zu sammeln und einzufügen, was einen verhältnismäßig geringen Zeitaufwand beanspruchen dürfte.

Einen hervorragenden Anteil an der Gesamtzahl der Namen haben, wie vorauszusehen war, die Gattungen der Insekten und unter diesen besonders diejenigen der Käfer. Schätzungsweise dürfte die Zahl der Namen, die für Käfergattungen bis zum Jahre 1907 angewandt worden sind, 24000, also etwa ein Fünftel aller im Tier-

¹ Vom 1. Oktober dieses Jahres in Halle.

reich eingeführten Gattungsnamen, betragen. Es war mir sehr erwünscht, im April des vergangenen Jahres eine geeignete Hilfskraft bei der Bearbeitung der Namen dieser Insektengruppe in der Person des Herrn Dr. OBST gewinnen zu können, der sich vorher als Assistent des Berliner Zoologischen Museums speziell mit der Systematik der Käfer jahrelang beschäftigt hatte. Dank dieser Hilfe konnte die Zahl der geprüften Käfergattungsnamen bis jetzt schon auf etwa 10000 gebracht werden. Die Gesamtzahl aller bisher erledigten Tiergattungsnamen beträgt mehr als 60000, wozu noch etwa ebensoviele, in den neueren nomenklatorischen Werken registrierte Namen hinzuzufügen sein werden.

Der Herr Vorsitzende spricht dem bei der Versammlung leider nicht anwesenden Herausgeber des »Tierreichs« für die Berichterstattung den Dank der Versammlung aus.

Vortrag des Herrn R. WOLTERECK (Leipzig):

Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden.

(Mit 18 Figuren im Text.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
Vorbemerkungen: Allgemeines. — Erfordernisse des Materials. — Gewinnung der Elementararten. — Untersuchungsplan. — Bemerkungen über Kreuzung und Selektion bei Daphnien.	111
I. Feststellung und Analyse der sämtlichen Phänotypen des Quantitativ-Merkmals »Kopfhöhe«	120
a. Die Ursachen der verschiedenen Kopfhöhe	123
b. Feststellung und Darstellung der sämtlichen Phänotypen	129
c. Genotypische Grundlage der spezifischen Kopfhöhe und genotypische Unterschiede	136
Genotypus = Reaktionsnorm	136
Die Anfänge genotypischer Verschiedenheit (natürliche Übergänge)	138
Künstliche Übergänge	140
Reaktionsunterschiede der Generationen	143
II. Analyse der phänotypischen und genotypischen Unterschiede des Quantitativ-Merkmals »Sexualität«	144
a. Feststellung und quantitative Bestimmung; Ursache der Unterschiede	144
b. Die Anfänge genotypischer Verschiedenheit (natürliche Übergänge)	146
c. Künstliche Übergänge	146
d. Reaktionsunterschiede der Generationen	147
Spezifische Generationsfolgen	147
Deren Beziehungen zum natürlichen Milieu	151
III. Untersuchungen und Versuche über regressive Varianten	156
a. Das Nebenauge der Hyalodaphnien	156
b. Das Scheitelzähnen der Hyalodaphnien	158

IV. Versuche zur Hervorbringung neuer genotypischer Quantitativ-Merkmale durch Milieueinfluß	162
--	-----

Zusätze: 1. Die Ursachen der kontinuierlichen Variation in JOHANNSENS und meinen Versuchen	166
2. Zur Stoffwechselphysiologie der Cladoceren	168
3. Entstehung von partiellen Veränderungen der Reaktionsnorm	170
4. Sexualität und Generationszyklen	171

Vorbemerkungen.

Als Resultat der experimentellen, vorzugsweise botanischen Vererbungsarbeiten der letzten Jahrzehnte — wie sie einerseits in den von MENDEL inaugurierten Kreuzungsversuchen, andererseits in den Reinzuchtexperimenten JOHANNSENS', endlich drittens in den berühmten Mutationen DE VRIES' vorliegen —, scheint sich eine ganz neuartige Vorstellung über das Wesen der Artveränderung zu ergeben. Diese Vorstellung, die im Anschluß an DE VRIES insbesondere von W. JOHANNSEN¹ in aller Schärfe vertreten wird, steht in einem kaum überbrückbaren Gegensatz sowohl zu der gesamten lamarckistischen Richtung in der Botanik, als auch besonders zu den Anschauungen beinahe sämtlicher Zoologen, ob sie nun Selektionisten oder Lamarckianer sein mögen.

Wir hören Folgendes: Die Elementararten (nicht um den künstlichen Sammelbegriff der systematischen »Spezies« handelt es sich) unterscheiden sich durch das Sortiment von Anlagen, Determinanten, Genen, welche sie in ihrem Keimplasma vererben. Soweit entspricht die »exakte Erblchkeitslehre (JOHANNSEN) den älteren Vorstellungen, insbes. WEISMANN'S; ja mehr noch: sie liefert, soweit es sich um die Existenz und die Kontinuität von besonderem Keimplasma-Elementen handelt, die glänzendsten Beweise, welche sich WEISMANN für die Richtigkeit seiner theoretischen Vorstellungen wünschen könnte. — Das Abweichende der neuen Lehre betrifft die Veränderung der erblichen Anlagen:

1. Diese Anlagen sind feste Größen, welche weder bei Geschwister-Individuen (bzw. im Keimplasma von deren Eltern) die ge-

¹ Vgl. vor allem JOHANNSENS neues Buch: Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena, G. Fischer, 1909 (515 S.).

Vgl. ferner das Referat von ARNOLD LANG in diesen »Verhandlungen«. — Endlich möchte ich hier auf die wichtigen Arbeiten des Heidelberger Botanikers GEORG KLEBS aufmerksam machen, da ich in dem Vortrag auf diese u. a. einschlägige Arbeiten nicht eingehen konnte. KLEBS hat an verschiedenen Pflanzen (*Sempervivum*, *Sedum*) den außerordentlichen Umfang der kontinuierlichen, milieubedingten Variabilität gezeigt. Vgl. insbesondere seine »Studien über Variation« (Archiv f. Entwicklungsmech. 1907).

ringste Variabilität zeigen, noch im Verlauf der Generationen allmählich verändert werden können. Eine Veränderung der Anlagen und damit des erblichen Charakters der Elementarart erfolgt ausschließlich durch sprungartige Mutationen; die fluktuierende, individuelle oder kontinuierliche Variabilität ist für die erbliche Artbeschaffenheit gänzlich belanglos.

2. Der Charakter der Anlagen-Änderung, also die Richtung dieser Mutationen, steht in keinem ursächlichen Verhältnis zu den Milieubedingungen. Extreme Milieuveränderungen mögen wohl das Auftreten von Mutationen begünstigen, etwa dadurch, daß sie das »Gleichgewicht des Keimplasmas erschüttern«, aber die derart ausgelösten, sprungartigen Keimplasma- und damit Artveränderungen lassen in ihrer Beschaffenheit keine ursächliche Beziehung zum Milieucharakter erkennen.

Das Milieu bestimmt also keineswegs direkt die erbliche Artveränderung (Lamarckismus), aber auch seine indirekte Wirksamkeit (durch Auslese der ihm am meisten adäquaten Varianten: Selektionsismus) ist eine ganz sekundäre. Die Selektion verfügt ja nicht mehr über die Mannigfaltigkeit der stets vorhandenen fluktuierenden Keimesvarianten (und sie kann erst recht nicht schon innerhalb der Organe, Gewebe oder Keimzellen richtunggebend eingreifen); ihr bleibt nur noch ein Wirkungsbereich unter den von Zeit zu Zeit auftretenden fertigen Mutationen. Hier wird sie die allzu unpraktischen Mutanten durch Begünstigung passenderer Formen ausmerzen, soweit erstere nicht schon von selbst, durch Lebensunfähigkeit oder Unfruchtbarkeit, vom Schauplatz abtreten.

Also: es gibt keine kontinuierliche Variation und damit keine kontinuierliche Evolution.

Und: es gibt keinen bestimmenden Einfluß des Milieus, es sei denn die Ausmerzung ungünstiger Mutanten. —

Das sind harte Schläge gegen diejenigen Vorstellungen über das Werden der organischen Welt, in denen wir alle aufgewachsen sind. Gerade dem Zoologen stehen so viele und so einleuchtende Beispiele von Formenreihen und von feinabgestuften Anpassungen vor Augen, daß er sich nur schwer an die Vorstellung einer diskontinuierlichen Entwicklung gewöhnen kann, und daß er den bei jedem Schrittden der Artveränderung bestimmenden Einfluß des Milieus (ob es nun direkt oder indirekt wirkt) sich kaum aus dem Weltbilde wegdenken kann, ohne damit das geistige Band aus der Hand zu geben, das allein ein nicht-metaphysisches Verstehen der ganzen Hinaufentwicklung ermöglicht.

Aber die Vertreter der »exakten Erblchkeitslehre« stützen sich

auf analytische Experimente, und sie sehen daher alle solche auf das Tatsachenmaterial, das wir nun glücklich seit DARWIN aufgehäuft haben, gestützten Betrachtungen als belanglos an, — als Sentiments des Lohgerbers, dem die Felle davonschwammen. Denn allerdings: experimentell analysiert ist ja jenes reiche Material an beobachteten Tatsachen nur zum allergeringsten Teile.

Wir müssen also, wenn wir gegen die neue Lehre wirksam kämpfen wollen, uns in der Tat der Waffen der Gegner, vor allem des analytischen Experiments, bedienen; dann wird sich ja einmal herausstellen müssen, wieweit die »alten« Vorstellungen: kontinuierliche Artveränderung unter bestimmender Milieuwirkung, und wieweit die neuen Lehren: Diskontinuierliche Veränderungen ohne Milieubestimmung Geltung haben. Dabei muß uns klar sein, daß bisher nur das Auftreten der letzteren, der Mutationen, nicht das der ersteren experimentell bewiesen ist.

Erfordernisse des Materials für Artänderungsversuche.

Wenn wir exakt feststellen wollen, ob eine Eigenschaft sich durch kontinuierliche oder durch Sprungvariation verändert bzw. verändert hat, so benutzen wir am besten quantitativ bestimmte Merkmale (z. B. Längenmasse), deren Variationen zahlenmäßig festgelegt werden können. Es ist meines Erachtens eine schwache Seite und deshalb ein Angriffspunkt der neuen Vorstellungsweise, wie sie JOHANNSEN vertritt, daß er die an qualitativen, alternativen Eigenschaften (z. B. Farbe) gewonnenen Erfahrungen vollständig auf die quantitativen Merkmale überträgt. Ferner müssen wir Sorge tragen, den Einfluß der Kreuzbefruchtung aus unsern Experimenten möglichst auszuschließen, indem wir mit ungeschlechtlich oder parthenogenetisch sich vermehrenden Organismen oder mit Selbstbefruchtern arbeiten. Auf diese Weise bekommen wir die für manche Versuche unentbehrliche Möglichkeit, die Variation und Vererbung in »reinen Linien« (JOHANNSEN) zu untersuchen.

Drittens endlich ist es wünschenswert, daß wir es mit Organismen zu tun haben, welche eine gewisse Mannigfaltigkeit an kleinen (aber erblichen) Unterschieden aufweisen. Die vergleichende Untersuchung wird sich dann mit Formen befassen, welche außer einem oder einigen solcher meßbaren Unterschiede keine wesentlichen Verschiedenheiten zeigen, also mit einander nahestehenden Elementararten (»Biotypen« JOHANNSEN).

Dem bekannten dänischen Botaniker gelang es, solche Elementararten in großer Zahl aus den Kulturrassen von Getreide- und Bohnenarten rein darzustellen, während sie für zoologische Unter-

suchungen in den ebenso zahlreichen wie mannigfaltigen Lokalrassen, z. B. von Daphniden und andern Cladoceren unsrer Seen und Teiche vorliegen; für eine Anzahl solcher Lokalrassen konnte

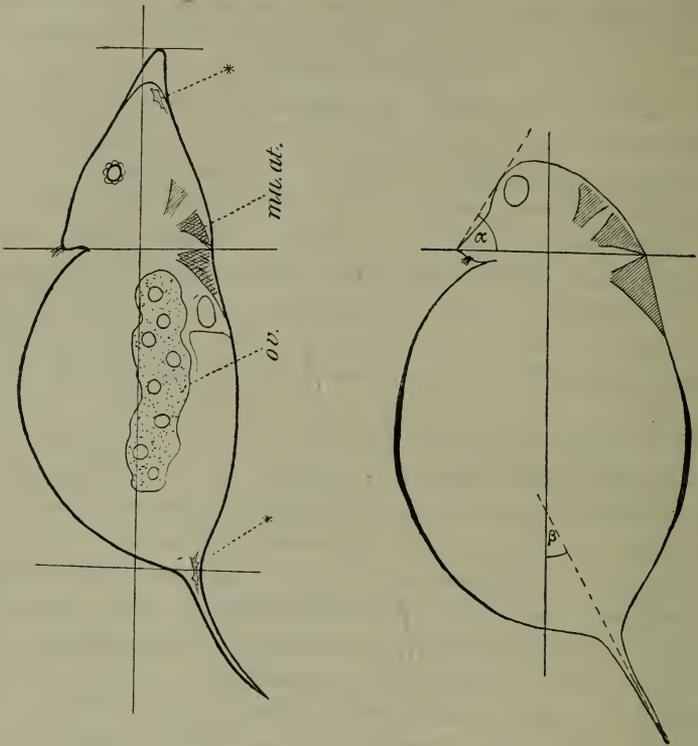


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 1. Seitenansicht eines *Hyalodaphnia cucullata*-♀ von mittlerer Kopfhöhe. Das eingezeichnete Achsenkreuz dient zur Bestimmung der relativen Kopfhöhe. Man gewinnt eine einheitlich brauchbare Kopfbasis durch eine Verbindungslinie zwischen der Rostrumspitze (unterer Rand) und der Grenze zwischen 2. und 3. Antennenmuskel (*mu. at.*). Die in der Mitte dieser Grundlinie errichtete Senkrechte stellt die Längsachse des Körpers dar, auf welcher man die Kopfhöhe und Schalenlänge, wie eingezeichnet, auftragen und messen kann. Aus den Maßzellen berechnet man dann die »relative Kopfhöhe« (auf die Schalenlänge 100 bezogen). Es ist jedesmal eine Kamerazeichnung des Umrisses (mit der Kopfbasis) nötig, die sich auch nach dem lebenden, mit sehr wenig Wasser auf den Objektträger gebrachten Tier leicht und schnell herstellen läßt. (Vgl. auch die Erklärung von Fig. 7.)

Fig. 2. *Daphnia longispina* aus dem Untersee bei Lunz. Außer dem Achsenkreuz ist der Stirnwinkel α und der Spinawinkel β eingetragen.

ich nachweisen, daß es in der Tat erblich verschiedene Biotypen sind (Verh. d. D. Zool. Ges. 1908. S. 234—240).

Auch die beiden andern Erfordernisse ließen sich einerseits an

JOHANNSENS Material, anderseits an meinen Daphniden erfüllen: »Reine Linien« isolierte JOHANNSEN durch Selbstbefruchtung, ich durch fortgesetzte parthenogenetische Vermehrung unter beständiger Kontrolle der Kulturen und Ausschluß bzw. Isolierung der mit Ephippien versehenen, also befruchtungsbedürftige Eier ausbildenden ♀♀. Schon die rechtzeitige Isolierung und darauf folgende kräftige Ernährung solcher ♀♀ genügt bei vielen Rassen, um die reinen Linien fortführen zu können (falls für diesen Zweck Geschwister-♀♀ ohne Ephippien fehlen sollten), denn fast stets kehren die Tiere unter günstigen Umständen nach Ablage mehrerer Ephippien wieder zur Bildung parthenogenetischer Eier (Subitaneier) zurück; und zwar entstehen aus solchen (»postephippialen«) Jungferneiern fast ausnahmslos wieder ♀♀. Das Auftreten von ♂♂ in den Kulturen kann vernachlässigt werden, so lange keine Ephippien auftreten; dadurch, daß von jeder neuen Generation einzelne ♀♀ zur Nachzucht isoliert werden, werden sie ohnehin ausgeschaltet.

Als quantitativ bestimmbare Merkmale endlich benutzte bekanntlich JOHANNSEN Eigenschaften wie die Länge der Bohnen und den Schartigkeitsgrad der Gerstensorten, während bei den Daphniden sich die Länge des Schalenstachels, die Höhe des Kopfes (auf die Schalenlänge bezogen), der »Stirnwinkel« und »Spinawinkel« (vgl. Fig. 1 und 2), ferner der Grad der Sexualität (vgl. unten, S. 144) als brauchbare Merkmale darboten.

So bilden also die Bestände (»Populationen«), mit welchen JOHANNSEN experimentierte, und meine Daphnidenkulturen in den drei Hauptpunkten ein hinreichend vergleichbares Material trotz des völligen Verschiedenseins in morphologischer Beziehung, das ja nun einmal für höhere Pflanzen und Metazoen nicht zu vermeiden ist.

Gewinnung der Elementararten.

JOHANNSEN ging bekanntlich davon aus, daß er aus scheinbar einheitlichen, in Wirklichkeit aber gemischten Populationen durch fortgesetzte Isolierung der extremen Varianten verschiedene Elementararten oder Biotypen gewann. Erst diese erwiesen sich durch ihre weitere Vererbung als wirklich einheitlich und unveränderlich: die Nachkommen jedes Individuums, auch z. B. des größten und kleinsten zeigen den gleichen Mittelwert und dieselben Abweichungen. (JOHANNSENS mit Recht Aufsehen erregendes Resultat war bekanntlich, daß Selektion unter den Varianten einer solchen Elementarart ohne jeden erblichen Einfluß ist, auch wenn sie Jahr für Jahr in gleichem Sinne fortgesetzt wird. Dieses Resultat erschüttert ernstlich die Grundlagen der statistischen Variations- und Erblchkeitsforschung,

wie sie von der GALTON-PEARSONSchen Schule betrieben wird. Vor allem wird die Bedeutung des berühmten Regressionsgesetzes, das nach der Meinung vieler die Basis aller exakten Vererbungs- und Artbildungsforschung bilden sollte, durch JOHANNSEN in Frage gestellt.)

Bei den Daphniden ist die Gewinnung der Elementararten einerseits eine einfachere, andererseits eine kompliziertere Angelegenheit. Einfacher deshalb, weil die meisten darauf untersuchten natürlichen Populationen (Bewohnerschaften von Seen und Teichen), sich als einheitlich erwiesen. In einzelnen Gewässern, so in dem mehrere Quadrat-kilometer großen Teich bei Torgau konnte ich dagegen in einer scheinbar einheitlichen Population von *Daphnia longispina-galeata* zwei Biotypen nachweisen, welche sich in ihrer Erblichkeit und in den »relativen Phänotypen« (vgl. unten) nicht unerheblich unterscheiden.

Ähnliches wird sich wohl noch für manche Gewässer nachweisen lassen, so vermute ich es für einige der von WESENBERG-LUND so eingehend untersuchten Daphnien-Populationen der dänischen Seen.

Erstaunlich wäre nun eigentlich nicht die Tatsache, daß in einem See mehrere Elementararten von *Daphnia longispina* und *cucullata* vorhanden sind, sondern vielmehr die, daß offenbar meistens nur ein Biotypus von jeder dieser Arten oder Unterarten vorhanden ist. Und damit kommen wir an die kompliziertere Seite unsrer Frage (verglichen mit den durch Selbstbefruchtung konservierten Biotypen der Bohnen- und Getreidearten), an die noch wenig geklärten Ursachen jener Einheitlichkeit.

Soweit Daphnidenarten in Betracht kommen, bei welchen die geschlechtliche Vermehrung und damit die Bildung transportfähiger Dauerstadien eine größere oder geringere Rolle spielen, müssen wir nämlich eigentlich erwarten, daß die Vermischung der einzelner Lokalformen eine erhebliche ist — während sie in Wirklichkeit beinahe gleich Null zu sein scheint. Als Resultat solcher Vermischung müßten wir in den Seen stets inkonstante Formen von verschiedener Erblichkeit antreffen, anstatt der auffälligen Konstanz, welche die Lokalformen Jahr für Jahr auszeichnet. (Vgl. dazu Verhandl. 1908, S. 239.)

Viel wichtiger als die Vermischung der Lokalarten mit fremden Biotypen scheint die Vermischung zu sein, welche innerhalb mancher Lokalarten am Ende der Fortpflanzungsperiode einzutreten pflegt. Durch diese allgemeine Vermengung der individuellen Keimplasmen werden alljährlich die etwa innerhalb der Lokalart auftretenden Differenzen ausgeglichen.

Nun gibt es bei den Daphniden alle Übergänge zwischen obligatorischer Amphigonie wenigstens zu einer Zeit des Jahres, und völliger Parthenogenese. Bei den meisten Daphniden unsrer Seen scheint

ein größerer oder kleinerer Teil der ♀♀ die Parthenogenese stets auch dann beizubehalten, wenn die andern Individuen (Majorität oder Minorität) zur Bildung von Dauereiern und ♂♂ übergegangen sind.

Es wäre eine lohnende Aufgabe, die Erbliehkeitsverhältnisse für in verschiedenem Maße sexuelle Kolonien vergleichend zu studieren und zumal auch solche Populationen heranzuziehen, welche die Amphigonie ganz aufgegeben haben (z. B. *Bosmina* und *Daphnia longispina-hyalina* der großen Alpenseen). Bei den letzteren Formen müssen wir wohl innerhalb der Population eine Aufspaltung in mehrere Biotypen erwarten. —

Für unsre heutige Aufgabe hat diese ganze Betrachtung ein mehr theoretisches Interesse (zur Orientierung über das Arbeitsmaterial) als praktische Bedeutung. Denn in meinen Kulturen habe ich es ja auf jeden Fall mit einzelnen Biotypen zu tun, wenn ich von einem einzigen ♀ die parthenogenetisch entstandene Nachkommen-Generationen untersuche. Diese Generationen stellen genau ebenso »reine Linien« dar, wie es die von JOHANNSEN untersuchten sind.

Sie also sind in erster Linie das Arbeitsmaterial für die experimentelle Analyse der Quantitativmerkmale, deren Veränderung (ob kontinuierlich oder diskontinuierlich, und ob mit oder ohne Bestimmung durch das Milieu) studiert werden soll.

Untersuchungsplan.

Eine derartige Untersuchung hat planmäßig in mehreren Richtungen zu erfolgen; nachdem der Nachweis geführt ist, daß es sich in den zu vergleichenden Lokalformen um Elementararten und nicht nur um »Standortmodifikationen« handelt (vgl. den vorjährigen Vortrag), ergeben sich folgende Aufgaben:

1. Analyse der sämtlichen Modifikationen, welche die einzelnen Merkmale des Biotypus zeigen können, nach den sie verursachenden Milieuverhältnissen (Kulturbedingungen) geordnet. Dabei werden einerseits die sämtlichen Erscheinungstypen des betreffenden Merkmals (die »Phänotypen« JOHANNSENS) eruiert, andererseits werden aber auch die erblichen »genotypischen« Unterschiede der Biotypen dadurch festgestellt, daß wir diese Biotypen unter gleichen Milieubedingungen vergleichen. Um den variierenden Einfluß der individuellen Embryoernährung zu eliminieren, werden nicht die an einzelnen Individuen gewonnenen Maße verglichen, sondern die Mittelwerte aus einer möglichst großen Anzahl von gleichaltrigen Individuen der gleichen Generation und Milieustufe.

Somit zerfällt bereits diese erste Aufgabe, die Analyse der vorhandenen Biotypen, selbst wenn wir uns auf die Prüfung

eines einzigen Merkmals (z. B. Kopfhöhe) beschränken, in drei Unteraufgaben von steigender Schwierigkeit:

a) Feststellung der ganzen Variationsbreite des betreffenden Merkmals unter allen möglichen Milieubedingungen.

b) Feststellung derjenigen Milieubeschaffenheit, welche jede einzelne Modifikation des betreffenden Merkmals hervorruft.

c) Feststellung der (erblichen) Unterschiede, welche die sämtlichen Modifikationen des betreffenden Merkmals bei verschiedenen Biotypen unter jeweils gleichen Milieuverhältnissen aufweisen.

2. Ein zweites Arbeitsgebiet bildet sodann die Prüfung der so gefundenen Genotypusbesonderheiten zweier Elementararten durch die Kreuzung. Es ist die Frage zu lösen, ob die gefundenen quantitativen Sondermerkmale sich bei der Kreuzung zu intermediären Formen vermischen, oder ob — und in welcher Gesetzlichkeit — sie den Dominanz- und Spaltungsregeln folgen.

3. Ferner ist zu versuchen, ob die in reinen Linien isolierten Biotypen durch fortgesetzte Selektion der extremen Varianten verändert werden können.

4. Endlich ist zu prüfen, ob und inwieweit andauernde Einwirkung bestimmter Milieubedingungen die Merkmale eines Biotypus erblich zu ändern vermag.

Meine Experimente erstrecken sich bisher nur über den Zeitraum von 3 Jahren und betreffen zunächst vorzugsweise die unter 1 genannte Aufgabengruppe. Auch die übrigen Fragen wurden von Anfang an mit in Angriff genommen, doch ließen sich in dieser Zeit naturgemäß noch nicht, wie bei jener Analyse, abschließende Resultate erzielen. — Eine ausführliche Schilderung meiner Versuche, sowie das Zahlenmaterial, das meiner heutigen allgemeinen Darlegung zugrunde liegt, soll baldmöglichst in Buchform erscheinen. —

Bemerkungen über Kreuzung und Selektion bei Daphnien.

Zu den Punkten 2 und 3 (die in der vorliegenden Mitteilung sonst noch keine Rolle spielen werden) bemerke ich kurz Folgendes.

ad 2. Kreuzungsversuche stoßen neben andern Hindernissen vor allem auf die methodische Schwierigkeit, einwandfreies Zahlenmaterial zu erhalten, nämlich eine genügend große Zahl von Nachkommen, um für die bastardierten Quantitativmerkmale Mittelwerte geben zu können. Und zwar sollten diese Nachkommen von unter sich gleichwertigen, d. h. derselben Kultur und Generation angehörenden Männchen und ebenso unter sich gleichwertigen Weibchen abstammen. Wir werden nämlich im folgenden sehen, daß zur

Bestimmung des genotypischen Wertes eines quantitativen Merkmals sowohl die Definierung der »Milieustufen« als auch oft die Generationszahl nicht entbehrt werden kann.

Die relativ wenigen Bastarde, welche ich aus zahlreichen Versuchen an *Daphnia longispina*- und *cucullata*-Lokalarten erhielt, zeigten intermediären Charakter, doch ist eine einwandfreie Verwertung bisher, wie gesagt, unmöglich. Ich bespreche diesen Punkt hier nur, um andre Untersucher darauf hinzuweisen, daß die (so besonders lockenden) Bastardierungsversuche (wenigstens für Quantitativmerkmale) nur auf Grund einer eingehenden phänotypischen und genotypischen Analyse Wert haben und auch dann nur, wenn das erhaltene Material den eben erwähnten Bedingungen (Mittelwerte, Gleichwertigkeit des Elternmaterials) entspricht.

ad 3. Die große Mehrzahl meiner Versuche, innerhalb der reinen Linien durch Selektion der extremen Varianten neue Genotypen hervorzurufen, ergab negative Resultate, ganz entsprechend den Befunden von JOHANSEN. Über die Ausnahmen von dieser Regel, also über die in einzelnen Versuchsreihen bei fortgesetzter Auslese auftretenden Veränderungen konnte ich bisher noch nicht hinreichende Klarheit gewinnen, um sie hier verwerten zu können. Ich berühre deshalb im Folgenden auch diesen Punkt nur soweit, als ich damit andern Untersuchern eventuell dienlich zu sein glaube.

Auf die beobachteten Mutationen, durch deren Isolierung (Selektion) man in der Tat Linien von stark veränderter Erblichkeit erhalten kann, komme ich in anderm Zusammenhange noch kurz zurück (S. 137). Sie sind bei *Daphnia* gewiss von nebensächlicher Bedeutung für die Artbildung.

Was nun die wichtige Frage betrifft, ob allein durch fortgesetzte Selektion von Plus- oder Minusvarianten ein Merkmal kontinuierlich verändert werden kann, so möchte ich hier nur auf die Notwendigkeit hinweisen, ganz scharf den Einfluß des Milieus auf diese Veränderung von dem der Selektion abzugrenzen. Das hat sich bei *Daphnia* als recht schwierig herausgestellt; ja es erscheint zweifelhaft, ob man den Milieufaktor (einschließlich der Embryoernährung) ganz aus den Selektionsversuchen eliminieren kann. Aussichtsreich sind dagegen Versuche, den Selektionsfaktor dadurch zu bestimmen, daß man z. B. die Wirkung von Milieusteigerung ohne Selektion der Plusvarianten mit der Wirkung von Milieusteigerung mit gleichzeitiger Auslese der stärksten Plusabweicher vergleicht. Der Einfluß der Selektion ergibt sich dann aus der Differenz zwischen den Erfolgen der einfachen und denen der kombinierten Methode. So weit sind wir aber noch nicht; wir werden sehen, daß sich von einer

artverändernden Milieuwirkung (ad 4) bis jetzt nur die ersten Anfänge zeigen lassen, soweit es sich um die künstliche Hervorrufung neuer Genotypen handelt. — Über Selektion regressiver Varianten vgl. S. 158.

Sehen wir nun aber zunächst zu, ob sich nicht schon aus der Analyse der vorhandenen *Daphnia*-Genotypen zwingende Schlüsse über die Natur ihrer Artveränderung ziehen lassen.

I. Feststellung und Analyse der sämtlichen Phänotypen des Quantitativ-Merkmals »Kopfhöhe«.

Unter dem »Phänotypus« einer Eigenschaft verstehen wir mit JOHANNSEN den Mittelwert dieses Merkmals für irgend eine Lebenslage, z. B. die mittlere Länge der Halme in einem gleichmäßig gedüngten und bewässerten Roggenfelde. Dieser Phänotypus kann einheitlich sein, wenn sämtliche Pflanzen zu einer Elementarart gehören, oder nur scheinbar einheitlich, indem mehrere erblich (»genotypisch«) verschiedene Elemente darin stecken, wenn wir es also mit einer »gemischten Population« zu tun haben. Wir beschäftigen uns im folgenden jedoch nur mit solchen Phänotypen, deren Einheitlichkeit wir bereits durch Vererbungsversuche festgestellt haben. Um die Darstellung zu vereinfachen, wollen wir ferner zunächst nur ein bestimmtes Merkmal ins Auge fassen, nämlich die Kopfhöhe von *Daphnia*-Lokalrassen (= Elementararten), und zwar die auf die Schalenlänge 100 bezogene »relative« Kopfhöhe (vgl. Fig. 1 und die beistehende Erläuterung).

Unsre erste Aufgabe ist nun, den Phänotypus der Kopfhöhe in der natürlichen Population, also an den in ihrem See oder Teich gleichzeitig gefangenen Daphnien zu berechnen, indem wir 100 Exemplare (♀♀ oder ♂♂) messen und daraus die Frequenzkurve und aus ihr den gesuchten Mittelwert = Phänotypus berechnen. Eine solche Berechnung hat jedoch eigentlich nur dann Wert, wenn es uns gelingt, gleichaltrige Tiere zu erhalten, d. h. Tiere, welche die gleiche Anzahl von Häutungen durchgemacht haben, da auch die relative Kopfhöhe sich im Lauf des Lebens ändert. Wir müssen uns indessen darauf beschränken, annähernd gleich »ausgewachsene« Tiere — es kommen vorzugsweise ♀♀ in Betracht — für die Konstruktion unsrer Kurven auszuwählen. Dennoch erhalten wir in vielen Fällen mehrgipflige Kurven, wenn nämlich ausgewachsene ♀♀ von verschiedenen Generationen vorhanden sind, die sich zumal im Frühjahr erheblich in der Kopfhöhe unterscheiden können.

Es ist deshalb unerlässlich, die »natürlichen« Frequenzkurven mit

solchen zu vergleichen, die wir an kultiviertem Material gewonnen haben, so zwar, daß wir nunmehr die verglichenen Individuen sämtlich aus einer Generation und Altersklasse entnehmen.

Wenn wir nun die gleiche Untersuchung im Freien zu verschiedenen Jahreszeiten vornehmen, so finden wir bekanntlich bei vielen Daphnien ganz andre Kopfhöhen im Frühjahr, im Hochsommer und im Herbst — Winter. Demnach wird unsre Frequenzkurve und ihr Mittelwert wiederholt den Platz ändern (Fig. 3); wir erhalten eine Frühjahrskurve, eine Sommerkurve usw. Oder genauer

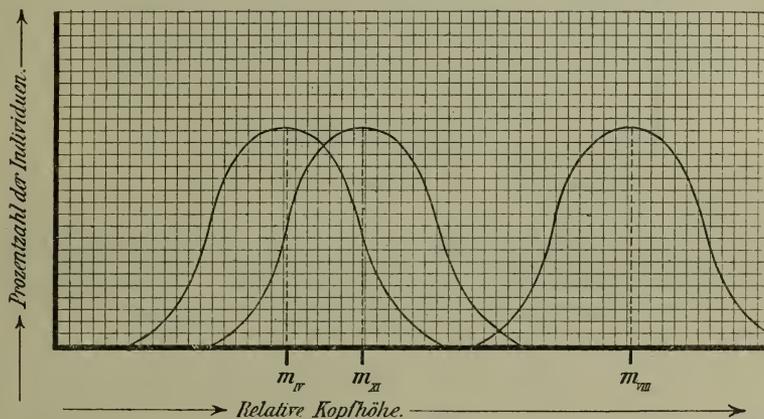


Fig. 3. Halbschematische Darstellung von drei Frequenzkurven für die relative Kopfhöhe einer im Freien beobachteten *Hyalodaphnia*-Rasse. Die Kurve links repräsentiert die ausgewachsenen ♀♀ eines Aprilfanges, die Kurve rechts diejenigen eines Augustfanges, die mittlere diejenigen eines Novemberfanges. Für jede der drei Kurven ist der Mittelwert m_{IV} , m_{VIII} , m_{XI} bezeichnet.

ausgedrückt: die Kurve und damit der Phänotypus der Kopfhöhe verschiebt sich vom Frühjahr bis etwa September nach der Plus-Seite, um dann wieder nach der Minus-Seite zu rücken.

WESENBERG-LUND hat für viele Lokaldaphnien der Dänischen Seen die Veränderung der Körperformen an typischen Exemplaren vortrefflich dargestellt; umstehend ist eine dieser charakteristischen Cyklomorphosen wiedergegeben. Sämtliche Tiere sind aus dem betreffenden See, nicht aus Kulturen entnommen.

Solche Darstellungen sind, zumal wenn sie über mehrere Jahre sich erstrecken, völlig ausreichend, um die Erscheinungsformen der betreffenden Lokalrasse deskriptiv zu charakterisieren. Um aber die besondere erbliche Natur (den Genotypus) einer Elementarart zu durchschauen, können wir die Kulturen nicht entbehren.

In unsern Kulturen können wir alle die verschiedenen Kopf-

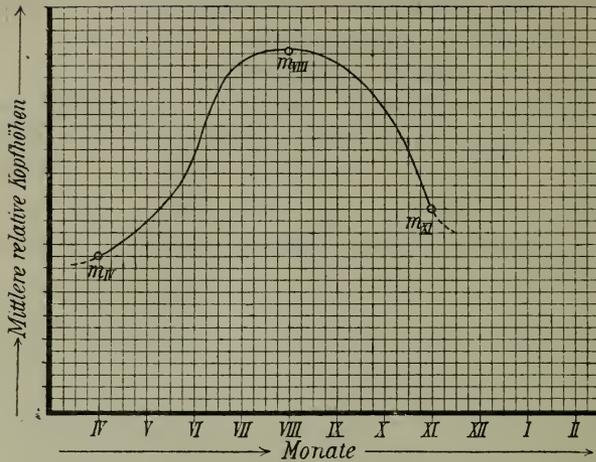


Fig. 4. Halbschematische Darstellung der Jahreskurve der relativen Kopfhöhe einer *Hyalodaphnia*-Rasse, auf Grund der Mittelwerte, welche aus den Frequenzkurven der einzelnen Monate berechnet sind. Die drei Mittelwerte aus Fig. 3 sind besonders bezeichnet.

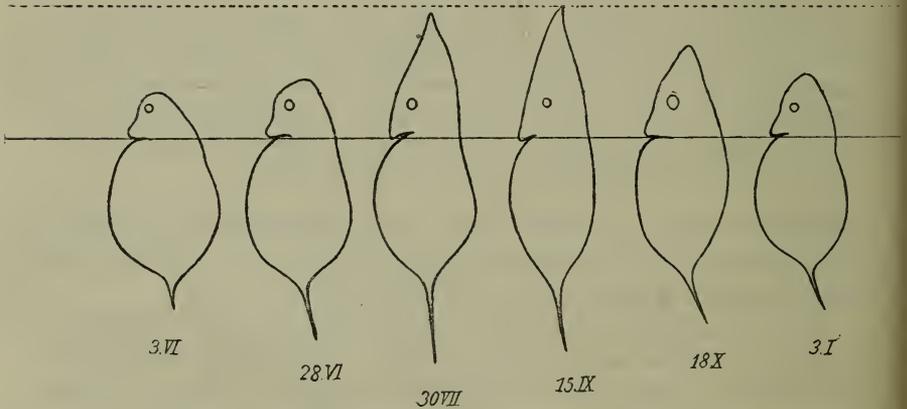


Fig. 5. Darstellung der Cyclomorphose einer *Hyalodaphnia* nach WESENBERG-LUND. Es werden möglichst typische Einzel Exemplare bei gleicher Vergrößerung nebeneinander gezeichnet. (Durch Verbindung der Scheitelpunkte würde man eine Jahreskurve der absoluten Kopfhöhen erhalten, welche jedoch nicht ganz so brauchbar sind wie die in Fig. 4 verwendeten Mittelwerte der relativen Kopfhöhen.) Zur Darstellung wurde die von W.-L. (Plankton-investig. of the Danish Lakes II. 1908) beschriebene *Hyalodaphnia* des Skanderborg-Sees gewählt, weil diese auch in der Spinalänge und dem Spinawinkel eine deutliche Periodizität zeigt.

höhen, welche wir im Laufe des Jahres in einem See finden, künstlich erzeugen. Natürlich müssen wir für hinreichend günstige Kulturbedingungen¹ Sorge tragen, was mir nach mancherlei Versuchen auch für die rein pelagische *Hyalodaphnia cucullata* gelang.

a. Die Ursachen der verschiedenen Kopfhöhe.

Drei verschiedene Faktoren sind es hauptsächlich, von denen die verschiedene Kopfhöhe innerhalb eines Biotypus (zugleich mit andern Formmerkmalen, wie Spinallänge, Spinawinkel, Stirnwinkel und Gesamtgröße) abhängt: Ernährung, Temperatur und Generationszahl.

Äußere Faktoren.

Bisher hat man die Temperatur als das ausschlaggebende Moment betrachtet, zumal seit Wo. OSTWALD² darauf hingewiesen hat, daß durch die steigende Temperatur die innere Reibung des Wassers herabgesetzt wird. Infolgedessen brauchen die Planktonorganismen bei höherer Temperatur einen größeren Sinkwiderstand, um sich schwebend zu erhalten, als sie ihn bei niedriger Temperatur in dem dann dichteren Wasser nötig haben.

Der Sinkwiderstand des *Daphnia*-Körpers wird nun u. a. durch Körperfortsätze (einerseits durch den die Kopfhöhe bedingenden »Helm«, anderseits durch den Schalenstachel) offenbar vergrößert; oder auch durch Herabsetzung der Gesamtgröße, wobei die relative Körperoberfläche zunimmt. Die Annahme, daß solche zweckmäßigen Veränderungen durch die Temperaturänderungen ausgelöst oder verursacht würden, ist deshalb eine sehr einleuchtende.

Indessen zeigte sich in meinen Kulturen, daß die Temperatur doch nur eine sekundäre Rolle dabei spielt; und ferner, daß die Kopfhöhe durch Veränderungen der inneren Reibung an sich nicht alteriert wird. Ich verwendete zu dieser letzteren Prüfung hauptsächlich Quittenschleim, den die Tiere besser als Zusatz von Glyzerin und von Salzen vertragen. Da das Resultat immer ein negatives war (abgesehen von einer gewissen Degeneration der älteren Kulturen bei zu hoher Konzentration) so lohnt es nicht, diese Versuche im einzelnen wiederzugeben.

¹ Vgl. meine Notiz über die Nahrung der Daphnien in der Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. usw. 1908, Heft 6 I, S. 871–874.

² Von seinen zahlreichen Schriften über diesen Gegenstand ist hier besonders wichtig »Exper. Unters. über den Saisonpolymorphismus bei Daphniden« (Arch. f. Entwicklungsmech. 1904).

Steigerung bzw. Herabsetzung der Temperatur dagegen übt, wie WO. OSTWALD ganz richtig beobachtet (nur nicht ganz richtig gedeutet) hat, einen merklichen Einfluß auf die Kopfhöhe aus, ebenso wie auf die Gesamtkörpergröße.

Betrachten wir die letztere als die einfachere Veränderung zuerst. Es zeigte sich, daß die Körpergröße durch Wärme in der Tat herabgesetzt werden kann, aber nur bei gleichbleibender schlechter bis mittlerer Ernährung. Bei gesteigerter Ernährung dagegen, oder auch bei gleichbleibender reicher Ernährung wird die Körpergröße durch Wärme absolut nicht herabgesetzt, sondern erheblich gesteigert.

Der Zusammenhang ist wohl klar: bei höherer Temperatur verbraucht der Körper für seine erhöhte Lebenstätigkeit (Bewegung, Herzschlag, Geschlechtstätigkeit sind sehr deutlich gesteigert) ein größeres Nahrungsquantum, kann daher zum eigenen Aufbau weniger Stoffe verwenden, wenn nur ein beschränktes Nahrungsquantum zur Verfügung steht. Ist dagegen die für unsre Daphnien verwendbare Nahrung im Überfluß vorhanden (die pelagischen Arten vermögen keineswegs, wie man anzunehmen pflegt, allen möglichen Detritus, Bakterien usw. zu verdauen) so bewirkt die mit der Wärme gesteigerte Assimilationstätigkeit auch eine Vergrößerung des Körpers.

Das gleiche gilt nun auch, wie sich in sehr zahlreichen auf diesen wichtigen Punkt gerichteten Experimenten an *Daphnia longispina*, *galeata* und *cucullata* zeigte, für die Kopfhöhe oder den »Helm« der Tiere. Ich will hier auf diese Versuche nicht im einzelnen eingehen und nur mitteilen, daß ich bei niedriger Temperatur, aber reicher *Chlorella*-Ernährung höhere Köpfe erzielte, als bei hoher Temperatur, aber spärlicher Ernährung. Selbst bei wochenlangem Aufenthalt im Thermostaten bei 30° blieben die Köpfe (ebenso wie bei der »natürlichen« Temperaturlage von 18—25°) niedrig, wenn ihnen nicht reichlich Algenfutter zur Verfügung stand; und schon bei 6—10° konnte ich mit reicher Ernährung höhere Köpfe erzielen als die weniger gut genährten 30°-Tiere sie aufweisen. Temperaturen unter 5° und über etwa 32° (für die verschiedenen Biotypen sind die Grenzen verschieden) scheinen den Stoffwechsel allzusehr zu schädigen, außerhalb dieser Grenzen bilden die Tiere »Kümmerformen« oder gehen ein.

Die niedrigen Köpfe, welche alle überwintrenden *Daphnia*-Arten von *longispina* bis *cucullata* in der kalten Jahreszeit zeigen (WESENBERG-LUND hat zuerst gezeigt, daß sie dann alle gleich aussehen) sind also einerseits auf verringerte Nahrung, andererseits auf die

Herabsetzung der Assimilationsfähigkeit durch Kälte zurückzuführen; die hohen Helme des Sommers aber werden durch die dann reiche Ernährung, genauer durch die infolgedessen gesteigerte Assimilation verursacht. (Über den außerdem dabei wirksamen inneren Faktor vgl. unten S. 143.)

Das hier angeschnittene Kapitel ist nun ein zu kompliziertes, um im Rahmen dieses Vortrags eingehend behandelt zu werden; was wir hier brauchen, können wir dem Gesagten bereits entnehmen: den wesentlichsten Faktor des »Milieus«, der Lebenslage unsrer Daphnien. Wichtig ist vor allem, daß die Quantitätsunterschiede der Assimilation den Quantitätsunterschieden des geprüften Merkmals Kopfhöhe direkt proportional sind, während sie sich zu einem zweiten Merkmal, der Sexualität (s. S. 144) umgekehrt proportional verhalten.

Methodisch wichtig ist nun, daß der zweite die Assimilationsintensität bestimmende Faktor, die Temperatur, bei den analytischen Experimenten leicht ausgeschaltet werden kann: man braucht nur für gleichmäßige Erwärmung der Kulturen Sorge zu tragen. Da auch die übrigen Beschaffenheiten des »Milieus« der Kulturen: Salz- und Gasgehalt, Volumen, Licht in ausreichender Weise sich gleichmäßig gestalten lassen, so bleibt als einziger variabler äußerer Faktor die Nahrungszufuhr übrig; und diese läßt sich gut dosieren (vgl. Zusatz 1, S. 166).

Bei den Daphnien können wir also als meßbare Ursachen der einzelnen Kopfhöhen die Quantitäten zugeführter Nahrung konstatieren. Von der Qualität können wir absehen, wenn wir nämlich in den verglichenen Kulturen aus derselben Reinkultur von *Chlorella* (oder einer andern Alge) abgemessene Dosen verfüttern¹.

Innere Faktoren.

Wir müssen nun aber außer der Ernährung (und den sekundären Faktoren: Temperatur usw., die wir durch Gleichartigmachen aus den Versuchen eliminieren konnten) noch einen variablen Faktor berücksichtigen, das ist der Einfluß der Generationszahl.

Dieser Faktor ist ein Teil der im übrigen konstant wirkenden

¹ Leider ist das bei zeitlich aufeinander folgenden Versuchen oft nicht möglich; dann macht sich manchmal unangenehm bemerkbar, daß der Nährwert dieser Algen in schwer verständlicher Weise schwankt (vielleicht im Zusammenhang mit ihrer wechselnden Tendenz, im Wasser suspendiert zu bleiben bzw. zu Boden zu sinken). Besonders ist darauf zu achten, daß nicht neben den Nähralgen sich Bakterien oder andre Algen entwickeln, welche oft — wie z. B. die spitzigen Raphidien — den Daphnien unzutraglich sind. In solchen Fällen kann man ganz irreführende Kulturresultate bekommen.

vererbten »Helm-Potenz«, deren Wesen wir deshalb kurz im Zusammenhang betrachten wollen. Wir sahen oben, daß es wesentlich die Assimilationsintensität sei (als Produkt von Nahrung und Temperatur), welche ebensowie die Umgestaltung der übrigen Körperformen auch die Kopfhöhe bestimmt. Dabei versteht sich ja von selbst, daß dieser besondere Assimilationsprozeß, man könnte sagen: dieser Umsatz der Nahrung in Helm-Substanz von inneren Kräften geleitet wird, welche den eigentlich ausschlaggebenden Faktor darstellen. Das ist die vererbte Potenz einer Helmbildung. Wir können sie uns einmal vorstellen als einen in den Hypodermiszellen der Kopfreion vorhandenen Stoff, besser wohl als eine Stoffanordnung, welche auf die Zufuhr gewisser Qualitäten und Quantitäten von assimilierter Nahrung (Blut) durch den Aufbau eines kammartigen Kopffortsatzes von bestimmter Höhe reagiert.

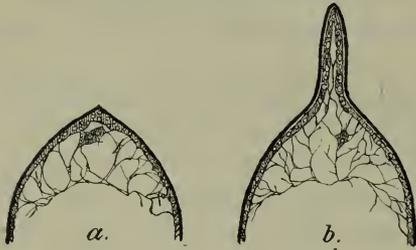


Fig. 6. Zwei Frontalschnitte durch den Scheitel einer *Hyalodaphnia*, etwa in der Ebene der »Längsachse« (Fig. 1) geführt. Chitin schwarz, Hypodermis schraffiert mit weiß gehaltenen Kernen. (Darunter verzweigtes Bindegewebe mit einzelnen großen amöboiden Zellen.)
a, Helmloses Tier (wie Fig. 5 links);
b, Beginnende Helmbildung.

Da wir uns hier einem wie mir scheint besonders wichtigen Punkt nähern, so wird es gut sein, die morphologischen und physiologischen Komponenten dieser Helmbildung kurz zu betrachten. Die kritische Region des Daphnienkopfes besteht aus einer in der Regel im Vergleich mit dem übrigen Körper verdickten, von Chitin bekleideten Hypodermis, welche, solange kein Helm vorhanden ist, etwa die Form eines Daches hat. Stets (außer bei extrem niedrigen Köpfen) zeigt dieses Dach einen scharfen First; der Kopf ist »gekielt«, sagen die Systematiker.

Die unter diesem First oder Kiel gelegene verdickte Hypodermis ist der Sitz der »Helmpotenz«, deren Natur wir untersuchen wollen. Die Hypodermis kann zeitlebens so kompakt und niedrig bleiben, wie Fig. 6*a* zeigt; sie kann aber auch zu einem hohen und schmalen Vorsprung auswachsen (Fig. 6*b*), der dann, mit zartem Chitin bekleidet, von der Seite gesehen die Form eines Helmes vortäuscht. In Wirklichkeit ist der »Helm« eine schmale Lamelle; die jungen Tiere im Brutraum der Mutter pflegen ihn, solange ihr Chitin noch nicht erhärtet ist, bei Raummangel wie eine Schlafmütze nach links oder rechts umgeklappt zu tragen.

Wie kommt nun der Reiz zur Entfaltung an diesen Sitz der Helmpotenz heran? Auf zwei ganz verschiedenen Wegen, je nachdem ob es sich um die Helmbildungszellen eines Embryos oder die eines ausgebildeten Tiers handelt. Denn auch in dem letzteren bleibt dieser Zellkomplex zeitlebens (oder doch wenigstens bis in ein »hohes Alter« von 10—12 Wochen) entfaltungsfähig. Bei jüngeren Tieren tritt die Reaktion naturgemäß weit schneller und vollständiger ein, als bei älteren Exemplaren.

Beim Embryo tritt der Nährstoff, der den Reiz übermittelt, von außen her an die Bildungszellen heran; es ist der Nährsaft im Brutraum der Mutter, denen größere oder geringere Konzentration in erster Linie darüber entscheidet, ob das junge Tier einen hohen oder niedrigen Kopf erhält. Dieser Nährsaft wird bekanntlich von einer besondern Zellschicht am Boden des Brutraums ausgeschieden, die ihrerseits vom Blute des Muttertieres her die nötigen Nährstoffe erhält. — Auch der Gehalt des Embryos an Dottersubstanz scheint indessen bei der Anlage des jugendlichen Helmes mitzuwirken.

Im zweiten Falle, bei der Bildung eines Helmes vor einer Häutung des ausgebildeten Tieres, ist es die Blutflüssigkeit, deren größerer oder geringerer Gehalt an Nährstoffen als regulierender Reiz wirkt. Außerdem dürfte die Tätigkeit von amöboiden Zellen in Betracht kommen, welche sich bei *Hyalodaphnia* und *D. galeata* regelmäßig am Orte der Helmbildung (und ebenso an der Basis des Schalenstachels) in Form einer kleinen Plaque vorfinden. Es sind das wohl (vergrößerte) »Blutzellen«; ihre Tätigkeit kann vorläufig mit der Einwirkung des Blutes überhaupt auf die Helm- bzw. Spinabildung zusammengefaßt werden. Siehe Fig. 7.

Leider sind die Assimilationsprozesse bei diesen Entomotraken noch wenig oder garnicht physiologisch untersucht (vergl. Zusatz 2, S. 168); einiges bekommt man davon dank der vollkommenen Durchsichtigkeit dieser Tiere zu sehen. Gibt man einer bis dahin schwach ernährten Daphnia reichliche Nahrung, so sieht man alsbald charakteristische Veränderungen auftreten. Der Darm wird sogleich mit den Algen gefüllt, und nun kann man die Zeit feststellen, welche bis zum Auftreten der Resorptions-Tröpfchen vergeht, welche alsbald in sämtlichen Darmzellen erscheinen. Darauf folgt eine zunehmende Veränderung der bis dahin absolut unsichtbaren weil wasserklaren Blutflüssigkeit in einen gelblichen, schließlich etwas opak aussehenden Saft. Von diesem Blutsaft wird nun der ganze Körper mit einem reichen Nahrungsstrom versorgt; man sieht in unglaublich kurzer Zeit (bei genügender Temperatur) die vorher beinah unsichtbaren Keimdrüsen anschwellen und den vorher fast völlig fettlos

gewordenen »Fettkörper« mit seinen charakteristischen rötlichen oder violetten Farbönen wieder auftreten. Ganz analog ist nun auch die Wirkung des angereicherten Blutstroms auf die Helmbildungszellen: das Zellpolster vergrößert sich durch Imbibition und vielleicht auch Vermehrung der Zellen, und bei der nächsten Häutung zeigt sich die Kopfhöhe bereits erheblich vergrößert. Umgekehrt kann man die Kopfhöhe von einer Häutung zur andern durch Nahrungsmangel erheblich herabsetzen, dann sieht man, wie das auch WESENBERG u. a. beschrieben haben, schon geraume Zeit vor der Häutung die neue kleinere Helmanlage in der früheren drinstecken, so daß die beiden Konturen durch einen oft beträchtlichen Zwischenraum (Fig. 7) getrennt sind.

Schließlich konstatiert man, daß in der Tat jedem Nahrungsquantum — bei gegebener Temperatur — eine spezifisch be-

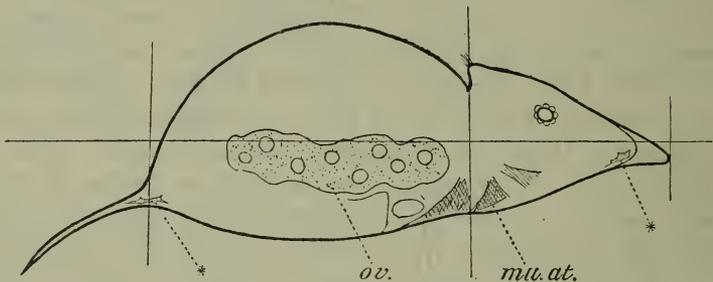


Fig. 7. *Hyalodaphnia*-♀ kurz vor der Häutung, bei verminderter Nahrung (Assimilation). Die Kontur des neuen Helmes ist bereits sichtbar, er wird erheblich niedriger als der jetzige sein. Bei * Plaques von amöboiden Zellen (Blutzellen?), welche bei der Helm- bzw. Spinabildung eine Rolle spielen. *ov.*, Ovarium. (Vgl. auch die Erklärung von Fig. 1.)

stimmte Kopfhöhe entspricht, ganz ebenso wie ihm je eine bestimmte Ausbildungsstufe des Fettkörpers und der Ovarien entspricht. Die Verteilung des verfügbaren Überschusses von resorbierten und im Blut gelösten Stoffen auf diese verschiedenen Regionen oder Organe des Körpers sowie auf die Erhöhung der Energieproduktion (Tempo des Herzschlags und der Schwimmbewegung) unterliegt bestimmten, für jeden Biotypus festgelegten Gesetzen; z. B. besteht eine ausgesprochene Konkurrenz zwischen den Ovarien einerseits und den Helmbildungszellen andererseits. Es hängt von mehreren Faktoren des Assimilationsprozesses (Qualität der Nahrung, Temperatur usw.), ferner von dem speziellen Charakter des betreffenden Biotypus, endlich wesentlich von der Generationszahl ab, ob im einzelnen Falle die Ovarien oder die

Helmbildungszellen in diesem »Kampf« um die Blutstoffe mehr begünstigt sind.

In der »Generationszahl« haben wir einen »zyklisch variablen«, d. h. in bestimmter Aufeinanderfolge schwankenden Teil des inneren Faktors der Helmbildung vor uns. Dieser innere Faktor, die »Helm-potenz« reagiert nämlich in verschiedenen Generationen mit verschiedener Intensität auf die gleichen Milieubedingungen: Nahrung und Temperatur, also auf den Assimilationswert, den wir vorhin als die regulierende Ursache oder den regulierenden Reiz der Helmbildung kennen lernten. Ich beobachtete bei mehreren Formen von *Hyalodaphnia cucullata*, daß bei gleicher Ernährung usw. in den ersten Generationen ein wesentlich geringerer Mittelwert der Kopfhöhe erzielt wird, als bei den späteren Generationen. Bei zwei lokalen Biotypen derselben Spezies konstatierte ich ferner, daß — ebenfalls in gleichem Milieu — in den mittleren Generationen ein höherer Helm erzielt wird als in den späteren.

Dabei ist sehr zu beachten, daß die frühen und die späten Generationen dieser Elementararten normalerweise in den Frühling bezw. in den Herbst fallen, wo sie natürlich im Freien eine weit geringere Assimilationsintensität entwickeln können, als die mittleren Generationen, die im Hochsommer leben. Dann sind ja beide Faktoren der Assimilation, sowohl das zur Verfügung stehende Nahrungsquantum als die Temperatur, wesentlich heraufgesetzt. —

Damit haben wir alle Faktoren der Helmbildung kennen gelernt, einerseits den inneren: die Helmpotenz mit ihrer zyklisch (je nach der Generationszahl) schwankenden Intensität, andererseits die äußeren: in erster Linie die Ernährung, in zweiter die Temperatur, ferner den Gas- und Salzgehalt und andre Eigenschaften des Wassers. Aus all diesen variablen äußeren Faktoren resultiert die stark veränderliche Assimilationsintensität, in welcher wir die eigentliche Ursache der ebenso veränderlichen Helmhöhe kennen lernten. Anders ausgedrückt: die Assimilationsintensität wirkt als ein abgestufter Reiz, der in dem Substrat: Helmbildungszellen eine in ihrer Intensität entsprechend abgestufte Reaktion: die Helmbildung auslöst. Diese Reaktion erfolgt kraft der im Substrat vorhandenen, erblichen, spezifischen Helmpotenz.

b. Wie stellen wir die sämtlichen Phänotypen der Kopfhöhe für eine Elementarart fest und wie stellen wir sie dar?

Das Wesen, die Entstehungs-, Vererbungs- und Veränderungsweise dieser spezifischen Helmpotenzen wollen wir studieren, um

ein Urteil darüber zu gewinnen, ob die von DE VRIES und JOHANNSEN vertretene Anschauung — Veränderung auch der quantitativen Merkmale nur durch Mutation und ohne Milieubestimmung — zutreffend ist oder nicht.

Wir sind nun durch die Erkenntnis der Helmbildungsfaktoren zunächst einmal in den Stand gesetzt, für jede untersuchte Elementarart die Gesamtheit der möglichen Kopfhöhen in ihrer Abhängigkeit von den jeden einzelnen Phänotypus dieses Merkmals bedingenden (auslösenden, regulierenden) Ursachen festzustellen.

Ohne hier auf die für die verschiedenen Biotypen gefundenen Zahlenreihen im einzelnen einzugehen, wollen wir doch kurz betrachten, wie man eine solche Analyse der Phänotypen-Gesamtheit¹ eines Merkmals durchführt, wie man sie am besten darstellt und was man damit für die Lösung der gestellten Frage gewinnt.

Um auch im übrigen diese allgemeine Darstellung zu vereinfachen, beschränken wir uns darauf, von der auslösenden Ursache (Assimilationsintensität) den Hauptfaktor Nahrungsquantum herauszugreifen und in der abgestuften Wirkung seiner verschiedenen Grade zu untersuchen. Die Nebenfaktoren: Temperatur, Licht und Wasserbeschaffenheit lassen wir beiseite, indem wir nur von solchen Kulturen sprechen, in denen sie gleichmäßig einwirkten und lediglich das Nahrungsquantum verschieden war. (Eine Besprechung derjenigen Kulturen, in denen das Nahrungsquantum gleich ist, aber durch Abstufung der Temperatur usw. die Assimilationsintensität verändert wird, würde nichts prinzipiell Neues bieten, sondern uns auf einem Nebenwege zum gleichen Ziel führen.)

Ferner betrachten wir nur die Veränderung der ♀♀ und lassen die ♂♂ ganz beiseite. — Endlich beschränken wir uns darauf, nur drei verschiedene Grade der Ernährung in ihrer Wirkung zu vergleichen: arme, mittlere und reiche Nahrung.

Demnach ist unsre Aufgabe: für diese drei Nahrungsquantitäten jedesmal den Phänotypus der Kopfhöhe zu eruieren.

Die Nahrungsquantitäten erhalten wir dadurch, daß wir sorgfältig filtriertem Wasser eine bestimmte Dosis von *Chlorella vulgaris* (oder ähnlichen Algen: Palmellaceen, *Kirchneriella lunaris* u. a.) aus einer Reinkultur zusetzen. Bei exakten Versuchen müssen wir diese

¹ »Gesamtphänotypus« eines Merkmals dürfen wir leider nicht sagen, weil JOHANNSEN unter Gesamtphänotypus die Summe aller Merkmale eines Organismus, so wie sich ihre Mittelwerte in einer gegebenen Lebenslage darstellen, versteht.

Nährlösung täglich neu herstellen und die Tiere jedesmal überführen, weil einerseits die Algen sich unter günstigen Umständen rasch im Wasser vermehren, während sie andererseits bei ungünstigen Verhältnissen von den Daphnien rascher verbraucht werden, als sie sich vermehren können. Das Umsetzen läßt sich mit der Pipette oder bei größeren Kulturen mit Hilfe eines kleinen Seidengazefilters, das nur die Krebse zurück hält, (Müllergaze 12 oder 16) leicht und bei einiger Übung auch schnell genug erreichen. So läßt sich also das Nahrungsquantum hinreichend konstant erhalten. Für »arme Ernährung« setzt man nur so viel Algen dem Wasser zu, als nötig sind, um die Tiere nicht nur am Leben, sondern auch bei schwacher Vermehrung (nicht mehr als 1—2 Eier) zu erhalten. Die »reiche Ernährung« ist durch Hinzusetzen von Algen im Überschuß leicht herzustellen, solche »Mastkulturen« erkennt man sofort an der grünlichen Farbe des Wassers. Ist die Ergrünung, also der Nahrungsüberschuß sehr erheblich, so findet man bei manchen Daphnien eine Schädigung (Herabsetzung der Kopfhöhe und der ganzen Vitalität) während andre in dichtem, gelbgrünen Algenwasser sich dauernd wohl fühlen und nur hier das Maximum ihrer Kopfhöhe, Körpergröße, ihres Bewegungstempos usw. erreichen. (Merkwürdigerweise sind auch dies Formen, welche in der Natur in der pelagischen Zone klarer Seen leben, z. B. die *D. longispina* des Lunzer Untersees.) Die »mittlere Ernährung« stellt das mittlere Quantum zwischen den empirisch gefundenen Minimal- und optimalen Quantitäten (»arme« und »reiche« Ernährung) dar. Die richtige Dosierung der Nahrung erfordert ziemliche Aufmerksamkeit; auch die Anzahl von Daphnien, welche in der Kultur leben, ist dabei zu berücksichtigen.

Die Art und Weise, wie man den Phänotypus oder Mittelwert eines Merkmals bei gegebener Lebenslage erkennt, ist bekannt genug: man konstruiert aus einer größeren Anzahl von gemessenen Individuen eine Frequenzkurve (Galtonkurve) oder auch, was in manchen Fällen bequemer ist, ein Distributionsschema und berechnet aus dem einen oder andern den Mittelwert des betreffenden Merkmals.

Dieser Mittelwert bringt zum Ausdruck: die für die betreffende Lebenslage — die ja an sich für sämtliche Individuen in diesen Kulturen identisch ist (vgl. Zusatz I) — »normale« Ernährung der Eier und Embryonen im Muttertier. Die Plus-varianten verdanken ihren höheren Kopf vor allem dem Umstande, daß eine für die Milieustufe abnormal geringe Eizahl zur Ausbildung kam, bei den Minusvarianten ist umgekehrt eine allzu große gleichzeitige Eiproduktion die Hauptursache der Abweichung. Im allgemeinen ist aber die Ei-

produktion gleichaltriger ♀♀ auf gleicher Milieustufe ziemlich konstant. Die mittlere Abweichung (Variabilitätsindex) ist daher in den meisten Fällen nicht bedeutend, doch gibt es hier große Unterschiede und Komplikationen bei den einzelnen Biotypen, die wir aber hier vernachlässigen wollen. Fig. 8 stellt daher nicht einen speziellen Fall dar, sondern ein Schema der Kopfhöhe-Frequenzkurven, wie wir sie bei *Hyalodaphnia* erhalten.

Wir können in dasselbe Koordinatensystem die drei Frequenzkurven der Helmhöhe für arme, mittlere und reiche Ernährung einzeichnen (Fig. 8) und mit ihnen die entsprechenden drei Mittelwerte m_1 , m_2 , m_3 , die drei Phänotypen.

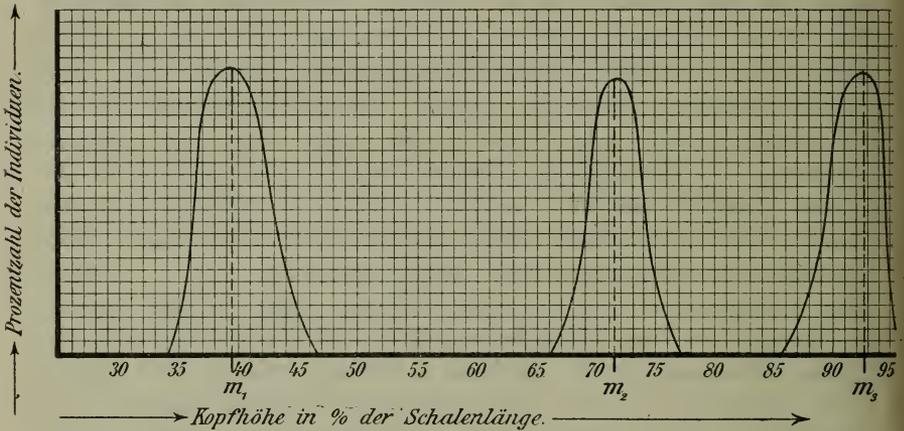


Fig. 8. Halbschematische Darstellung der Frequenzkurven für die relative Kopfhöhe einer *Hyalodaphnia*-Rasse, unter minimalen, mittleren und optimalen Ernährungsbedingungen, mit den zugehörigen Mittelwerten: m_1 , m_2 , m_3 .

Übersichtlicher läßt sich die Abhängigkeit der einzelnen Phänotypen von der Lebenslage (Ernährung) durch folgende graphische Darstellung wiedergeben. Ich trage auf der Abszissenachse die Ernährungsquantitäten ein, von links: Null bis rechts: Überschuß an Algen. Als Einheitswert dient entweder 1 cbmm einer von Chlorellen intensiv grün gefärbten Nährlösung oder 1 kleine Platinöse voll Chlorellen aus einer Agarkultur; beide Quantitäten verrührt in einem bestimmten (je nach der Spezies verschiedenen) Wasserquantum. Eine mathematische Genauigkeit der Dosierung ist natürlich ebenso unerreichbar wie unnötig.

Auf dieser Abszissenachse errichte ich in den einzelnen Punkten je eine Ordinate, welche den aus der Frequenzkurve berechneten Mittelwert der Kopfhöhe darstellt, die diesem Punkt (= Nahrungsquantum) entspricht.

Wenn ich die Endpunkte der Ordinaten verbinde, so erhalte ich eine Kurve (Fig. 9, 12), die ich als »Phänotypenkurve« bezeichnen will, und zwar gilt jede der so konstruierten Kurven für eine bestimmte, allen Kulturen gemeinsame Wasserbeschaffenheit (Temperatur usw.)

Wenn ich alle Phänotypen des analysierten Merkmals darstellen will, so muß ich zunächst in mein Koordinatensystem die Phänotypenkurve für alle in Betracht kommenden Temperaturen, oder wenigstens für niedrige, mittlere und hohe Temperatur eintragen. Dadurch würde ich drei Phänotypenkurven desselben Merkmals der gleichen Elementarart erhalten, deren gegenseitiges Lageverhältnis für jeden Biotypus ein etwas andres — erblich fixiertes — ist.

Ferner muß ich bei manchen Elementararten die Phänotypenkurve der ersten, der mittleren und der späten Generationen

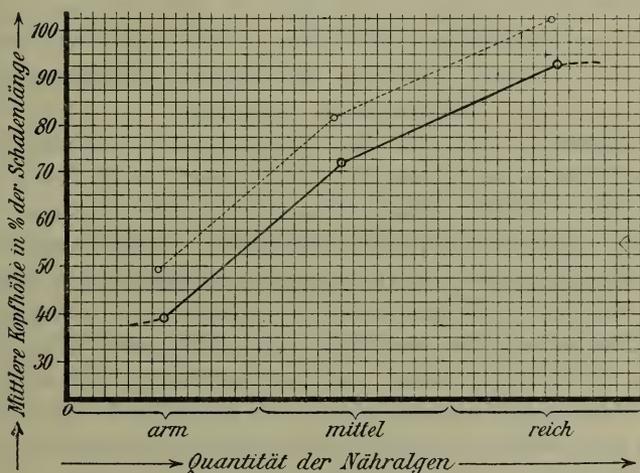


Fig. 9. Die drei Mittelwerte der Fig. 8 als einfachste »Phänotypenkurve« dargestellt (schwarze Linie). Die Versuchstiere gehören einer mittleren Generation an, und werden bei gleichbleibender, mittlerer Temperatur gezüchtet.

(vom Dauerei an gerechnet) unterscheiden. Auch die Form und die gegenseitigen Lagebeziehungen dieser Einzelkurven sind für jede Elementarart erblich fixiert.

Sodann scheinen bei einigen Biotypen die verschiedenen Generationen nicht nur auf das gebotene Nahrungsquantum spezifisch verschieden zu reagieren, sondern auch auf die Temperaturunterschiede bei gleichbleibendem Nahrungsquantum. Es kommen daher für jede Generationsstufe drei Temperaturkurven in Betracht.

Endlich wären eigentlich die Kurven für die Helmhöhe der ♀♀ und die davon oft ganz verschiedenen Helmhöhen der ♂♂ getrennt zu halten. Die ♂♂ zweier Elementararten können sich ganz ver-

schieden in diesem Punkte verhalten, während die ♀♀ große Ähnlichkeit zeigen (z. B. die Kolonien von Frederiksborg und Moritzburg). —

Um indes eine einigermaßen vollständige Darstellung der Phänotypen-Gesetzmäßigkeit zu erzielen, würde es »genügen«, für das eine quantitative Merkmal Kopfhöhe die schon nicht geringe Zahl von 9 Phänotypenkurven in unser Koordinatensystem einzutragen, nämlich für das Verhalten der ♀♀ in den

Anfangsgenerationen	bei	niedriger,	mittlerer	und	hoher	Temperatur,
Mittleren Generationen	»	»	»	»	»	»
Späten	»	»	»	»	»	»

Da nun jeder Phänotypenkurve des analysierten Merkmals die Mittelwerte aus mindestens 3 Frequenzkurven für arme, mittlere, reiche Ernährung zugrunde liegen, so sind für die annähernde Kenntnis der spezifischen Reaktionen dieses einen Merkmals nicht weniger als $3 \times 9 = 27$ Kulturen und daraus gewonnene Frequenzkurven und mittlere Relationswerte notwendig.

Wir müssen es uns nun hier versagen, auf die Einzelheiten all dieser Relationszahlen einzugehen. Es kommt uns ja hier nur darauf an, das Wesen solcher Quantitativmerkmale im allgemeinen klarzulegen: die spezifische Kopfhöhe einer jeden Elementarart ist durch eine große Zahl von Relationswerten erblich bestimmt.

Auch mit jenen 27 Relationszahlen sind wir von einer erschöpfenden Definierung der spezifischen Helmhöhe und Helmpotenz der geprüften Elementarart noch recht weit entfernt. Einerseits haben wir alle Zwischenwerte zwischen den drei für jeden der Helmbildungsfaktoren ausgewählten Fällen vernachlässigt, anderseits haben wir weitere spezifische Verschiedenheiten sowohl in bezug auf äußere Faktoren: Gas- und Salzgehalt des Wassers usw., als auch in bezug auf innere Gesetzmäßigkeiten, — z. B. Korrelationen der Helmhöhe zur Keimstockausbildung und Entwicklung der Kopfhöhe von Häutung zu Häutung — beiseite gelassen. Und doch stecken auch in diesen Dingen noch viele spezifische Besonderheiten der anscheinend so einfachen Kopfhöhe und ihrer erblichen Anlage.

Wir haben nun durchaus kein Recht, die Kopfhöhe etwa für besonders kompliziert in ihren gesetzmäßigen Beziehungen sowohl zur Außenwelt als zu den andern Organen des eigenen Körpers anzusehen. Vielmehr dürfte die genauere Analyse für jedes quantitative Merkmal eine ähnliche Fülle von spezifischen Relationen ergeben. Die »Helmpotenz« ist lediglich der messenden Analyse zugänglicher als etwa die spezifische Reaktionsintensität der Ovarienanlage oder des Fettkörpers, des Auges usw. (Um wenigstens noch

ein ganz andersartiges Merkmal in seinen spezifischen Relationen zu besprechen, werden wir später (S. 144) auf die »Sexualität« etwas näher eingehen.)

Wir haben nun auch kaum Grund, für andre Organismen eine prinzipiell andre Beschaffenheit der Quantitativmerkmale und ihrer Potenzen zu erwarten. So wird z. B. auch die Länge der Bohnen in JOHANNSENS Biotypen ein Merkmal sein, dessen Potenz (Gen) eine Fülle von spezifischen Relationen zu den Abstufungen der Milieufaktoren enthüllen würde, sobald es uns gelingt, die einzelnen Einflüsse der Lebenslage so wie bei *Daphnia*, vergleichend-analytisch zu prüfen. Auf die qualitativen Merkmale (Färbung usw.) deren spezifische Unterschiede unsern Augen einstweilen so ungeheuer viel einfacher erscheinen, als das hier Beschriebene, will ich nicht eingehen; es ist ja schon von verschiedenen Seiten ausgesprochen worden, daß sie nichts prinzipiell Andres sein können, als die Quantitativeigenschaften und -potenzen. —

Was haben wir nun bisher gewonnen?

Die Erkenntnis, daß irgend ein Quantitativmerkmal in seiner vollen spezifischen Beschaffenheit charakterisiert werden kann nur durch eine große Menge von Relationszahlen (Verhältnis von Reaktionsintensitäten = Eigenschaftsgraden zu Reizintensitäten = Assimilationsgraden.) Die Gesamtheit dieser Relationszahlen läßt sich darstellen nur durch eine Anzahl von Tabellen, oder übersichtlicher durch die von mir zu diesem Zweck eingeführten »Phänotypenkurven«. Die Zahl dieser Kurven würde, wenn wir wirklich sämtliche spezifischen Relationswerte analysieren wollten, von den unsrer kurzen Betrachtung zugrunde gelegten Neun auf beinahe unendlich viele anwachsen. Die in all diesen Kurven dargestellte Gesamtheit der Relationszahlen können wir als die spezifisch-relative **Reaktionsnorm** des analysierten Quantitativmerkmals bezeichnen; und wir können diesen Ausdruck ruhig auch auf diejenige geringe Anzahl von Phänotypenkurven anwenden, auf deren Berechnung wir uns in praxi beschränken müssen. Vielfach werden wir uns sogar damit bescheiden müssen, nur für eine (mittlere) Generation und für eine (mittlere) Temperatur die Phänotypenkurve zu konstruieren. Wir können dann auch von dieser Kurve (Fig. 9) als von der (partiellen) Reaktionsnorm des betreffenden Merkmals sprechen. Weiter dürfen wir aber in unsern Ansprüchen keinesfalls zurückgehen: ein Quantitativmerkmal, das nicht wenigstens für die drei hauptsächlichsten Ernährungs-(Assimilations-)stufen in Mittelwerten berechnet ist, kann nicht als bekannte Größe gelten. —

c. Was können wir über die genotypische Grundlage der spezifischen Kopfhöhe und über die genotypischen Unterschiede dieses Merkmals bei zwei Elementararten eruieren?

Aus dem Vorhergehenden erhellt, daß wir eine Elementarart nur auf eine Weise wirklich definieren oder diagnostizieren können, nämlich durch die spezifisch-relativen Reaktionsnormen ihrer verschiedenen Merkmale.

An dieser Tatsache interessieren uns hier nun nicht die Konsequenzen für die Systematik der Tiere und Pflanzen, sondern lediglich ihre Tragweite für die Vererbungs- und Artbildungslehre. Wir müssen uns an zwei unzweifelhafte und alltägliche Wahrheiten erinnern, um diese Tragweite kennen zu lernen. Erstens an den Satz: alles was an einer Art oder Elementarart spezifisch ist, d. h. sie von andern Biotypen unterscheidet, muß in den Keimzellen auf die nächste Generation vererbt werden. Zweitens: Eine neue Art oder Elementarart entsteht dadurch, daß irgend eine spezifische Eigenschaft sich erblich verändert.

Der »Genotypus« (die genotyp. Grundlage) eines Quantitativmerkmals ist die vererbte Reaktionsnorm.

Aus jenen beiden Sätzen folgt für unsre *Daphnia*-Arten ganz unzweifelhaft Folgendes:

1. Die gesamte Reaktionsnorm mit all ihren zahllosen spezifischen Relationen wird als Helmanlage vererbt. Demnach ist die »genotypische Grundlage« oder der »Genotypus« oder auch das »Gen« (alles Termini von JOHANNSEN, über deren Zweckmäßigkeit wir hier nicht sprechen wollen) der Helmbildung gleichbedeutend mit der Reaktionsnorm, wie wir sie definiert haben.

2. Die Biotypen von *Daphnia* entstehen und sind entstanden durch erbliche Veränderungen in der Reaktionsnorm ihrer Helmhöhe und ihrer andern Merkmale. Auf diese Reaktionsnorm bezieht sich nun also die Streitfrage, von der wir ausgingen: Wird sie nur durch Mutation und ohne Milieubestimmung verändert? Oder wird sie kontinuierlich und durch Einwirkung des veränderten Milieus erblich modifiziert?

Eine sprungartige Veränderung der Helmbildung können wir uns (wenn sie wirklich etwas prinzipiell andres als eine gewöhnliche, kontinuierliche Variation sein soll) nur so vorstellen, daß bei gleichen Milieubedingungen, also vor allem gleicher Ernährung die Kopfhöhe um einen Betrag herauf- oder herabgesetzt erschiene, der die Grenzen der durch Embryoernährung verursachten, also in die Frequenzkurve

fallenden Variation überschritte. Solche Veränderungen können ja in der Tat vorkommen; ich habe sie für die Rostrumlänge einer *Daphnia longispina* selbst beobachtet (Fig. 10). Solche Mutationen machen sich dann naturgemäß in allen Lebenslagen durch annähernd die gleiche Differenz ihres Mittelwertes von dem der Stammform geltend. Ein Vergleich der für beide konstruierten Phänotypenkurven entspricht etwa dem Bilde der Fig. 11. (Wir können uns im folgenden darauf beschränken, die in der Phänotypenkurve ausgedrückte Reaktionsnorm für eine mittlere Generation und eine mittlere Temperatur ins Auge zu fassen.) Für den durch dieses Bild repräsentierten Fall gelten beide Aussagen der Mutationslehre: Die Differenz der beiden Biotypen ist 1. sprunghaft (auch die von mir beobachtete, nach Art der DE VRIESschen Halbrassen erbliche Rostrumverlängerung tritt ohne Übergänge auf), 2. nicht vom Milieu bestimmt (denn der Unterschied zeigt sich in allen Milieugraden gleichmäßig entwickelt, kann also von keinem Milieugrad bedingt, sondern höchstens durch eine extreme Milieu- und Stoffwechseländerung ausgelöst sein.

Das Vorkommen typischer Mutationen kann also für unsre Daphnien ebensowenig gezeugnet werden wie es für höhere Pflanzen (DE VRIES u. a.), Käfer (TOWER), Wirbeltiere (ARENANDER u. a.) gezeugnet wird.

Die Frage ist nur, ob den Mutationen eine allgemeine, ja eine ausschließliche Rolle bei der Artveränderung zufällt. Und diese Frage kann, wie mir scheint, an Hand der quantitativen Daphnidenmerkmale mit aller Bestimmtheit verneint werden.

Um zunächst bei der Helmhöhe zu bleiben, so müßten deren Phänotypenkurven bei zwei Elementararten (die sich durch ihren sonstigen Bau als nahverwandt erweisen) ein gegenseitiges Verhalten etwa wie in Fig. 11 zeigen, wenn sie durch Mutation entstanden wären. Es müßte also in jeder Lebenslage eine erhebliche und vor allem ungefähr gleichbleibende Differenz vorhanden sein.

Daß auch JOHANNSEN ein derartiges Verhalten für seine Biotypen

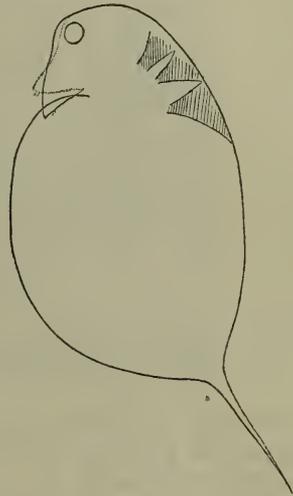


Fig. 10. Eine erbliche, sprunghaft auftretende Variante der Rostrumlänge von *Daphnia longispina* (Lunz, Untersee). Die ursprüngliche Kontur des Rostrums ist punktiert eingezeichnet.

annimmt, geht daraus hervor, daß er diejenige Differenz, welche zwei Phänotypen eines Merkmals in irgend einer gemeinsamen Lebenslage zeigen, als den genotypischen (durch Mutation entstandenen) Unterschied, also als den Unterschied zwischen den Genotypen dieser Elementararten bezeichnet. Da nun diese Genotypen in jeder Lebens-

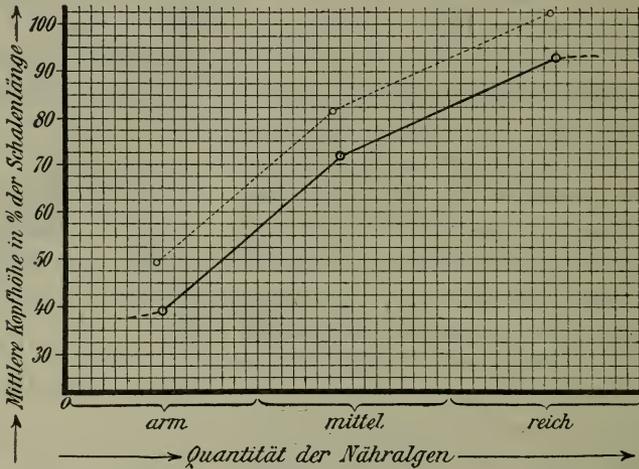


Fig. 11. Lageverhältnisse der Phänotypenkurven eines Merkmals bei zwei durch Mutation verschiedenen Elementararten. Schematisch.

lage gleichbleibende feste Größen sind, muß auch der sichtbar werdende Unterschied einen gleichbleibenden Wert haben, so wie es Fig. 11 darstellt.

Die Anfänge genotypischer Verschiedenheit: partiell verschiedene Reaktionsnorm. — Natürliche Übergänge.

Bei meiner Suche nach möglichst geringen aber erblichen Unterschieden von *Hyalodaphnia*-Lokalrassen (einer Suche also nach den Anfängen der Artdivergenz dieser Tiere) fand ich nun Differenzen der Reaktionsnorm, Lageverhältnisse der Phänotypenkurven, welche ganz und gar nicht in das obige für Mutation geltende Schema passen.

Fig. 12 stellt die Phänotypenkurven von drei Lokalformen von *Hyalodaphnia cucullata* dar, sämtlich für mittlere Generationen und mittlere Temperatur (18°—20° C.) konstruiert. Die zugehörigen Tiere selbst sehen sich, von der Kopfhöhe abgesehen, so sehr gleich, daß ich selbst in Gefahr kommen könnte sie zu verwechseln, wenn nicht durch gewisse Lebensbedingungen die Unterschiede jederzeit deutlich zum Vorschein gebracht werden könnten.

Es zeigte sich zunächst, daß die Phänotypen der Kopfhöhe für niedrige Ernährungsgrade alle drei fast identisch sind (runde,

niedrige Köpfe), während sie für mittlere Ernährung eine starke Verschiedenheit aufweisen. Die eine Elementarart (Lokalität Moritzburg, ähnlich verhalten sich die H. vom Trentsee¹ und Frederiksborger See) bekommt schon bei mittlerer Ernährung einen hohen Kopf, während bei gleichem Algenquantum der Helm der zweiten Elementarart (von Borsdorf) niedrig bleibt und der Kopf der dritten (von Kospuden) gar keinen Helm aufsetzt.

Weiter: der Kopf der letztgenannten Form wird auch bei reicher Ernährung nur wenig erhöht, während die Moritzburger und die

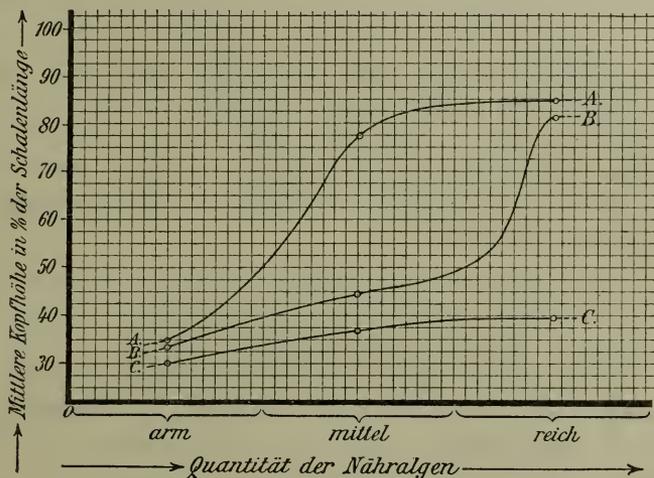


Fig. 12. Lageverhältnisse der Phänotypenkurven für die relative Kopfhöhe bei drei Elementararten von *Hyalodaphnia cucullata* (♀♂). A, Lokalart des Moritzburger Großteiches; B, desgleichen von Borsdorf; C, desgleichen von Kospuden. Alle Kurven für mittlere Generationen und mittlere, gleichbleibende Temperatur.

Borsdorfer Art bei günstigster Ernährung annähernd gleich hohe Helme ausbilden.

Diese beiden Biotypen zeigen also sowohl bei geringer als bei hoher Assimilationsintensität annähernd einander gleiche Formen, während sie auf mittlere Intensitäten durch ganz verschiedene Helmausbildung reagieren.

Dieses Verhalten der Phänotypenkurven steht zu dem für Mutationen angegebenen (Fig. 11) in einem charakteristischen Gegensatz: der bei ihnen obwaltende quantitative Unterschied ist zwar auch ein genotypischer, erblich fixierter, aber er ist sicherlich nicht sprunghaft und nicht vom Milieu unabhängig entstanden, denn er zeigt erstens

¹ Das lebende Material aus dem Trentsee verdanke ich der Freundlichkeit von Prof. ZACHARIAS (Plön).

alle Übergänge von starker Divergenz (bei mittlerem Nahrungsquantum) bis zum fast völligen Fehlen eines Unterschiedes (in schwacher und starker Ernährung). Es kann sich dabei also auch nicht um einen einheitlich normierten Unterschied zwischen zwei festen Genotypuswerten handeln, weil die Differenz je nach Milieu von Null bis zur vollen Ausbildung schwankt, also keineswegs eine feste einheitliche Größe ist. Endlich ist diese Differenz, ebenso wie sie heute nur durch bestimmte Milieuverhältnisse veranlaßt wird, sicherlich auch von diesen Milieufaktoren verursacht worden (vgl. Zusatz Nr. 3).

Das was den Unterschieden dieser Elementararten zugrundeliegt, können wir als »partielle Veränderung der Reaktionsnorm« bezeichnen; solche sind nun nicht nur für die spezifische Kopfhöhe, sondern auch für die andern Quantitativmerkmale unsrer Daphniden verantwortlich zu machen, und ich glaube, daß wir ihnen häufig genug im Tier- und Pflanzenreich begegnen würden, wenn wir die Phänotypenkurven nahverwandter Biotypen in der hier angegebenen Weise vergleichen würden.

In den bisher betrachteten Versuchen handelt es sich um Schwankungen der Kopfhöhe, welche auch in der natürlichen Cyklomorphose der verglichenen Hyalodaphnien alljährlich auftreten. Wir können also mit vollstem Recht sagen, daß die Kopfformen dieser drei Biotypen transgressiv, und zwar durch »natürliche Übergänge« verbunden sind, unbeschadet der für jede Elementarart spezifischen Reaktionsnorm des geprüften Merkmals.

Der Nachweis, daß die Daphnien-Lokalformen durch kontinuierliche, milieubestimmte Veränderung entstanden sind, läßt sich noch auf mehrere andre Weisen führen. Zunächst durch das genauere Studium der in Kulturen erzielten künstlichen Übergangsformen.

Künstliche Übergänge, im Einklang mit den natürlichen Milieuverhältnissen.

In meinem vorjährigen Vortrag konnte ich für die Kopfhöhe, Spinalänge, sowie für den »Spinawinkel« und »Stirnwinkel« zweier lokaler Elementararten von *Daphnia longispina* (Fig. 13) zeigen, daß die beiden Biotypen zwar durch Vertauschung der natürlichen Milieubedingungen nicht ausgeglichen werden, wohl aber durch Anwendung einer übertriebenen vertauschten Lebenslage. Das heißt: die Untersee-*Daphnia* lebt in der Natur bei spärlicher, die Obersee-*Daphnia* bei erheblich reicherer Ernährung. Gebe ich nun der Untersee-*Daphnia* eine übermäßig reiche Nahrung, so wird sie der Obersee-Form angenähert, und gebe ich der letzteren eine über-

trieben arme Nahrung (lasse ich sie also hungern), so wird sie der Untersee-*Daphnia* ähnlich.

Auf diesem Wege läßt sich zwischen den beiden Elementararten eine kontinuierliche Reihe von Übergängen in bezug auf die einzelnen Merkmale herstellen. Diese Übergänge zeigen 1., daß die Merkmale der beiden Arten nicht diskontinuierlich, durch Mutation, verschieden geworden sind, und 2. daß dieses Verschiedenwerden eine Funktion

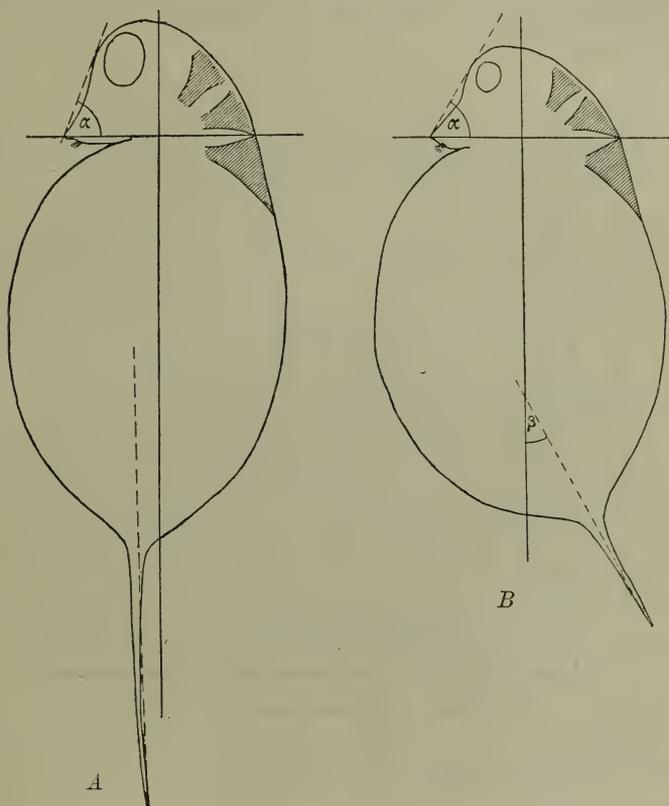


Fig. 13. Die beiden Elementararten von *Daphnia longispina* aus dem Obersee (A) und Untersee (B) bei Lunz. (Vgl. die Erklärung von Fig. 2.)

der Milieubesonderheiten gewesen sein muß. Durch andauernd reiche bzw. arme Ernährung ist im Obersee eine natürliche »Mastform«, im Untersee eine natürliche »Hungerform« entstanden. Beide Formen sind heute soweit erblich fixiert, daß sie unter gleichen Milieubedingungen ihre Differenz völlig wahren, und selbst unter vertauschten, solange es sich um natürliche Milieuverhältnisse handelt, d. h. um solche, die am »Standort« der beiden Biotypen vorkommen.

(Es sind also keinesfalls »Standortsmodifikationen«, da sie sonst schon bei Gleichheit des Milieus gleich werden müßten.)

Nur wenn wir die Reaktion der Merkmalsanlagen auf übertriebene (nicht in der Natur dargebotene) Milieureize prüfen, dann finden wir eine weitgehende Ähnlichkeit der Reaktionsintensität. Vergleichen wir also die »Phänotypenkurven«, z. B. der Kopfhöhe beider Elementararten, so ergibt sich ein ähnliches Bild, wie wir es bei den »natürlichen« Milieukurven *A* und *B* von *Hyalodaphnia* sahen (Fig. 12): Starke Differenz in den mittleren Milieulagen, Gleichheit in den Milieuextremen.

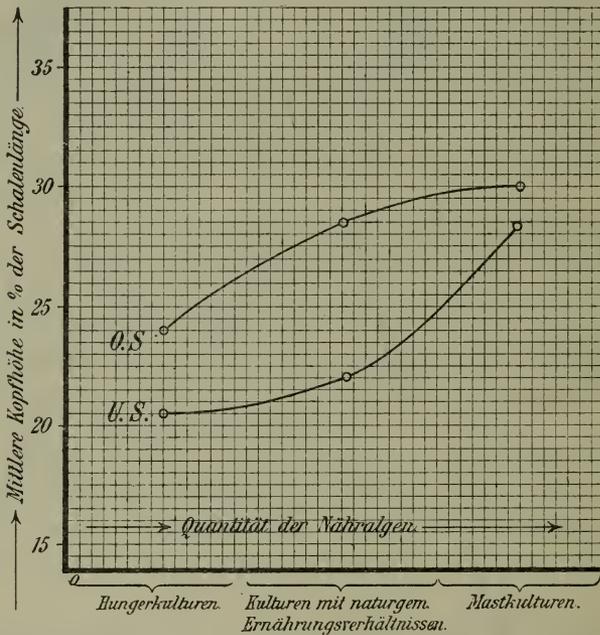


Fig. 14. Phänotypenkurve der relativen Kopfhöhe für die beiden in Fig. 13 dargestellten Elementararten.

Um das Verhalten der besprochenen *Daphnia longispina*-Biotypen anschaulich zu machen, habe ich hier (anstatt der im vorjährigen Vortrag demonstrierten Distributionskurven) auf Grund der Frequenzkurven zum besseren Vergleich mit den *Hyalodaphnia*-Befunden die »Phänotypenkurven« konstruiert (Fig. 14). Ich glaube, die Zweckmäßigkeit der letzteren tritt dabei deutlich hervor.

Der hier besprochene Fall mag als Beispiel solcher Fälle genügen, wo wir zwar nicht mehr »natürliche Übergänge« finden, wie bei den Daphnien der Kurven *A* und *B* (Fig. 12), wo aber doch noch »künst-

liche Übergänge« durch Übertreibung der natürlichen Milieudifferenz hergestellt werden können.

Den letzteren Fall könnten wir dann als die zweite Stufe der Biotypendivergenz bezeichnen (Kurve *A* und *B* als erste Stufe). Ein dritter Grad der Divergenz würde ferner in den von Kurve *A* und *C* repräsentierten Fällen erreicht sein. Hier ist die Reaktionsnorm der Kopfhöhe durchgehends verschieden, während sie in den beiden ersten Fällen nur erst partiell verschieden ist. — Wir werden kaum in der Annahme fehlgehen, daß die zeitliche Aufeinanderfolge der Divergenzstadien zweier Biotypen dem hier gegebenen Schema in der Regel entspricht, wenigstens soweit es sich um quantitative Differenzen handelt. Als Vorstadium unsrer ersten Divergenzstufe (Kurve *A* und *B*) hätten wir schließlich bloße Standortmodifikationen anzusehen, deren Phänotypenkurven natürlich noch identisch sind.

Reaktionsunterschiede der verschiedenen Generationen im Einklang mit den natürlichen Milieuverhältnissen.

Endlich sei in diesem Zusammenhange daran erinnert, daß bei einigen Elementararten die Reaktionsnorm für verschiedene Generationen verschieden ist, so daß wir in unsrer kurzen analytischen Darstellung (S. 134) die Phänotypenkurve für frühe, mittlere und späte Generationen unterscheiden mußten.

Diese Tatsache ist schon an und für sich ein weiterer Beleg dafür, daß die Helmhöhepotenz nicht als eine einheitliche Zahlengröße angesehen werden kann, welche sprungartiger Veränderungen fähig ist. Auch sind in diesen Generationsverschiedenheiten noch weitere Übergänge zu dem Verhalten anderer Biotypen enthalten, doch bedürfen wir keiner Übergänge mehr, um diese Biotypen als kontinuierlich, nicht sprungartig verschieden zu erkennen.

Aber etwas andres sehen wir sehr deutlich im Verhalten der Generationsfolgen: Die ersten Generationen nach dem Dauerei produzieren heute bei gleicher Nahrung einen niedrigeren Kopf als die mittleren Generationen; das läßt sich in den Kulturen, welche uns ja die Zufuhr beliebiger und gleicher Nahrungsquanten erlauben, unzweifelhaft erkennen. Für dieses Verhalten können wir nun kaum eine andre Erklärung finden, als daß die im März-April-Mai ausschlüpfenden Generationen ursprünglich und normalerweise in ihrem Gewässer eine arme Ernährung finden, sicherlich eine weit ärmere, als die später im Juli-August-September geborenen Tiere. Diese regelmäßig ärmere Ernährung der ersten Generationen scheint nun ihre Spur in der Gesamtpotenz der Helmhöhe ebenso zurückgelassen zu haben; wie es die im Ganzen ärmere Ernährung der

Unterseekolonie getan hat. Resultat in beiden Fällen: eine erblich fixierte Verringerung oder Erschwerung der Helmbildung in denjenigen Generationen bzw. denjenigen Lokalrassen, bei welchen die zur Helmbildung führende Reaktion seit langem außer Gebrauch gekommen ist.

Bei dieser Deutung gehen wir von der Voraussetzung aus, daß die höheren Köpfe in diesen Spezialfällen das Ursprünglichere sind. Wir können aber auch grade so gut annehmen, daß die regelmäßig reichere Ernährung der Sommergenerationen bzw. der reicher dotierten Kolonien allmählich bewirkt hat, daß in diesen Generationen oder Kolonien die Helmbildungsreaktion mit größerer Intensität und größerer Leichtigkeit vonstatten geht. Für unsre theoretische Betrachtung ist das Resultat dasselbe: die dauernde Einwirkung einer bestimmten Milieustufe hat die entsprechende Reaktionsstufe allmählich erblich befestigt. (Vgl. Zusatz III.)

Auch die späten, normalerweise in den Herbst fallenden Generationen einiger Lokalrassen zeigen die Abnahme der Helmbildungsfähigkeit gegenüber der mittleren Generationen nicht nur im Freien, sondern wiederum auch in meinen Kulturen bei gleicher Ernährung. Doch liegen hier die Verhältnisse noch komplizierter als bei den Frühjahrstieren, ohne für den hier verfolgten Gedankengang etwas Neues zu ergeben. Ich lasse sie daher beiseite; auch würde ich sonst auf einen besonders schwierigen und auch von mir noch nicht hinreichend analysierten Punkt eingehen müssen, auf die Korrelation zwischen Sexualität und Kopfhöhe.

II. Analyse der phänotypischen und genotypischen Unterschiede des Quantitativmerkmals »Sexualität«.

a. Feststellung und quantitative Bestimmung; Ursache der Unterschiede.

Unter Sexualität verstehen wir hier die Tendenz eines Tieres, sich geschlechtlich (»größere Sexualität«) anstatt parthenogenetisch fortzupflanzen (»herabgesetzte Sexualität«). Die geschlechtliche Tendenz äußert sich in der Produktion von ♂♂ oder von Ehippien tragenden, d. h. befruchtungsbedürftige Eier ausbildenden ♀♀. Beiderlei Betätigungen der sexuellen Tendenz wollen wir der Kürze wegen zusammen betrachten. Ihnen steht als asexuelle Tendenz die Produktion von weiblichen Subitaneiern gegenüber. (Die Produktion von Subitaneiern an sich sagt noch nichts über die Sexualität aus; es können ja auch ♂♂ aus diesen Eiern ausschlüpfen.)

Die Sexualität eines einzelnen Tieres (\ominus) läßt sich also stets an seiner Nachkommenschaft erkennen, außerdem kommt noch die mehr oder weniger ausgebildete Anlage des Latenzeies oder »Wintereies« im Ovarium als Kriterium in Betracht. Meistens genügt es uns, um die Sexualität einer Population, einer Generation, eines Wurfes zu »messen«, wenn wir wissen, wieviel junge $\sigma\sigma$ und wieviel Latenzeier sich unter der geprüften Anzahl befinden und wieviel junge $\ominus\ominus$ anderseits auf parthenogenetischem Wege entstehen. Daraus läßt sich dann ein bestimmter Zahlenwert gewinnen, z. B. »Sexualität« = 100% (d. h. nur $\sigma\sigma$ und Ephippien) oder = 50%, = 10% (d. h. die Hälfte bzw. 90% der Kultur sind parthenogenetisch entstandene $\ominus\ominus$).

So ist also die Sexualität unsrer Daphnien eine ebenso meßbare, quantitativ bestimmbare Eigenschaft wie die Kopfhöhe, Spinalänge, Eiproduktion, Bewegungs- und Herzschlagsgeschwindigkeit, Phototaxis usw. Da sich nun weiterhin konstatieren läßt, daß dieses Merkmal ganz ähnlich wie etwa die Kopfhöhe durch die Ernährungsverhältnisse beeinflußt wird, so ist es verständlich, daß wir auch in diesem Punkte die Elementararten in ganz analoger Weise differieren sehen; so zwar, daß wir die Sexualitätsunterschiede grade so gut zur Stütze unsrer Auffassung von der Natur der Artunterschiede verwenden können, wie die im vorigen Abschnitt behandelten Helmbildungen. Auch die Sexualitätsdifferenzen der Biotypen erweisen sich als kontinuierlich entstanden und als milieubestimmt.

Unsre Analyse dieses Merkmals kann denselben Weg einschlagen, wie die der »Helmhöhe«, wir prüfen also zunächst die geringsten natürlichen Artunterschiede und -übergänge, dann die »künstlichen« Übergänge und endlich das Verhalten der verschiedenen Generationen.

Vorher noch würden wir auch hier für jede einzelne Elementarart die Phänotypenkurven festzustellen, also anzugeben haben, mit welchem Sexualitätsgrade die betreffende Art auf die einzelnen Milieugrade (Ernährung, Temperatur) reagiert. Wir begnügen uns aber für heute mit der Konstatierung, daß die Reaktionsnorm auch dieses Merkmals für jede Elementarart verschieden ist, mit andern Worten: das Nahrungsquantum, welches einer Kultur (bestimmter Generation) zugefügt werden muß, um z. B. 50% Parthenogenese zu erzielen, ist für jede erblich fixierte Lokalrasse ein andres. Wir erhalten also für jede Elementarart eine besondere Phänotypenkurve, die der spezifischen Reaktionsnorm dieses Merkmals entspricht.

b. Anfänge genotypischer Verschiedenheit; natürliche Übergänge.

Suchen wir nun nach den geringsten erblichen Unterschieden, also nach dem Beginn der Divergenz, so finden wir auch in bezug auf dieses Merkmal Formen, welche sich auf niedern und hohen Milieugraden (bei schwacher und reicher Ernährung) nicht unterscheiden, während sie auf mittlere Nahrungszufuhr verschieden reagieren. Solche Arten zeigen also in ihrer Sexualität alle möglichen »natürlichen Übergänge«.

Zum Vergleich wählt man am besten Tiere aus, welche mittleren Generationen zweier Biotypen angehören, da die frühen und die späteren Generationen oft weniger deutliche Reaktionsunterschiede zeigen. (Die frühen sind in sehr vielen Fällen rein asexuell, die späten in hohem Maße sexuell.) Bei diesen mittleren Generationen findet man, daß die eine Elementarart auf mittlere Ernährung mit 50 %, die andre mit 75 %, die dritte bereits mit 100 % Sexualität reagiert, während alle drei Biotypen auf Unterernährung mit voller Sexualität, auf Überernährung mit überwiegender parthenogenetischer ♀♀-Produktion antworten. Die Kurvenbilder entsprechen also ganz den für die Helmhöhe gegebenen (Fig. 12); sie sind nur durch die stärkeren Generationsunterschiede wesentlich komplizierter und sollen deshalb hier nicht näher besprochen werden.

c. Künstliche Übergänge, im Einklang mit den natürlichen Milieuverhältnissen.

Ebenso finden wir auch für dieses Merkmal »Divergenzen der zweiten Stufe« (S. 143), d. h. Elementararten, welche zwar unter natürlichen Milieuverhältnissen sich durchweg verschieden verhalten, aber z. B. durch übertriebene Ernährung der einen Art doch noch zu »künstlichen Übergängen« veranlaßt werden können.

Ich möchte wenigstens ein Beispiel anführen, das einen künstlichen Übergang zwischen zwei eigentlich extrem verschiedenen Fällen darstellt. In einigen Almtümpeln bei Lunz (in etwa 1600—1800 m Höhenlage) lebt eine *Daphnia pulex (obtusata)*, welche einen kurzen, scharf ausgeprägten Zyklus aufweist. Die Tiere entstehen aus den Dauereiern etwa im Mai—Juni, produzieren dann große Mengen von parthenogenetischen ♀♀, um aber bereits im August—September zu rein sexueller Fortpflanzung überzugehen; wobei als äußerer Reiz für diese Veränderung die Abnahme an Nährmaterial betrachtet werden muß, welche die Daphnien durch die Übervölkerung der Tümpel selbst verursachen. Im Frühherbst sind dann nur noch Ephippien mit Dauereiern vorhanden, die nun etwa 8 Monate lang unter Eis und Schnee liegen bleiben.

Grade diese *Daphnia* nun konnte ich durch gleichmäßig auf der Höhe gehaltene Assimilation (reiche Ernährung und mittlere bis hohe Temperatur) dazu bringen, sich über ein Jahr lang rein parthenogenetisch, ohne daß in diesen Kulturen ein einziges ♂ oder Ehippium auftrat, zu halten; und auch dann ging die Kultur nur durch einen Unglücksfall zugrunde. Meine neuen Kulturen sind 8 Monate alt und zeigen bisher ganz dieselbe Erscheinung. (Die Konsequenzen, welche sich aus diesen Beobachtungen für das jetzt so viel diskutierte Sexualitätsproblem ergeben, gehören nicht in die Linie dieses Vortrages. Vgl. Zusatz 4.)

Durch meine Kulturen wird ein künstlicher Übergang zwischen den Sexualverhältnissen dieser Hochgebirgsformen und der azyklischen Vermehrung vieler Seencladoceren hergestellt, welcher wieder beweist, daß solche Unterschiede, selbst wenn sie so groß sind wie in diesem Falle, nicht sprunghaft entstanden sein können. Daß sie milieubestimmt sind, liegt in diesem Fall auf der Hand; wir können auch hier, wie bei der Kopfhöhe (S. 140) erkennen, daß es die gleichen Milieufaktoren sind (dauernd reichliche Ernährung), welche einerseits die azyklischen Kolonien, andererseits unsre künstlich azyklischen Kulturen bedingen.

d. Reaktionsunterschiede der Generationen, im Einklang mit den natürlichen Milieuverhältnissen.

Die Generationsunterschiede, welche auch bei gleichbleibender Lebenslage die Sexualtendenz aufweist, sind weit auffälliger, aber auch wesentlich komplizierter als die analogen Unterschiede in der Reaktionsintensität anderer Quantitativmerkmale, z. B. der Kopfhöhe (S. 143).

Verschiedene Formen der zyklisch schwankenden, sexuellen Reaktionsnorm (spezifische »Generationsfolgen«).

Wenn wir eine größere Zahl von *Daphnia*-Lokalformen aus recht verschiedenartigen Örtlichkeiten ab ehippium kultivieren und für Gleichmäßigbleiben der Milieubedingungen Sorge tragen, so sehen wir die aufeinanderfolgenden Generationen sich in bezug auf ihre Sexualzahlen bei jeder Elementarart etwas anders verhalten; wir konstatieren für jede eine spezifische »Generationsfolge« der Sexualität.

Doch können wir alsbald eine Anzahl von Kategorien unterscheiden, welche allerdings durch alle möglichen Übergänge miteinander verbunden sind.

Erste Kategorie: a) Die Sexualität steigt rasch im Verlauf weniger (1—2—3) Generationen von 0% auf 100% und wird dann

obligatorisch, d. h. wird unter allen Milieuverhältnissen alleinherrschend.

b) Die Sexualität steigt ebenso rasch an, bleibt aber fakultativ und partiell, d. h. kann durch reiche Ernährung zugunsten der Parthenogenese eingedämmt werden (in verschiedenem Umfange).

Zweite Kategorie: a) Die Sexualität steigt allmählich, im Verlauf zahlreicher (10 und mehr) Generationen von 0% auf 100% und wird schließlich obligatorisch (Fig. 15).

b) Desgleichen; nur bleibt die Sexualität stets fakultativ und partiell (in verschiedenem Prozentsatz).

Dritte Kategorie: a) Die Sexualität steigt zunächst rasch an, ohne aber alleinherrschend zu werden; die Nachkommen der in der Parthenogenese verharrenden oder zu ihr zurückkehrenden ♀♀ sind zunächst ganz asexuell; dann nimmt allmählich die Sexualität wieder zu, bis nach 6–12 Generationen abermals absolute und obligatorische Sexualität erreicht wird.

b) Desgleichen; nur bleibt auch die zweite Sexualperiode fakultativ und partiell.

Vierte Kategorie: Alle Generationen sind obligatorisch parthenogenetisch, d. h. auch bei geringer Assimilation wird keine Sexualität ausgelöst. (Diese Kulturen können wir daher auch nicht mit dem Ephippium bzw. Dauerei beginnen lassen.)

Es würde nun für unsern heutigen Zweck viel zu weit führen, wenn wir alle diese Kategorien im einzelnen betrachten wollten. Was wir daran zu zeigen wünschen, ist ja wiederum nur dieses: Die Sexualität ist ein Quantitativmerkmal, das seine genotypische Prägung nicht sprunghaft gewonnen haben bzw. geändert haben kann. Und zweitens: Dieses Merkmal muß alle seine spezifischen Ausprägungen unter dem (direkten oder indirekten) Einfluß der Milieuverhältnisse erhalten haben.

Beides ging schon aus der Betrachtung der ursächlichen Bedingtheit, sowie der natürlichen und künstlichen Übergänge hervor, welche dieses Merkmal aufweist (S. 145–147); und beides läßt sich auch aus den verschiedenartigen sexuellen »Generationsfolgen« und ihren natürlichen Ursachen mit Sicherheit entnehmen.

Betrachten wir nun einige typische Fälle, zunächst den in Fig. 15 wiedergegebenen, der zur obigen Kategorie IIa gehört und bei vielen sogenannten »monozyklischen« Daphniden annähernd so verwirklicht ist. Es handelt sich dabei um eine bei Borsdorf gefundene Rasse von *Hyalodaphnia cucullata*.

Die Verschiebung der Reaktionskurven oder Phänotypuskurven

von einer Generation zur andern ist hier folgende: In der ersten, aus Dauereiern gewonnenen Generation haben wir auf allen Ernährungsstufen Parthenogenese; die Zahl der gebildeten Subitaneier kann zwar durch Hunger bis auf 0 zurückgedrängt werden, aber ohne daß Bildung von ♂♂ und Ephippien (Dauereiern) an ihre Stelle träte. Diese letztere Reaktion: Sexualität infolge von geringer Assimilation, tritt jedoch in den folgenden Generationen in immer wachsendem Umfange ein, d. h. es ist eine immer höhere Ernährung nötig, um in den folgenden Generationen die Parthenogenese aufrecht zu erhalten. In den mittleren Generationen sehen wir bei mittlerer Ernährung eine Sexualität von etwa 50%, aber noch reine Parthenogenese bei reicher Ernährung. Weiterhin ist

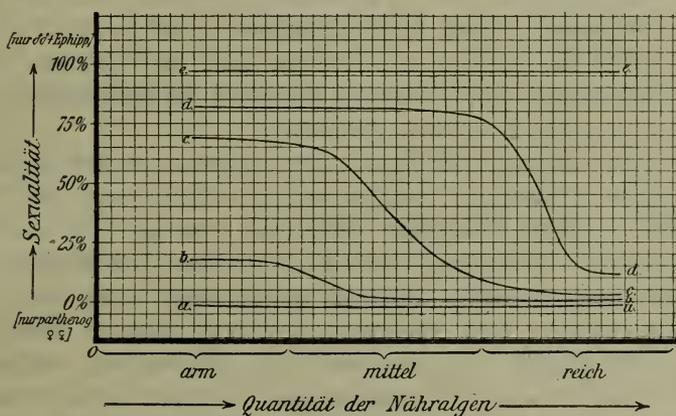


Fig. 15. Phänotypenkurven der Sexualität bei *Hyalodaphnia* (Borsdorf) für verschiedene Generationen berechnet. a, Erste Generation; b, c, d, mittlere Generation; e, spätere Generationen. Sämtliche Kurven gelten nur bei gleichbleibender, mittlerer Temperatur.

ein immer höherer Milieu- (Assimilations-)grad nötig, um die Parthenogenese wenigstens zum Teil noch aufrecht zu erhalten, und schließlich sehen wir ebenso unbedingte (obligatorische) Sexualität auf allen Milieustufen, wie wir in den ersten Generationen unbedingt asexuelles Verhalten konstatieren konnten.

Ziehen wir ferner noch eine jener »polyzyklischen« Tümpelformen heran, wie wir sie oben S. 146 betrachteten. Diese Daphnien gehören zu der oben charakterisierten Kategorie Ia oder Ib. Mit einer von ihnen, einer Rasse der *Daphnia magna* (die auch KERHERVÉ und ISSAKOWITSCH als Material diente) hat zuletzt — und zwar zum ersten Male ab ephippio — v. SCHARFFENBERG unter meiner Leitung experimentiert. Er fand, daß die Tendenz zur Bil-

dung von befruchtungsbedürftigen Dauereiern sehr schnell, schon in der zweiten und dritten Generation zunimmt; er konstatierte ferner, daß sie auch in dem gleichen ♀ von einem Wurf zum andern zunimmt. Doch konnte er nicht eine obligatorische Sexualvermehrung in den höheren Generationen feststellen, wie sie für die Borsdorfer *Hyalodaphnia* und andre Biotypen besteht. v. SCHARF-FENBERG machte außerdem die interessante Beobachtung, daß bei einer *Daphnia pulex* (und das gleiche gilt höchstwahrscheinlich auch für seine *D. magna*-Rasse) bereits das aus dem Dauerei entstandene ♀ nach Produktion einer größeren Anzahl von parthenogenetischen Bruten imstande ist, infolge niedrigen Assimilationsreizes Dauereier zu bilden. Die Produktion von ♂♂ wird bei diesen *Daphnia*-Arten (nach O. KUTTNERs [Freiburg] und v. SCHARF-FENBERG's Befunden¹⁾ durch Ernährungsgrade nicht beeinflusst, soviel wir wenigstens bis jetzt sehen. Hier sind also, im Gegensatz zu dem von mir analysierten Fall, die beiden Elemente der Sexualität in ihren Reaktionsbedingungen deutlich gesondert.

Als drittes Beispiel wähle ich eine *Daphnia galeata*-Rasse aus dem Torgauer Grossteich, welche zu den »dizyklischen« Daphnien gehört. Diesen Charakter verrät sie nun auch in den Kulturen. Aus den Ephippien kommen ♀♀, deren Nachkommen alsbald eine starke sexuelle Tendenz zeigen und selbst bei guter Ernährung etwa zu 60% Ephippien und ♂♂ bilden. Dann folgt eine asexuelle Periode von mehreren Generationen und endlich ein ziemlich unvermitteltes Wiederansteigen der Sexualität; die Geschlechtstiere bilden schließlich auch bei bester Ernährung bei weitem die Majorität, etwa 80—90%. Obligatorische Sexualität, wie im Falle der Fig. 15, wird also auch hier nicht erreicht; im Laufe der weiteren Generationen nimmt die Sexualität sogar noch mehr ab.

Diese drei Beispiele als Parerga zu der S. 148 gegebenen Tabelle der verschiedenen Kategorien von sexuellen Generationsfolgen, genügen wohl, um das Eine zu zeigen, was ich auch hier wiederum zeigen wollte: daß die spezifischen Quantitativmerkmale unsrer Daphnien unendlich komplexe Größen sind, deren genotypische Grundlagen, die erblich fixierten Reaktions-Normen, durch die mannigfachsten Übergänge von Biotypus zu Biotypus verknüpft sind und unmöglich in all ihren, je nach Milieu und je nach Generation schwankenden Besonderheiten sprunghaft entstanden sein können.

¹ Die beiden Arbeiten erscheinen demnächst in der »Intern. Revue der ges. Hydrobiologie usw.«

Das Andre, was alle hier mitgeteilten Beobachtungen zeigen sollen, war die Milieubedingtheit der quantitativen Merkmale.

Beziehungen der verschiedenartigen spezifischen »Generationsfolgen« zu den natürlichen Milieuverhältnissen.

Die periodischen, in spezifischer Gesetzmäßigkeit vererbten Schwankungen der sexuellen Reaktionsnorm können nur durch die periodischen Schwankungen derjenigen Agentien entstanden sein, welche eben diese Reaktion Sexualität in ihrem quantitativen Wert bedingen.

Wenn wir nun in unsern Kulturen diese periodischen Reaktionschwankungen auch dann auftreten sehen, wenn die Intensität jener Agentien gleich bleibt, dann können wir meines Erachtens nur annehmen, daß durch langdauernde und regelmäßige Einwirkung bestimmt wechselnder Agens-Größen die Erzielung bestimmt wechselnder Reaktionsgrößen zu einem »gewohnten«, im Reaktionssubstrat fixierten Prozeßablauf geworden ist.

Betrachten wir unter diesem Gesichtswinkel nochmals die an unsern Kulturen gewonnenen Kategorien von Generationsfolgen.

Erste Kategorie: Die Sexualität steigt rasch im Verlauf von 1—3 Generationen von 0 auf 100%: »Polyzyklische« Bewohner kleiner Wasserbecken. Normale Ursache dieser Form von Generationsfolge ist erstens der rasche Verbrauch der vorhandenen Nahrung durch die Mengen von Daphnien, die in einem relativ kleinen Wasserquantum sich rasch vermehren, während gleichzeitig dieses Wasserquantum oft durch Verdunsten und beginnendes Austrocknen des Tümpels vom Frühling bis zum Sommer schnell kleiner wird. Auch die gleichzeitige Anhäufung von stickstoffreichen Exkreten (im Sinne von LANGHANS, vgl. dessen Vortrag in diesen Verhandlungen) und die Anreicherung des Wassers mit Kohlensäure bei gleichzeitig gesteigertem Sauerstoffverbrauch (zunehmende Daphnien-Zahl und zugleich Abnahme der im Wasser suspendierten Algen!) wird in der Richtung einer Assimilationsherabsetzung mitwirken, welche letztere als der eigentlich ursächliche Reiz für ein Ansteigen der Sexualität erkannt wurde.

Dieser Turnus: Dauereier — 1 bis 3 parthenogenetische Generationen — Dauereier, ist nun dem Substrat (Gonadenanlage und Keimplasma), in welchem dieser Reaktionsprozeß sich abspielt, im Verlauf unendlich vieler derartiger Generationsfolgen so fest eingehämmert worden, daß er heute in vielen Fällen auch ohne die gewohnte Zu- und Abnahme der Assimilationsagentien abläuft, wenn auch meistens in abgemilderter Form (fakultative oder partielle

Sexualität auch der höheren Generationen, gegenüber der totalen Sexualität, welche dann im Freien einzutreten pflegt).

Übrigens können wir einstweilen nicht mit Sicherheit entscheiden, welcher Prozeß es ist, dessen Ablauf so eigenartig fixiert ist: ob die Assimilationsenergie auch bei ungewöhnlicher Dosierung der zugeführten Nahrung, Wärme usw. in der Gonade, etwa auf Kosten des früher assimilierten Zellmaterials, die »normale« bleibt und deshalb auch die normale Reaktionsfolge auslöst, oder ob sie, wie es näher liegt anzunehmen, sich dem ungewohnten Ausmaß jener Agentien entsprechend verändert und daher auch anormale Reize auf das Substrat (Keimlager) einwirken läßt. Dann ist dieses Substrat das Beharrende, das selbst auf ungewohnte Reizintensitäten mit dem gewohnten Reaktionsablauf antwortet. —

In jedem Fall beweist die erbliche Fixierung der spezifischen Generationsfolge, daß wir es hier in der Tat mit einem genotypischen Merkmal zu tun haben; und die offenkundig vom Milieu abhängige Entstehung dieses Merkmals zeigt wieder deutlich, daß diese genotypischen Merkmale und Unterschiede unsrer Elementararten milieubedingt (also keine Mutationen) sind.

Dabei wollen wir nun nicht vernachlässigen, daß noch eine zweite Ursache bei der Fixierung der Generationszyklen wesentlich mitwirken dürfte, wenn sich auch ihr Anteil schwer experimentell erweisen und bestimmen läßt. Das ist die von WEISMANN mit Recht betonte Wirkung der Naturzüchtung, welche das eminent zweckmäßige Abwechseln zwischen rascher parthenogenetischer Vermehrung und der Bildung von frost- und austrocknungsbeständigen Dauereiern unter ihren Schutz nehmen konnte, weil diejenigen Individuen und Populationen, welche diese zweckmäßige Einrichtung in geringerer Ausbildung zeigen, in ihrem Fortbestande in der Tat ernstlich bedroht sind. Jedes Ausfrieren, Aushungern oder Austrocknen der Gewässer bringt ja der darin wohnenden Daphnienkolonie die definitive Vernichtung, wenn sie nicht Dauereier gebildet hat.

Man braucht der Selektionswirkung nicht alle Besonderheiten des Organismus zuschreiben, wenn diese wie in unserm Falle zum Teil auf einfacherem und direkterem Wege entstanden sein können, aber es wäre ebenso falsch, hier die Mitwirkung der Naturzüchtung abzulehnen, die doch offenbar in dem uns beschäftigenden Erscheinungskomplex eine überaus große Rolle spielt: Die Entstehung der — für rasche Ausbreitung so nützlichen — Parthenogenese aus der ursprünglich einfach sexuellen Fortpflanzung ist ebenso auf Selektion zurückzuführen, wie etwa die feine strukturelle Durchbildung der Ephippien mit ihren ausgeklügelten Zweckmäßigkeiten.

Doch soll uns hier die Frage nach dem Anteil der Selektion an der Entstehung von Artmerkmalen der Daphniden keineswegs beschäftigen. Selektion beruht auf indirekter Milieuwirkung, diese und die von uns eingehender behandelte direkte Milieueinwirkung machen zusammen die »Milieubedingtheit« aus, welche wir an den Merkmalen unsrer Elementararten nachweisen wollen.

Zweite Kategorie von Generationsfolgen: Die Sexualität steigt allmählich, im Verlauf zahlreicher Generationen von 0% auf 100%: monozyklische Daphnien größerer Gewässer. Der Zyklus schließt entweder mit obligatorischer Sexualität oder es kann bei reicher Ernährung Parthenogenese in geringerem oder höherem Prozentsatz bestehen bleiben; das führt dann zur azyklischen Vermehrung hinüber.

Hier liegt die milieubedingte Entstehung des Turnus, wenigstens was dessen Abschluß betrifft, einfacher und klarer als im vorigen Falle: die Zahl der parthenogenetischen Generationen entspricht der Zeit vom Frühjahr, wo das erste ♀ aus dem Dauerei ausschlüpft, bis zum Herbst, wo durch Nahrungs- und Temperaturminderung die Assimilation allmählich herabgesetzt wird und dadurch den Anstoß zum Ansteigen der Sexualität gibt. Dieser regelmäßig (z. B. in der 10.—11. Generation) einsetzende Assimilationsrückgang scheint sich nun wiederum der Gonadenanlage und dem Keimplasma so fest eingeprägt zu haben, daß wir heute auch ohne Verringerung der Assimilationsfaktoren die gewohnte sexuelle Reaktion entstehen sehen (Fig. 15, Kurve *d—e*). — Wenn man das »Vererbung erworbener Eigenschaften« nennen will, so muß man darüber klar sein, daß solche Assimilations-»Eigenschaften« (Reaktionsintensitäten) und ihre Veränderungen nicht nur das Soma, sondern stets auch gleichzeitig die Gonade und darin das Keimplasma betreffen müssen.

Schwieriger als für den Schluß ist die Milieubeziehung der monozyklischen Formen für den Anfang ihres Turnus zu verstehen. In vielen Kolonien wenigstens steht den ersten Generationen mit ihrer unbedingten Parthenogenese eine wesentlich geringere Nahrung und Wärme zur Verfügung als später im Sommer. Dennoch sind sie am Anfang am ausgesprochensten asexuell und bleiben das auch, wie v. SCHARFFENBERGS und meine Kulturen beweisen, bei Nahrungsmangel und Kälte.

Andre Kolonien beginnen ihren Turnus erst bei reichlich vorhandener Nahrung und sommerlicher Wasserwärme. Haben nun jene frühbeginnenden Daphnien durch sekundäre Anpassung eine Veränderung der Sexualreaktion erfahren, wobei ihr Ausschlüpfen aus den Dauereiern allmählich früher und früher erfolgte? — Oder ist

vielleicht in den Wohngewässern dieser Kolonien schon im März jenes durch unsre feinsten Netze hindurchpassierende »Zentrifugenplankton« reich entwickelt, das LOHMANN im Meer entdeckte und das ich dann im Süßwasser als wichtigste Entomotrakennahrung wiederfand? — Oder endlich ist hier jene schon einmal berührte, noch rätselhafte Korrelation zwischen geringer Kopfhöhe und starker parthenogenetischer Vermehrung im Spiel?

Ich will hier diese Möglichkeiten, die noch der exakten Prüfung harren, nicht diskutieren, sondern nur darauf hinweisen. Für uns genügt heute die Feststellung, daß auch die monozyklische Reaktionsnorm der Sexualität im großen und ganzen durch Milieueinwirkung entstanden sein muß.

Dritte Kategorie: Die Sexualität steigt zunächst rasch an, auch bei reichlicher Ernährung; die parthenogenetisch sich weiter vermehrenden ♀♀ liefern Nachkommen, die zunächst asexuell, dann langsam ansteigend immer mehr sexuell werden: dizyklische Daphnien, auch diese schließlich mit obligatorischer oder nur fakultativ hoher Geschlechtlichkeit.

Die Ursachen dieses eigenartigen Rhythmus der Reaktionsnorm sind noch keineswegs geklärt. Es kommen zweierlei mögliche Ursachen in Betracht. Entweder: durch die starke Vermehrung in den ersten Generationen wurde (wie in Kategorie I) die Nahrung in den ursprünglichen, kleinen Wohngewässern dieser Arten rasch verbraucht, die Assimilation ging herab, die Sexualität stieg demzufolge an, blieb aber partiell, so daß weitere, auf eine Minorität beschränkte parthenogenetische Vermehrung erhalten blieb. Dabei ging die Individuenzahl der Population stark zurück, die Überlebenden fanden wieder eine reichere Nahrung (wobei die Düngung des Wassers durch die zahllosen Leichen der Geschlechtstiere mitspielen mag), vermehrten sich bis in den Herbst, wo die Assimilation wie sub II allmählich zurückging. Dadurch entstand die zweite langsamer anschwellende Geschlechtsperiode.

Eine zweite Erklärung hält die erste Sexualperiode der dizyklischen Daphnien für eine Reminiszenz an den kurzen Sommer, wie er nach der letzten Eiszeit, als unsre *Daphnia*-Arten wohl zum Teil entstanden sind, den Tieren zur Verfügung stand. Die zweite Sexualperiode ist dann eine modernere Einrichtung im Anschluß an unsre heutige Sommerlänge. Wir brauchen hier die beiden Möglichkeiten, deren erste mir plausibler erscheint, nicht zu diskutieren, denn in beiden Fällen ist es die Beschaffenheit des Milieus, welche die Gestaltung des Generationszyklus verursacht. Und darauf kommt es uns ja allein an.

Endlich die vierte Kategorie: Unbedingte Parthenogenese unter allen Milieubedingungen, welche überhaupt Eibildung erlauben: azyklische Cladoceren der großen Seen und vielleicht der unter wärmeren Breiten liegenden Gewässer.

Die Milieubedingtheit dieser extremen Form der Fortpflanzung liegt klar vor Augen. Die azyklischen Rassen leben seit sehr langer Zeit in Gewässern, welche ihnen das ganze Jahr über die Mittel für eine hinreichende Assimilation gewähren, so daß zunächst fakultative Parthenogenese (Kategorie Ib, IIb oder IIIb, S. 148) beibehalten werden konnte, die dann im Laufe der Zeit zur obligatorischen Parthenogenese erstarrte.

Es sind Rassen der *Daphnia longispina-hyalina*, *cucullata* und der ebenfalls rein pelagischen Gattung *Bosmina*, welche in den großen Seen z. B. der Alpen diese völlige Ungeschlechtigkeit ausgebildet haben.

Doch besitze ich eine Kolonie von *Daphnia pulex* (welche sonst polyzyklisch zu sein pflegen) aus dem warmen See des Astronikraters in den Phlegräischen Feldern, welche seit dem Frühjahr 1906 sich rein parthenogenetisch vermehrt und in der auch dann kein einziges ♂ oder Ehippium auftritt, wenn ich die Tiere bei Nahrungsmangel und in einer Temperatur von 5° C. kultiviere. Sie schränken dann ihre Eiproduktion allmählich völlig ein und gehen schließlich zugrunde, zeigen aber keine Spur von Sexualität. Aus dem See selbst habe ich damals einige wenige ♂♂ erhalten; so ist es wahrscheinlich, daß diese Elementarart in dem warmen und nahrungsreichen Astronisee gerade im Begriff ist, vollständig asexuell zu werden und in meinen Kulturen — ich hielt die Tiere zunächst andauernd im Warmhaus der Lunzer Station bei guter Ernährung — den letzten Anstoß in dieser Richtung erhalten haben. Ich komme darauf noch kurz zurück (S. 166).

Wir sehen also, daß alle die mannigfaltigen und durchaus »transgressiven« Formen der Daphnidenfortpflanzung in irgend einer Weise auf Milieueinflüsse zurückgeführt werden können und, wie ich glaube, zurückgeführt werden müssen. Wir können demnach diesem Erscheinungskomplex eine zweite, mindestens ebenso kräftige Stütze für unsre Auffassung der Artveränderung entnehmen, wie wir sie vorher bei der Analyse der Helmbildung gewonnen hatten.

III. Untersuchungen über das Auftreten und Versuche zur Hervorbringung und Fixierung regressiver Varianten.

Diese Untersuchungen betreffen zwei interessante Merkmale der Hyalodaphnien: das Nebenauge (Naupliusauge) und das »Scheitelzähnnchen« der Jungen.

Beide Organe fehlen den von mir untersuchten Lokalarten normalerweise, sind dagegen bei den ursprünglicher gearteten Verwandten der »Gattung« *Hyalodaphnia*, z. B. bei *Daphnia longispina-galeata*, in der Regel vorhanden. Ihr Wiederauftreten bei *Hyalodaphnia* stellt daher jedesmal eine regressive Variante dar.

Ich studierte nun diese regressiven Varianten u. a. von dem Gesichtspunkt aus: können wenigstens diese Merkmale meiner Hyalodaphnien, also das Fehlen des Nebenauges und das Fehlen des juvenilen Scheitelzähnnchens, sprungartig entstanden sein? Beide Merkmale schienen mir nach Art vieler Alternativeigenschaften ohne Übergänge zu benachbarten Formen zu sein und in keinem erkennbaren Kausalverhältnis zu irgend welchen Milieuverhältnissen zu stehen.

a. Das Nebenauge der Hyalodaphnien.

Auf das Fehlen des Nebenauges hin wurde die »Gattung« *Hyalodaphnia* (von SCHÖDLER 1866) gegründet; aber es sind seitdem durch LILLJEBORG u. a. eine Reihe von Fällen bekannt geworden, wo das Nebenauge auch bei solchen Tieren vorhanden ist, die sonst alle Merkmale der Hyalodaphnien zeigen (insbes. das stumpfe Rostrum mit terminalen Riechantennen). Ferner wurde konstatiert, daß in einigen Seen im Frühjahr solche Hyalodaphnien mit Nebenauge vorkommen, während im Sommer typische Hyalodaphnien vorhanden sind. Es war also bereits recht wahrscheinlich, daß Hyalodaphnien ohne Nebenauge von solchen mit diesem Pigmentfleck produziert werden können, und umgekehrt.

Das ist nun durch Untersuchungen von E. WAGLER (Leipzig) sowie durch meine Kulturen besonders mit der Frederiksborger *Hyalodaphnia*, bei der oft ein solches Umschlagen in beiden Richtungen eintrat, zur Gewißheit erhoben.

Ich konnte auch experimentell bestätigen, daß in den frühen Generationen (nach dem Dauerei) das Nebenauge häufiger und in höherer Ausbildung auftritt, wie in den späteren Generationen.

Schon das spricht nun gegen meine ursprüngliche Vermutung, wir möchten es hier mit einem plötzlichen Verschwinden zu tun haben. Die vererbte Anlage dieses Gebildes zeigt ja dieselbe vermittelnde

Periodizität, wie wir sie bei den Merkmalen Kopfhöhe und Sexualität kennen lernten: einige Generationen zeigen noch das ursprüngliche Verhalten, und nur einige das neue, negative Merkmal.

Bei weiterer Untersuchung zeigte sich auch, daß wir es garnicht mit einer wirklichen Alternativeigenschaft (Fehlen oder Vorhandensein eines Pigmentfleckes) zu tun haben, sondern daß alle möglichen Übergänge zwischen dem ursprünglichen und dem neuen Verhalten vorhanden sind.

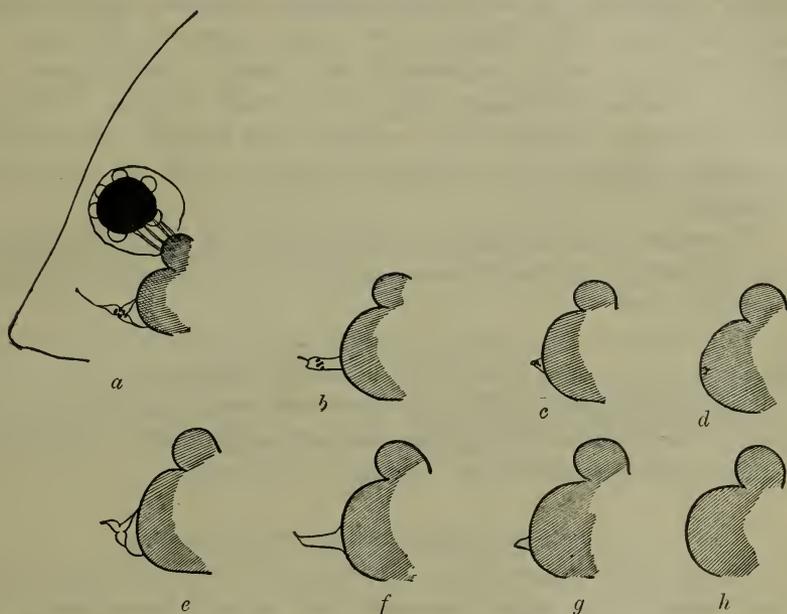


Fig. 16. Variieren des Nebenauges in den Kulturen von *Hyalodaphnia* Frederiksborg). *a-d*, Pigment bleibt erhalten, Zellen des Nebenauges in fortschreitender Rückbildung; *e-g*, Pigment verschwunden, die Zellen sind aber noch vorhanden; *h*, Zellen und Pigmentkörner verschwunden.

Und zwar finden wir Übergänge in zwei Richtungen: entweder sind die Zellen des Nebenauges mehr oder weniger erhalten, aber das Pigment fehlt; oder das Pigment ist in stärkerer oder geringerer Ausbildung vorhanden, aber die Zellen sind rückgebildet. Es kann jede Spur des normalerweise vor dem Gehirn liegenden Zellkomplexes verschwunden sein, und dennoch werden noch die charakteristischen schwarzen Pigmentkörnchen angelegt, aber nur innerhalb der Gehirnssubstanz (vgl. Fig. 16, *d*).

Die Übergänge betreffen nun interessanterweise nicht nur die Ausbildungsstufe dieses rudimentären Organs, sondern auch den Grad der Erblichkeit. Ich sah diese Pigmentflecke in verschiedenen reinen

Linien der Frederiksborger *Hyalodaphnia* auftreten und wieder verschwinden, in einer regellosen, anscheinend launischen Weise. Dann erhielt ich aber auch in einigen Fällen ♀♀ mit Nebenaugen, welche diese regressive Variante in ziemlich hohem Grade vererbten.

Bei einem solchen ♀, das von einer ebenfalls wegen ihres gut ausgebildeten Nebenauges isolierten Mutter und Großmutter stammte, erzielte ich eine Erblichkeit des Pigmentflecks bis über 90%, so daß ich also aus der nebenaugelosen *Hyalodaphnia* durch nur dreimalige Selektion eine nebenaugebesitzende *Daphnia hyalina* wieder heranzüchtete. Bei diesem ♀ war das regressive Merkmal (der Rückschlag) so stark ausgeprägt, daß einzelne Nachkommen mit völlig normalem Nebenauge (Fig. 16, a) erzielt wurden. Allerdings blieb das Organ weiterhin sehr variabel, und einzelne nebenaugelose Individuen kamen in den meisten Würfen vor; auch bei fortgesetzter Selektion.

Versuche, durch Lichtentziehung und durch Temperaturextreme das Nebenauge zu beeinflussen, ergaben einstweilen kein einwandfreies Resultat.

Wir haben es also hier mit einem quantitativen (und regressiven) Merkmal zu tun, das zwar keine deutliche Beziehung zu den Milieubedingungen erkennen läßt, das aber doch durch das Vorhandensein vielfach abgestufter Übergänge deutlich zeigt, daß es nur durch kontinuierliche Rückbildung entstanden sein kann.

b. Das Scheitelzähnnchen der Hyalodaphnien.

Dieses unscheinbare Organ ist für meine Untersuchungen besonders deshalb von hohem Interesse, weil es sich herausgestellt hat, daß die Helmbildungszellen der *Hyalodaphnia* und *Daphnia galeata* mit den Bildungszellen dieses Zähnnchens, wie sie sich auch bei vielen ungehelmtten Rassen von *Daphnia longispina* finden, identisch sind; woraus mit einiger Sicherheit der Schluß gezogen werden kann, daß die Fähigkeit zur Helmbildung aus der älteren Fähigkeit des gleichen Substrats, ein Chitinzähnnchen zu bilden, hervorgegangen ist. Es fanden sich nämlich auch Übergänge zwischen typischen »Zähnnchen« und kleinen aufgesetzten Kopfspitzen.

Es hat sich nun ferner durch die Untersuchungen von E. WAGLER (die im Zool. Institut zu Leipzig unter meiner Leitung durchgeführt wurden) gezeigt, daß bei *Daphnia pulex*, *longispina*, *galeata* und *Hyalodaphnia* alle möglichen Übergänge vorkommen zwischen den bekannten »Nackenzähnnchen«, die für so viele Daphnien (insbesondere ♂♂) charakteristisch sind, und dem typischen Scheitelzähnnchen der jungen *D. galeata* und *Hyalodaphnia*. Vgl. Fig. 17 u. 18.

Doch wollen wir die in diesen Befunden offenbar werdende Geschichte der Helmbildungen¹ hier nicht weiter verfolgen, sondern nur das Auftreten des Zähnchens als regressiver Variante ins Auge fassen.

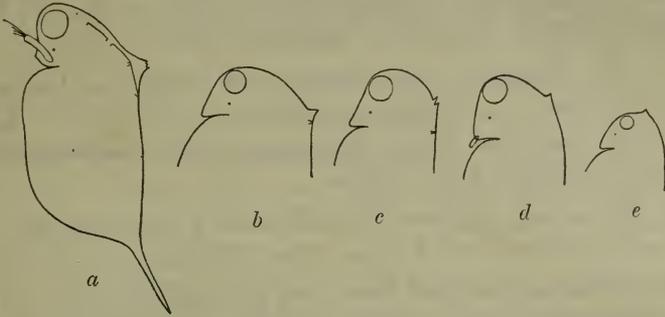


Fig. 17. Verschiedene Lage der Nacken- bzw. Scheitelzähnchen nach E. WAGLER, bei *Daphnia pulex* (a—b) und *D. longispina* (c—e). a, typisches ♂ von *D. pulex*, Nackenzähne in der Linie der Kopfbasis; b, ♀ mit einfachem Zähnchen; c, junges ♀, Nackenzähnchen höher hinaufgerückt; d, junges ♂, Nackenzähne noch höher; e, junges ♀ mit typischem Scheitelzahn.

Kontinuierliche Entstehung.

Während nämlich für viele Rassen von *Daphnia longispina-galeata* das Auftreten eines Zähnchens am Scheitel der jungen Tiere ein

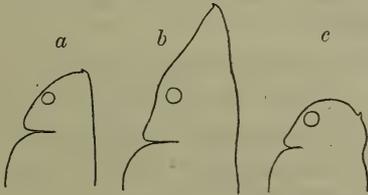


Fig. 18. Auftreten des Scheitelzähnchens bei *Hyalodaphnia* (Frederiksborg). a, typische Jugendform nach dem Ausschlüpfen; b, das Zähnchen ist bei einem ausgebildeten ♀ erhalten geblieben; c, das Zähnchen tritt bei einem alten ♀ sekundär wieder auf und zwar an einer Stelle zwischen Scheitel und Rücken.

reguläres, stets realisiertes Merkmal bildet, ist bei den mir bekannten Rassen von *Hyalodaphnia* dieses Auftreten nur noch in vereinzelt Fällen zu beobachten, demnach als Regressivvariante aufzufassen.

¹ Ich vermute, daß die Nacken- und Scheitelzähnchen einmal dazu bestimmt waren, beim Sprengen der derben Dauereimembran zu dienen (indem sie früher hart wurden als der übrige Chitinpanzer der jungen Tiere und dadurch befähigt waren, die Eihaut aufzureißen). — Falls diese Hypothese sich bestätigt, würden wir vielleicht auch darin eine Erklärung für die ungleiche Verteilung dieses Merkmals auf die verschiedenen Generationen finden. Vgl. S. 160.

Auch für dieses Merkmal finden wir nun zunächst einmal die mannigfachsten Übergänge: 1. im Ausbildungsgrad, 2. in der Häufigkeit des Auftretens, 3. in der Erbllichkeit, 4. in der verschieden starken Tendenz bei verschiedenen Generationen. Wir haben es also mit einer vollständigen Parallele zu dem vorhin betrachteten, ebenfalls regressiven Merkmal zu tun.

ad 1. Das Zähnchen kann länger und kürzer, ja bis auf eine geringe Verdickung des Chitins reduziert sein (WAGLER). Es kann ferner bereits nach der ersten Häutung spurlos verschwinden, oder erst nach der zweiten bzw. dritten.

ad 2. Es ist ein größerer oder kleinerer Prozentsatz der jungen Tiere (von 0—100%!) mit diesem Zähnchen versehen.

ad 3. Isolierung der mit besonders gut ausgebildeten und lange persistierenden Zähnchen versehenen jungen ♀♀ ergibt im allgemeinen keine Verstärkung dieses Merkmals (in bezug auf Ausbildung und Häufigkeit) in der Nachkommenschaft. Vielmehr verhält sich das Zähnchen fast immer ganz wie irgend ein phänotypisches Merkmal. Doch konnte auch hier in einzelnen Fällen eine größere Häufigkeit, also eine erhöhte Erbllichkeit der regressiven Variante konstatiert werden, wenn auch in geringerem Grade als bei dem analogen Merkmal Nebenaug. Während dort ein fast konstantes Auftreten (bis über 90%) des alten Merkmals durch nur dreimalige Selektion erzielt werden konnte, ließ sich die Erbzahl für den Scheitelzahn bisher nicht über 50% steigern.

ad 4. Die mehrfach zitierte *Hyalodaphnia* des Frederiksborger Schloßsees, welche ich der Freundlichkeit DR. WESENBERG-LUNDS verdanke, zeigte eine merkwürdige Verschiedenheit dieses Merkmals in den verschiedenen Generationen. Aus den Ephippien, welche ich im März 1908 erhielt, schlüpften (in Neapel, wohin mir das Ephippienmaterial nachgeschickt war) Tausende und Abertausende von jungen Hyalodaphnien aus. Diese besaßen fast sämtlich (etwa 95%) ein wohl ausgebildetes Scheitelzähnchen, das aber in den späteren Generationen immer seltener wiederkehrte. Ich glaubte zunächst, daß es sich einfach um ein atavistisches Merkmal handle, das wie etwa die Naupliuslarve und das Nebenaug der *Leptodora*, nur bei den geschlechtlich erzeugten Tieren, nicht aber bei den parthenogenetisch entstandenen aufträte.

Dieser Deutung widerspricht nun aber der Befund, daß aus den im März 1909 erhaltenen Ephippien gleicher Herkunft junge Hyalodaphnien geboren wurden, welche nur zu etwa 15—20% jenes Zähnchen besaßen.

Da auch die unter gleichen Existenzbedingungen herangewachsene Nachkommenschaft dieser ♀♀ nur ganz vereinzelt das Merkmal zeigt, so steht wenigstens so viel fest, daß die Tendenz zu dieser Bildung in der ersten Generation eine erheblich größere ist, wie in den späteren; ähnliches konnte ja oben auch für das Nebenauge berichtet werden.

Milieueinfluß.

Während aber bei jenem Pigmentfleck keine deutliche »Milieubedingtheit« nachweisbar war, zeigt sich bei dem Scheitelzähnen eine (wenn auch in ihrer Kausalität noch unverständliche) Beeinflussung durch das Milieu.

Ich kann nämlich junge, parthenogenetisch entstehende ♀♀ mit Scheitelzähnen künstlich hervorrufen, dadurch daß ich reife ♀♀ aus hoher Temperatur (25° C.) plötzlich in erheblich niedrigere Temperatur (12° C.) versetze und hier ihre Jungen absetzen lasse. Bei dem Umsetzen dürfen die Eier, um dieses Resultat zu erhalten, noch nicht in den Brutraum übergetreten sein.

Aus diesem Ergebnis, das ich in wiederholten Fällen erhielt, ziehe ich vorläufig den Schluß, daß auch die auffällige Differenz der jungen Exephippio-Hyalodaphnien von 1908 und 1909 darauf zurückzuführen ist, daß die Dauereier im Winter 1907/1908 während irgend einer kritischen Entwicklungsphase (die wahrscheinlich in den Januar-Februar, vielleicht aber auch schon in den Herbst fällt) von einem erheblichen Temperatursturz getroffen sind, während die vom nächsten Jahre einem solchen nicht ausgesetzt waren.

Wenn nun auch der Zusammenhang zwischen diesem Milieuagens und seinem Resultat, der Zähnenbildung, einstweilen rätselhaft ist, so erkennen wir doch, daß auch bei diesem Merkmal eine Milieubedingtheit im Spiele ist.

Wir können demnach die beiden untersuchten Regressivmerkmale den früher behandelten beiden Quantitativmerkmalen Helmhöhe und Sexualität an die Seite stellen: auch Nebenaugen und Scheitelzahn sind in all ihren heutigen spezifischen Ausbildungsstufen auf kontinuierlichem Wege entstanden. Diese Organe sind sowohl kontinuierlich zurückgebildet und verschwunden, als auch sehen wir sie wieder kontinuierlich, alle möglichen Stufen durchlaufend, auftreten und sich in einzelnen Fällen wieder erblich festsetzen. Für das eine der beiden Merkmale ist auch eine gewisse Abhängigkeit von Milieuveränderungen nachweisbar, für das andre kann sie einstweilen nicht bewiesen, aber auch nicht mit Sicherheit geleugnet werden.

IV. Versuche zur Hervorbringung neuer genotypischer Quantitativmerkmale durch lange Einwirkung bestimmter Milieustufen.

Unsre bisherigen Betrachtungen betrafen hauptsächlich die Analyse vorhandener quantitativer Unterschiede der Elementararten. Diese Unterschiede wurden in ihre Elemente (die einzelnen Phänotypen) zerlegt, deren Einzelursachen wir untersuchten. Dann konnten die Gesamtunterschiede (die Reaktionsnormen) verglichen, und auf ihre Entstehung Schlüsse gezogen werden.

Neben solchen analytischen Arbeiten haben mich nun seit dem Beginn meiner *Daphnia*-Kulturen Versuche beschäftigt, welche zum Ziel hatten, durch andauernde Einwirkung bestimmter ungewohnter Milieustufen die Reaktionsnorm meiner Elementararten erblich (genotypisch) zu verändern: neue Genotypen hervorzubringen.

Es kann nicht wundernehmen, daß in dem kurzen Zeitraum von drei Jahren nur erst Anfänge von Resultaten erzielt wurden; aber da diese Anfänge ermutigend sind und gut mit den Ergebnissen der im Vorhergehenden mitgeteilten Analyse übereinstimmen, so seien sie hier als Anregung zu ähnlichen Arbeiten in möglichster Kürze mitgeteilt.

Ich beschränke mich dabei in der Hauptsache auf eine Versuchsreihe und eine Elementarart: auf die Untersuchungen über den Einfluss andauernder Überassimilation auf die *Daphnia longispina* des Lunzer Untersees.

Entstehung eines genotypisch neuen Wertes der Kopfhöhe.

Die genannte Art ist, wie ich im vorigen Jahre ausgeführt habe und auch oben (S. 141) erwähnte, an relativ arme Nahrung und niedrige Temperatur gewöhnt und kann durch reiche Ernährung und erhöhte Temperatur, kurz durch Steigerung der Assimilationsintensität sehr rasch phänotypisch verändert werden, und zwar wird sie, wie wir sahen, durch solche extreme Milieuveränderung der Obersee-*Daphnia* in einigen (nicht allen) Merkmalen ähnlich. Diese Merkmale sind: Körpergröße, Kopfhöhe, Spinalänge, Spinawinkel, Stirnwinkel (vgl. Fig. 2). Ich wies auch bereits darauf hin, daß sie dabei mit jener Form nicht identisch wird, also nicht nur eine »Standortmodifikation« der Oberseedaphnia ist.

Auch die jetzt zu besprechenden Versuche, welche die erbliche Fixierung einer dieser zunächst phänotypischen Veränderungen, und zwar der Kopfhöhe bezwecken, führen sicherlich nicht dazu, der Untersee-*Daphnia* das Aussehen der Oberseeart wiederzuverleihen. Da letztere wahrscheinlich den ursprünglicheren Biotypus darstellt,

hätten wir es sonst auch hier mit dem Auftreten regressiver Varianten zu tun. Nun kann man aber jeder Elementarart von *Daphnia* durch Überernährung einen zunächst phänotypisch höheren Kopf verschaffen; ich mußte deshalb davon absehen, gerade diese Veränderung als ausgesprochen regressiv zu behandeln.

Es handelt sich vielmehr hier nur darum, dem Merkmal Kopfhöhe einen genotypisch neuen Wert anzuzüchten, also seine Reaktionsnorm erblich zu verändern. Falls das eintreten sollte, müßte es sich darin zeigen, daß unsre Elementarart nun auch auf die früher gewohnte Milieustufe (in diesem Falle geringe Ernährung) mit einer veränderten Kopfhöhe reagiert, also eigentlich eine neue Elementarart geworden ist.

Die Anordnung solcher Versuche ist eine recht einfache: man sorgt vor allem für dauernd gleichmäßig erhöhte Nahrung und Temperatur, sowie dafür, daß die Zahl der Individuen pro ccm Wasser sich nicht allzusehr ändert: ferner schließt man durch fortgesetztes Kontrollieren bzw. durch Isolieren einzelner ♀♀ Befruchtung aus und prüft nun von Zeit zu Zeit, in Zwischenräumen von zunächst einer, dann etwa drei bis fünf Generationen das genotypische Verhalten, indem man einzelne Tiere bei der ursprünglichen armen Nahrung isoliert und den Mittelwert der Kopfhöhe bei ihren Nachkommen bestimmt.

Bei diesen Prüfungen ergab sich nun das, was ich hier als den Anfang eines Resultats mitteilen möchte, nämlich vorsichtig ausgedrückt: eine deutliche Verschiebung der Reaktionsnorm in der Richtung auf eine genotypische Fixierung der zuerst als Phänotypus aufgetretenen, übernormalen Kopfhöhe.

Diese Verschiebung läßt in ihrer »Geschichte« bisher drei Perioden erkennen, in denen die Kulturen sich merklich verschieden verhalten. Die

Erste Kulturperiode

betrifft die ersten Generationen nach dem Einsetzen von einzelnen im See gefangenen ♀♀ in die Kulturgläser. In diesen nehmen sie, bei der reichen *Chlorella*-Ernährung und der hohen Temperatur des Warmhauses alsbald veränderte Formen an, insbesondere nimmt auch die Kopfhöhe merklich zu. Diese erste Kulturperiode ist nun für unsre *Daphnia* die Periode einer ganz auffälligen Variabilität insbesondere des Kopfprofils. Das Rostrum erscheint bei einigen Tieren grade abgeschnitten, bei andern hakenartig oder schnabelförmig gekrümmt, bei andern mit einer Inzisur entweder nahe dem Auge, oder nahe der Rostrumspitze versehen. Der Stirnwinkel

(Fig. 2, α) ist dabei durchgehends merklich gewachsen, die niedrigen, zurückweichenden Köpfe, welche die Daphnien des Sees durchweg zeigen, kommen in diesen Kulturen nicht vor.

Diese Mannigfaltigkeit der Kopfformen erweist sich aber als eine sehr ephemere, rein phänotypische Erscheinung; bei Zurückversetzung in spärliche Ernährung, wie sie den natürlichen Verhältnissen des Sees entspricht, bilden die Tiere meist schon bei der nächsten Häutung wieder den typischen Unterseekopf heraus. Und, was uns hier am meisten interessiert: auch die Kopfhöhe geht bei Zurückversetzen in das alte Milieu von einer Häutung zur andern auf die ursprüngliche herab.

Die zweite Kulturperiode

beginnt 3—4 Monate nach dem Einsetzen in die Gefangenschaft, sie ist dadurch charakterisiert, daß sich eine einheitliche Kopfform mit schwach konkavem Stirnkontur ausbildet; die aberranten Profilformen werden seltener und seltener, auch Mißbildungen am Auge, an der Spina und Schale, ferner Zwitterbildungen, endlich auch die oben (S. 137) erwähnten Sprungvariationen, werden jetzt weit seltener beobachtet. Alle diese Erscheinungen sind gerade für den Anfang der Akklimatisation charakteristisch, treten allerdings auch in jener ersten Periode besonders dann auf, wenn die Kulturen durch Entwicklung von Bakterien neben den Chlorellen oder Kirchneriellen, oder durch andre Einflüsse irgendwie geschädigt sind. Da aber die gleichen Schädigungen in dieser zweiten Periode weniger wirksam sind, so kann man wohl von einer fortgeschrittenen Akklimatisation an die Kulturbedingungen (enger Raum, reiche Nahrung, hohe Temperatur) sprechen. Die Daphnien sind jetzt weniger empfindlich in ihren Lebenserscheinungen, zugleich auch weniger labil in ihrem Phänotypus.

Vor allem aber fällt auf, daß bei Zurückversetzen in die ursprünglichen Milieuverhältnisse (karge Ernährung und niedrige Temperatur) die Tiere nicht mehr so schnell die frühere Form annehmen. Jüngere ♀♀ (nur ♀♀ wurden untersucht) brauchen jetzt mehrere Häutungen, um den ursprünglichen Phänotypus der Kopfhöhe zu erreichen, und ältere ♀♀ bekommen überhaupt nicht mehr ganz so niedrige Köpfe, wie der Ernährungsstufe entspricht. Dagegen zeigen die im ursprünglichen Milieu geborenen Nachkommen aller dieser ♀♀ von vornherein den ursprünglichen Mittelwert der Kopfhöhe.

Eine scharfe Sonderung dieser zweiten Kulturperiode von der ersten und dritten ist natürlich nicht möglich; ich möchte sie indes

hauptsächlich durch das eben erwähnte Verhalten der Nachkommen von der dritten, durch das Verhalten der älteren ♀♀ von der ersten Periode abgrenzen.

Die dritte Kulturperiode

endlich ist in einigen meiner Kulturen (aus dem Spätsommer 1907) gerade jetzt (Juni 1909) erreicht.

Es zeigt sich nämlich eine wichtige Veränderung insofern, als die Nachkommen von hochköpfig gemachten Weibchen auch dann einen größeren Mittelwert der Kopfhöhe zeigen, wenn sie bei der ursprünglichen, knappen Ernährung und bei niedriger Temperatur entstanden sind. Und zwar dürfen sie natürlich nicht nur in dem ursprünglichen Milieu geboren sein, sondern die Mutterweibchen wurden mit noch jugendlichem, nicht in Keimgruppen (Ei + 3 Nährzellen) zerlegten Ovarium aus den reichernährten Kulturen in spärliche Ernährung gesetzt und produzierten nun erst hier Eier. Dennoch waren die ausschlüpfenden Jungen merklich hochköpfiger, als nach der ursprünglichen Reaktionsnorm dieser Elementarart für diese Ernährungsstufe zu erwarten war. Es hat also jedenfalls eine Veränderung der Reaktionsnorm stattgefunden, oder vielmehr eine solche Veränderung zeigt sich uns hier grade in ihrem ersten Anfang. Denn zunächst handelt es sich ja nur um eine Veränderung in der ersten, unter den alten Milieubedingungen herangewachsenen Generation. Da aber bereits die Eibildung, welche zu dieser Generation führt, wieder unter den ursprünglichen ärmlichen Ernährungsverhältnissen stattfindet, so haben wir es mit mehr als bloßer »Nachwirkung« der reichen Ernährung zu tun. Eine ganz scharfe Sonderung der Begriffe »Nachwirkung« und »allmähliche artändernde Milieuwirkung« ist undurchführbar.

Auch wenn man diese Reaktionsveränderung lieber als »Nachwirkung« auffassen möchte, so ist doch ein Fortschreiten der bloß phänotypischen zur genotypischen Veränderung der Kopfhöhe schon jetzt unverkennbar und paßt gut zu den im Hauptteil dieses Vortrags mitgeteilten analytischen Resultaten.

Genotypische Veränderung der Sexualität.

Da wir oben auch die »Sexualität« der Daphnien etwas eingehender analysiert haben, so möchte ich hier doch kurz darauf hinweisen, daß auch dieses Merkmal geeignet zu sein scheint, die erbliche Wirkung anhaltender Milieuwirkung zu studieren, zumal in solchen Fällen, wo bereits eine Neigung zur Sexualitätsänderung in der einen oder andern Richtung in den Tieren vorhanden ist.

Eine ausgesprochene Neigung zur Asexualität (Azyklie) besteht nun offensichtlich bei vielen Cladocerenrassen, insbesondere bei pelagischen Daphniden und Bosminen.

Auch die beiden Daphnien des Lunzer Sees stehen offenbar in einer fortschreitenden Entwicklung nach dieser Richtung. Damit mag es zusammenhängen, daß diejenigen meiner *D. longispina*-Kulturen, welche ich längere Zeit im Warmhaus bei reicher Ernährung hielt, die Fähigkeit zur Sexualität beinahe ganz verloren zu haben scheinen, jedenfalls nunmehr auch auf minimale Ernährung und Temperatur nicht mehr in der für höhere Generationen gewohnten Weise (durch Sexualität) reagieren.

Ebenso dürfte die bereits erwähnte absolute Asexualität meiner Astroni-Daphnien (*D. pulex*) auf eine Veränderung durch Milieueinfluß zurückzuführen sein. Vgl. S. 155.

Und endlich zeigen sogar die polyzyklischen Daphnien der Almtümpel, wenn sie monatelang durch reiche Assimilation verhindert wurden, sexuell zu werden (s. S. 146), die Tendenz mit der Parthenogenese fortzufahren, auch wenn sie nunmehr in niedrigere Temperatur und Ernährung zurückversetzt werden. Auch hier zeigt sich dann also die ursprüngliche Reaktionsnorm bereits verändert. —

Natürlich bedürfen alle diese Befunde einer eingehenden, vieljährigen Prüfung, immerhin schien mir ein Hinweis angebracht, um das Interesse der Fachgenossen an diesen Cladoceren zu erwecken, die sich offensichtlich gerade in einer Periode der Labilität befinden. Die außerordentlich reiche Abstufung der morphologischen und physiologischen Merkmale liefert die sichtbaren Zeugen dafür.

Zusätze.

I. Die Ursachen der kontinuierlichen (fluktuierenden) Variation in JOHANNSENS und meinen Versuchen. (Zu Seite 125.)

Ein sehr wesentlicher Vorteil unsres Materials ist für solche Untersuchungen folgender: In jeder Pflanzenkultur, wie sie z. B. von JOHANNSEN untersucht wurden, gibt es auch bei sorgfältigster Gleichmachung des Versuchsfeldes oder -beetes erhebliche Unterschiede in den Milieubedingungen der einzelnen Individuen; sowohl die Nahrungs- und Wasserzufuhr, als der zur Verfügung stehende Raum, als ferner das der aufwachsenden Pflanze zukommende Licht, als endlich die Erdbeschaffenheit, welche das eingelegte Samenkorn für seine Bewurzelung findet — alles das ist von Individuum zu Individuum verschieden. Und dies ist die eine und wohl die hauptsächlichste Ursache für die individuelle, fluktuierende Variation, welche sich in

den Frequenzkurven ausdrückt. Die andre Ursache beruht in der Beschaffenheit der verwendeten Samenkörner, also (außer den etwaigen keimplasmatischen Differenzen) in der Menge der dem Embryo mitgegebenen Nahrungsstoffe, in der Dicke der Schale usw.

Bei meinen Daphniakulturen ist dagegen die Gleichmäßigkeit der Milieubedingungen in einem Kulturglas eigentlich eine absolut vollkommene. Wenn ich ein solches Glas mit filtriertem Wasser und einem dosierten Chlorellaquantum beschrifte, so finden die darin lebenden Daphnien ganz gleiche Existenzbedingungen. Da sie sich unablässig in der ganzen Wassermenge herumbewegen, gibt es keine Differenz des Standortes. Und da sie dabei die im Wasser suspendierten Algenzellen ganz mechanisch durch den Schlag ihrer reusenartigen Gliedmaßenanhänge aus dem Wasser aussieben, so ist auch die Nahrungsmenge gleich: ebenso natürlich die Licht- und Atmungsverhältnisse und die Wasserbeschaffenheit.

Die dennoch auftretenden geringen Individualunterschiede sind deshalb lediglich auf körperliche Differenzen zurückzuführen, welche die Tiere bei ihrer Geburt mitbringen. Es sind also — abgesehen von Unterschieden der erblichen Anlage — nur Differenzen in der Ernährung von Ei und Embryo im mütterlichen Körper, welche bei den Daphnien solcher Kulturen die fluktuierende Variation verursachen.

Damit werden für uns die Bedingungen des Experiments klarer und einfacher als für den Botaniker, der mit zwei Gruppen von individuell schwankenden, unbekanntem Größen (Embryoernährung und individueller Standort) zu rechnen hat und niemals wissen kann, wie weit seine Varianten dem einen oder dem andern Faktor zu danken sind. — Wenn er dann daran geht, den verändernden Einfluß des veränderten Milieus zu analysieren, so muß er stets zweierlei Milieueinflüsse auseinander halten: den generellen der »durchgehends verschiedenen Lebenslage« (JOHANNSEN, S. 219) und den individuellen des Standorts innerhalb einer »gegebenen Lebenslage«, d. h. in einem nach Möglichkeit gleichmäßig gestalteten Kulturbeet.

Logischer Weise unterscheidet denn auch JOHANNSEN zwei Arten milieubedingter Variabilität, die kollektive oder »Gruppenvariabilität« als Folge genereller und die fluktuierende Variabilität (im engeren Sinne) als Folge spezieller (individueller) Milieuvorschiedenheit. Diese unumgängliche Komplikation beruht natürlich nicht auf wirklichen (objektiven), sondern nur auf methodischen (subjektiven) Unterschieden: für das betroffene Individuum ist es ganz gleich, ob es von einem speziell oder einem generell andersartigen Milieu beeinflußt ist. Nur der Grad unsrer Er-

kenntnis ist verschieden: im ersteren Fall wissen wir gar nicht, wie weit an der individuellen Gestaltung gerade das Milieu und welcher Faktor desselben schuld ist; nur im zweiten Fall, wenn also die Lebenslage der ganzen Kultur in einem bestimmten Sinne verändert ist, wissen wir, welchem Milieufaktor die Mehrzahl der Individuen ihre besondere Gestalt verdankt. Aber auch in diesem Falle gibt es viele Individuen, welche trotz generell gehobener Lebenslage (z. B. Düngung) es im speziellen ungünstig getroffen haben (z. B. durch Platzmangel). Durch alles das bekommt der Faktor Milieueinfluß in diesen Versuchen etwas Vages und Unzuverlässiges, das es begreifen läßt, wenn z. B. JOHANNSEN ihn bei seinen schönen Untersuchungen über Selektion in gemischten und reinen Populationen möglichst wenig (und dadurch wohl allzuwenig, vor allem nicht zahlenmäßig) in Rechnung gezogen hat.

Zusatz II: Zur Stoffwechselphysiologie der Cladoceren.
(Zu S. 127.)

Die Schwankungen der Formreaktionen bilden ein außerordentlich kompliziertes, aber auch besonders reizvolles Kapitel, das nach der Bearbeitung mit physiologischen Methoden gebieterisch verlangt. Leider ist es mir bisher nicht gelungen, einen physiologisch-chemischen Mitarbeiter für diese Fragen zu gewinnen, der sich natürlich eine eigene Methodik für diese kleinen Geschöpfe schaffen müßte. Immerhin sind beliebige Quantitäten von Daphnien auf jedem einzelnen Stadium des Assimilationsprozesses zu haben, so daß ein vergleichendes Studium der einzelnen Etappen vom Hungerzustand bis zur Entfaltung der verschiedenen Assimilationstätigkeiten auch ohne mikrochemische Reaktionen möglich sein müßte. — Und selbst wenn es sich als zu schwierig erweisen sollte, den Chemismus der einzelnen, sich bekämpfenden Assimilationsprozesse bereits in Angriff zu nehmen, so ist doch unsre Kenntnis vom Stoffwechsel überhaupt bei diesen Tieren eine so geringe, daß uns jede genauere Untersuchung der hier stattfindenden Umsetzungen sowohl betreffs der Ernährung als der Atmung willkommen sein muß. Da wir nach meiner Algenmethode die Nahrung quantitativ und qualitativ analysieren können und da auch die Stoffwechselprodukte im Wasser der Kultur darinbleiben, so müßte eine chemische Bearbeitung doch möglich sein. Natürlich müßten die festen, gelösten und gasförmigen Stoffe gleichzeitig untersucht werden, da z. B. die Natur der Ausscheidungsstoffe von dem Gehalt des Wassers an Sauerstoff und Kohlensäure in hohem Maße abhängig zu sein scheint. Dr. LANGHANS (vgl. seinen Vortrag in diesen Verhandlungen) hat in fesselnder Weise dargelegt, wie die

Anhäufung von Stoffwechselprodukten schädigend auf die Vitalität der Daphnien einwirkt. Oft zeigte sich das auch in meinen Kulturen, sehr häufig aber trat keinerlei Schädigung ein, auch wenn die (»aklimatisierten«) Tiere in einer kleinen Tube in großer Zahl und in einzelnen Fällen über ein Jahr lang lebten. Ich vermute, daß es Unterschiede im Gehalt des Wassers an O und CO_2 sind, welche bald eine schädigende Wirkung der Stoffwechselprodukte zulassen, bald nicht. Ganz besonders resistent sowohl gegen Anhäufung von Exkretstoffen als gegen O -Mangel und CO_2 -Überschuß scheint *Daphnia magna* zu sein, aber nur unter gewissen Umständen, die wir noch nicht durchschauen. Im Warmhause in Lunz habe ich wiederholt Kulturen von *D. magna* gehabt, welche schließlich einen nicht nur »förmlichen«, sondern wirklichen Brei von Daphnia-♀♀ bildeten, derart, daß die Tiere sich nicht mehr frei bewegen konnten; jedes steckte eingekeilt zwischen den andern. (Diese Anhäufung war entstanden teils durch die Vermehrung, teils dadurch, daß ich das Wasser verdunsten ließ.) Dabei gab es in dem noch vorhandenen Wasser keine Spur von Vegetation und die Tiere nährten sich von den aufgewirbelten Partikeln des bakterienreichen Schlammes, der den Boden bedeckte. Diese Kulturen gingen zum Teil in sexuelle Vermehrung über, zum Teil blieben sie aber auch wochenlang in schwacher parthenogenetischer Vermehrung (1—2 Eier). Von Degeneration konnte ich nichts bemerken. Woher beziehen diese Tiere den notwendigen Sauerstoff (bei ca. 20° Wassertemperatur!) und wie werden sie mit der produzierten Kohlensäure und den gelösten Abfallstoffen fertig?? Im allgemeinen ist *D. magna* recht empfindlich gegen die Wasserverschlechterung. Frisch gefangene Tiere, die man in größerer Anzahl in einer Glastube aufbewahrt, gehen oft in wenigen Stunden plötzlich zugrunde, offenbar an O -Mangel oder CO_2 -Vergiftung; und KNÖRRICH¹ sowie LANGHANS (nach freundlicher Mitteilung) haben wiederholt beobachtet, daß solche Daphnien bei einem Gewitter plötzlich absterben. Der Stoffhaushalt der »aklimatisierten« Tiere muß wohl ein vollständig veränderter sein. Hoffentlich wird die Fortsetzung der interessanten Untersuchungen von LANGHANS über die Abfallstoffe uns einen physiologischen Einblick in diese Stoffwechselfragen gestatten. Und hoffentlich wird es seinen und meinen Mitteilungen gelingen, weitere Mitarbeiter, speziell für die chemische Seite der Probleme, zu gewinnen.

1) Plöner Forschungsberichte 1902.

Zusatz III: Mögliche Entstehungsweise von partiellen Veränderungen der Reaktionsnorm. (Zu S. 140.)

Nach meinen Versuchen über dauernde Einwirkung eines bestimmten Milieugrades stelle ich mir die Entstehung solcher »partieller Veränderungen der Reaktionsnorm« etwa folgendermaßen vor. Durch dauernde Einwirkung einer bestimmten Assimilationsintensität auf die Helmbildungszellen und die in ihnen liegende »Potenz« wird fortgesetzt eine der möglichen Reaktionsintensitäten realisiert; dieser Reaktionsablauf und sein Resultat: eine bestimmte Kopfhöhe, wird dadurch im Verlauf der Generationen zu einem »gewohnten«, während die andern möglichen Reaktionsabläufe um so mehr »ungewohnt« werden, je länger sie nicht realisiert werden. Wir können uns nun vorstellen, wie die »ungewohnten« Reaktionsintensitäten (= Kopfhöhen) allmählich etwas schwerer erzielt werden, als die »gewohnten«, d. h. nur noch auf Reize hin eintreten, welche gegenüber den ursprünglichen relativen Reizwerten ein wenig »übertrieben« sind. Demnach würden in solchem Falle besonders hohe Köpfe nur noch auf etwas größere Assimilationsgrade hin eintreten, als ursprünglich dazu nötig waren; und besonders niedrige Köpfe würden eventuell nur noch bei noch geringerer Ernährung, als die ursprünglich wirksame, gebildet werden.

Man kann anderseits auch annehmen, daß der »gewohnte« Reaktionsablauf, welcher dem gebräuchlichen Nahrungsquantum und den sonstigen Milieuverhältnissen der betreffenden Lokalität entspricht, im Laufe der Zeit die Tendenz bekäme, leichter einzutreten, als die ungewohnten Reaktionsgrade. (So wie ein seit jeher wiederholter Assoziationsverlauf uns »geläufiger« wird als selten vorkommende Assoziationen.) Eine solche »leicht eintretende« Reaktion erfolgt dann auch auf Reize hin, welche nicht ganz den ursprünglichen Reizwert haben, d. h. die Helmhöhe und Helmform, auf deren Bildung der Organismus am meisten »eingefahren« ist, wird nun schon auf etwas geringere Nahrungsquantitäten hin gebildet, oder anderseits noch bei etwas größeren, als ursprünglich wirksam waren. Dabei summiert sich diese Veränderung in dem »gewohnten« Reaktionsablauf mit den vorher betrachteten Veränderungen der »ungewohnten« Reaktionen, und das Resultat ist eine fortschreitende Fixierung der dem gewohnten Milieu entsprechenden Helmbildung auch für andre Milieubedingungen. Im Verlauf eines solchen Fixierungsprozesses wird dann die Phänotypenkurve immer mehr die Form der Kurve *C* in Fig. 15 (Fixierung der niedrigen Kopfform infolge dauernder Unterernährung) oder der Kurve *A* (fortgeschrittene Fixierung hoher Kopfformen infolge dauernd reichlicher Nahrung) annehmen.

Zusatz IV: Sexualität und Generationszyklen.

Für das in letzter Zeit wieder viel diskutierte Problem: Ursachen der Sexualdifferenzen und des sexuellen Zyklus der Daphnien, lassen sich aus den mitgeteilten Versuchen einige nicht unwesentliche Schlußfolgerungen ziehen.

Ich schicke zur Orientierung voraus, daß heute zwei Lager einander gegenüberstehen in diesen Fragen: auf der einen Seite die Schüler RICHARD HERTWIGS: ISSAKOWITSCH, POPOFF u. a. mit der Ansicht, daß die Sexualität der Daphnien normalerweise eine Folge der durch andauernde Parthenogenese veränderten Kernplasmarelation der Eizellen sei, oder aber der durch Nahrungsmangel bzw. sonstige Schädigung gestörten Kernplasmarelation. Daher die Bildung von Dauereiern nach längerer Parthenogenese sowie in Kälte- und Hungerkulturen.

Auf der andern Seite stehen KEILHACK, STROHL, KUTTNER u. a., welche im Anschluß an AUG. WEISMANN zeigen, daß der innere, vererbte, durch Anpassung entstandene Zyklus das Entscheidende ist.

Eine ausführliche Kritik der beiden Anschauungen und ihrer Begründung ist hier nicht meine Sache; ich stelle nur kurz zusammen, was sich in meinen Kulturen ergeben hat.

Danach verhält sich die Fähigkeit, parthenogenetische ♀-Eier zu produzieren, ganz ebenso wie diejenige, einen Helm oder eine Spina oder eine farbige Pigmentierung zu bilden, kurz wie die erbliche Potenz irgend eines andern morphologischen oder physiologischen Quantitativmerkmals.

Wie alle andern, so hat auch dieses Merkmal zweierlei Ursachen für seine spezifische Ausprägung: äußere Milieufaktoren und die innere, erbliche, spezifische Potenz. Wie bei der Entfaltung jedes Merkmals sehen wir auch hier bald die äußeren Faktoren, bald die inneren schließlich die Oberhand gewinnen.

Bei einer *Hyalodaphnia* (von Borsdorf) kann ich schließlich die innere sexuelle Tendenz durch noch so günstige Lebenslage nicht mehr zurückdrängen (S. 149); hier siegt die vererbte Tendenz.

Bei *Daphnia obtusa* (von Lunz) anderseits gelingt es ziemlich leicht, durch äußere Einwirkung die Parthenogenese ganz rein und anscheinend beliebig lange aufrecht zu erhalten (S. 146): hier siegen also die äußeren Faktoren.

Noch andre Formen kennen unter allen, auch ungünstigen Milieumständen nur noch parthenogenetische Vermehrung: hier ist dann wieder der Einfluß des Milieus gleich Null, und ebenso derjenige der fortgesetzten Parthenogenese; allein die innere Tendenz entscheidet.

Was ist nun aber das Wichtigere und Charakteristischere an der Cladoceren-Sexualität? Daß der Phänotypus dieses Merkmals von Milieuverhältnissen oft sehr weitgehend verändert werden kann (ISSAKOWITSCH)? Oder daß in der Ausbildung dieses Merkmals eine innere, zyklische Periodizität hervortritt, die stets genotypisch festgelegt ist und oft gegen alle äußeren Einflüsse sich durchsetzt (WEISMANN)?

Sicherlich enthüllt uns die letztere Beobachtung, WEISMANN'S erbliche Generationszyklen also, am meisten das Wesen der Cladocerenfortpflanzung, während die Abhängigkeit des Phänotypus vom Milieu zwar ebenfalls eine Wahrheit darstellt, aber eine so sehr für alle Quantitativmerkmale giltige, daß wir deshalb ja den Ausdruck »Reaktionsnorm« einführen, um zu bezeichnen, was eigentlich das Genotypische an diesen Merkmalen ist.

Die Entdeckung andererseits jener inneren Periodizität verliert dadurch nichts an Bedeutung, daß wir speziell bei unsern Daphnien auch für andre Quantitativmerkmale etwas Ähnliches, wenn auch in geringerer Ausbildung fanden.

Die Hauptsache ist doch, daß der innere, vererbte Zyklus nunmehr als experimentell bewiesen gelten kann, nachdem v. SCHARFFENBERG und ich auch bei gleichbleibenden Milieubedingungen in unsern Kulturen ein gesetzmäßiges Anschwellen der sexuellen Tendenz antrafen, und zwar in mehreren spezifischen Formen, die mit den aus der Natur bekannten mono-, di- und polyzyklischen Fortpflanzungsweisen gut übereinstimmen.

Für das Verständnis des Mechanismus dieses Anschwellens (und Abschwellens: Dizyklie) werden uns hoffentlich die Veränderungen der Kernplasmarelation noch einmal gute Dienste leisten (wenn wir diese Veränderungen erst bei den verschiedenen Formen der Cladocerenfortpflanzung studiert haben werden).

Soviel wissen wir aber jetzt: daß dem zytologischen (hoffentlich sichtbar zu machenden) Mechanismus der Periodizität wirklich ein keimplasmatischer Rhythmus zugrunde liegt: die erblich fixierte Schwankung der Reaktionsnorm von einer Generation zur andern.

Also: es gibt doch Generationszyklen im Sinne WEISMANN'S.

Diskussion.

Herr ZIEGLER (Jena):

Die Untersuchungen WOLTERECKS stellen eine so feine Analyse der Arten dar und ermöglichen eine so eingehende Unterscheidung der nichterblichen Modifikationen und der erblichen Anlagen, wie sie bis jetzt auf zoologischem Gebiet nicht gemacht wurde. Forschungen,

wie sie JOHANNSEN und der Vortragende anstellten, geben der Vererbungslehre eine neue und sicherere Grundlage. Allerdings wird dadurch die Selektionslehre nicht verändert, denn diese beschäftigt sich nur mit der Auswahl unter den vorhandenen Rassen oder Unterarten, was ich vor Jahren einmal durch den Satz ausdrückte: *Nihil est in selectione, quod non fuerit in variatione*. Wie die Unterarten oder Lokalformen überhaupt auf äußere Einflüsse verschieden reagieren, so sind sie auch in verschiedenem Grade der Vernichtung ausgesetzt, wenn der Kampf ums Dasein schwerere Anforderungen an die Leistungsfähigkeit des Organismus stellt. Die Selektionslehre wird also durch die neueren Ergebnisse der Vererbungsforschung nicht erschüttert.

Herr SIMROTH (Leipzig)

weist darauf hin, daß das Grundparadigma für die Mutation, die in neue Elementararten zerfallende Familie der *Oenothera lamarckiana* nach dem von DE VRIES mitgeteilten Stammbaum deutlich für den Einfluß des Milieus spricht: Denn die sämtlichen neuen Formen treten auf oder schwellen an in den Jahren 1894—96, um dann wieder in auffälligster Weise zurückzutreten. Das deutet auf das Maximum der vorletzten Sonnenfleckenperiode, womit eine Analyse des Milieus, — meteorische und elektrische Einflüsse — näher gerückt wäre. Leider weiß ich noch nicht, ob in der letzten Sonnenfleckenperiode die Statistik fortgeführt worden ist. Hinweisen möchte ich noch auf die Möglichkeit, daß die Neigung der *Oenothera lamarckiana* zur Mutation mit der Rückwanderung der amerikanischen Pflanze unter den Schwingungskreis zusammenhängt.

Herr A. LANG (Zürich).

Herr WOLTERECK.

Vortrag des Herrn R. GOLDSCHMIDT (München):

Eischale, Dotterzellen und Hüllmembran der Trematoden.

Der Vortrag soll an anderer Stelle veröffentlicht werden.

Herr BRESSLAU (Straßburg)

fragt an, ob der Herr Vortragende seine Angaben über die Bedeutung der Dotterzellen ganz allgemein auf alle Trematoden bezieht. An Präparaten von *Diplodiscus subclavatus* ist ihm bei den dotterzellenreichen, mit einer ganz dünnen Eischale versehenen Eiern ein Wachstum während der Entwicklung bisher nicht aufgefallen.

Herr GOLDSCHMIDT.

Vortrag des Herrn J. MEISENHEIMER (Marburg):

Die Flügelregeneration bei Schmetterlingen.

(Mit Tafel IV und 2 Fig.)

Die Versuche, über welche ich hier berichten möchte, wurden erdacht und ausgeführt im engsten Zusammenhange mit meinen experimentellen Untersuchungen über die Differenzierung der Geschlechtscharaktere bei den Schmetterlingen. Indessen soll dieses letztere Problem heute in den Hintergrund treten, und dafür mögen jene neuen Versuche, aus ihrem ursprünglichen Zusammenhange losgelöst, eine selbständige Behandlung erfahren. Ihr Thema bildete das Regenerationsvermögen der Schmetterlingsflügel, ausgeführt wurden sie an Raupen des Schwammspinners (*Lymantria dispar*).

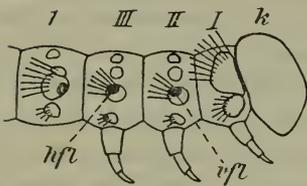


Fig. 1.

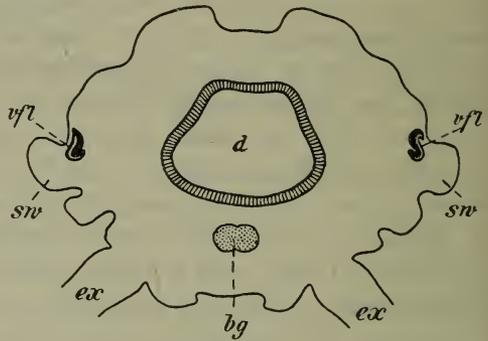


Fig. 2.

Fig. 1. Seitenansicht einer jungen Raupe von *Lymantria dispar* mit eingezeichneten Anlagen der Vorderflügel (vfl) und Hinterflügel (hfl). k, Kopfsegment; I—III, die drei Thorakalsegmente; I, erstes Abdominalsegment.

Fig. 2. Querschnitt durch das zweite Thorakalsegment einer auf dem vierten Raupenstadium stehenden Raupe von *Lymantria dispar*. bg, Bauchganglien; d, Darm; ex, Extremitäten; sv, Seitenwarzen; vfl, Anlagen der Vorderflügel.

Die Operationen bestanden in der Exstirpation der Flügelanlagen auf jungen Raupenstadien. Gelegentlich sind die Imaginalscheiben der Flügel im Inneren des Raupenkörpers zu beiden Seiten des 2. und 3. Thorakalsegments (vgl. Textfig. 1 vfl und hfl), am oberen Rande der Seitenwarzen. Sie sind hervorgegangen aus Einstülpungen des Ektoderms und stellen kleine Blättchen dar, welche sich der Körperwand nahe anlegen und dann aus zwei Schichten sich zusammensetzen (vgl. Textfig. 2, vfl). Die äußere Zellschicht wandelt sich unter starker Abflachung ihrer Zellelemente zu einer den Flügelkeim umschließenden vergänglichen Flügelscheide um, das innere Blatt dagegen verdickt sich sehr beträchtlich, faltet sich tief gegen die Flügelscheide vor und



1



2



3



6



4



7



5

Meisenheimer, Flügelregeneration bei Schmetterlingen (*Lymantria dispar*).

liefert den eigentlichen Flügelkeim, zu dem Tracheen in besonderer Form herantreten. Um die 3. Häutung ist diese Flügelanlage mit einem Durchmesser von $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ mm genügend groß und deutlich geworden für systematisch durchgeführte Operationen. Letztere vollzog ich in der Weise, daß ich auf der rechten Seite der beiden hinteren Thorakalsegmente zwei Scherenschnitte anbrachte und die leicht erkennbaren Flügelblättchen herausnahm. Operiert wurde stets nur auf der rechten Seite und stets Vorder- und Hinterflügel zugleich. Die Wunden verheilen leicht, und es gelingt so unschwer, einen hohen Prozentsatz der operierten Tiere durchzubringen.

Zunächst wollen wir das Endresultat betrachten, d. h. die Zustände, wie sie durch diese Operationen am fertig ausgebildeten Falter hervorgerufen wurden. Es erscheinen diese Zustände ganz außerordentlich verschiedenartig, insofern sie alle Zwischenstufen von völlig fehlendem Regenerat bis zu fast vollendeter Neubildung darbieten¹. Bei völlig fehlendem Regenerat findet sich an Stelle der Flügel eine kahle Längsnarbe an der rechten Seite des Thorax vor. Die nächste Stufe zeigt kurze stummelförmige Regenerate mit undeutlicher oder ganz fehlender Zeichnung und erst auf einer dritten Stufe tritt bei beträchtlicher Größenzunahme des Regenerats die Flügelzeichnung in ihren einzelnen Elementen erkennbar hervor. Und zwar tritt dann stets bereits die gesamte Flügelzeichnung auf, nur entsprechend der geringeren Größe des Flügels in allen ihren Teilen proportional verkleinert. Von dieser Stufe an läßt sich dann weiter durch alle nur denkbaren Übergänge hindurch eine Reihe stetig an Größe zunehmender Flügelregenerate aufstellen, bis diese endlich fast normalen Umfang erreichen. Aber für alle diese Regenerate gilt stets, daß die Verkleinerung der Neubildung in genau proportionalem Verhältnis jeden einzelnen kleinsten Abschnitt des Flügels, jedes Element seiner Zeichnung betrifft. Besonders klar läßt sich dieses letztere Verhalten bei zusammengelegten Flügeln demonstrieren und ich führe deshalb auf Taf. IV in den Figg. 1 und 2 einen männlichen und einen weiblichen Falter in diesem Zustande vor. Beim Männchen sind die vereinigten Querbinden II—IV am Regenerat stark nach der Flügelwurzel hin verschoben, und beim Weibchen stößt an der Berührungslinie der Hinterränder der beiderseitigen Vorderflügel die vierte Querbinde des Regenerats

¹ Im Vortrage wurden diese morphologischen Verhältnisse durch Lichtbilder erläutert, hier verweise ich auf die Photographien in meiner vorläufigen Mitteilung: Über Flügelregeneration bei Schmetterlingen, Zool. Anz. Bd. 33 (1908), sowie in meiner ausführlichen Publikation: Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung, Jena (Gustav Fischer) 1909.

mit der dritten des normalen linken Flügels zusammen. Die an den äußeren Umrissen ohne weiteres erkennbare Verkürzung des Regenerats ist also an jedem einzelnen Abschnitt seiner Fläche ausgeprägt.

Nicht immer sind die Regenerate vollständig regelmäßig und in gleichem Verhältnis an Vorder- und Hinterflügeln ausgebildet. In vereinzelt Fällen wies das sonst vollkommene Regenerat Substanzdefekte am Rande in Form von Einkerbungen auf, wie es Fig. 3 von einem Männchen zeigt. Häufiger waren Vorder- und Hinterflügel ungleich stark regeneriert, wie beispielsweise in Fig. 4, wo der Hinterflügel bis auf einige rundliche Löcher fast völlig neugebildet ist, während der Vorderflügel sich durch eine beträchtliche Verschmälerung auszeichnet. Ein sehr viel stärkeres Mißverhältnis in der Ausbildung von Vorder- und Hinterflügel zeigt Fig. 5, wo bei nahezu vollständigem Hinterflügel der Vorderflügel fast stummelförmig sich darstellt. Das Verhältnis kann sich auch umkehren, es kann der Vorderflügel groß, der Hinterflügel klein sein, so zeigt es Fig. 6. Und dies führt uns dann schließlich zu dem Extrem über, daß nur der eine Flügel regenerierte, die Neubildung des zweiten dagegen völlig unterblieb, ein Beispiel hierfür bietet das letzte Bild von Fig. 7. Doch sei bemerkt, daß solche Fälle eines stärkeren Mißverhältnisses in der Regeneratbildung von Vorder- und Hinterflügeln nur selten sind.

Prüfen wir nun weiter etwas näher die Bedingungen, unter denen die Regeneration eines Schmetterlingsflügels sich vollzieht. Der auslösende Reiz wird naturgemäß gegeben durch die Ausführung der Operation, durch die Entnahme von Teilen des Organismus, wodurch die bestehende Korrelation aller Teile gestört und ein Reizzustand hervorgerufen wird. Auf diesen Reiz reagiert der Organismus mit dem Bestreben, die verlorenen Teile wieder zu ersetzen, das frühere Gleichgewicht wieder herzustellen. Und zwar konzentriert sich dieses Bestreben auf die durch die Operation geschaffene Wundstelle, in ihr vereinigen sich die durch den Reiz erweckten, bisher latenten Kräfte und offenbaren sich schließlich in der Produktion einer Neubildung.

Das Wirksamwerden dieser inneren Kräfte ist nun von verschiedenen Faktoren abhängig. Zunächst von dem Altersstadium der Raupe zur Zeit der Ausführung der Operation. Bis zum vierten Raupenstadium ist dieses Wirksamwerden ein fast uneingeschränktes auf dem fünften ist es schon fast völlig zum Stillstand gekommen und während der Puppenperiode finden niemals mehr Regenerationsprozesse statt. Mit Beginn des Puppenstadiums ist sogar stets das

zukünftige Regenerat schon in allen seinen Teilen und seinen Größenverhältnissen fixiert, zum mindesten habe ich nie beobachtet, daß eine Puppe ein ausgebildeteres Regenerat geliefert hätte, als es nach dem Zustand der Flügelscheiden der betreffenden Puppe zu erwarten war. Es ist dies eigentlich recht auffallend, da man annehmen sollte, daß die eingreifenden inneren Umgestaltungen, wie sie grade während der Puppenperiode sich vollziehen, für eine etwaige Neu- und Weiterbildung von Flügelregeneraten besonders günstigen Boden schaffen müßten.

Daneben existiert aber nun ein zweiter Faktor, von welchem das Zustandekommen des Flügelregenerats sowie die Höhe seiner Ausbildung in stärkerem Maße abhängig ist als von dem Alter der Raupe im allgemeinen. Dieser Faktor wird gebildet durch die Länge der individuellen Lebensdauer der Raupe nach vollzogener Operation. Als Beispiel und zur näheren Erläuterung wähle ich eine meiner Versuchsreihen heraus. Am 12.—14. Juni 1908 nahm ich die Flügelexstirpation an insgesamt 116 Raupen vor, die alle auf dem genau gleichen Altersstadium nach der 3. Häutung standen. Infolge der operativen Eingriffe — es wurden von diesen Raupen 31 geschlechtlich normal gelassen, 41 wurden gleichzeitig kastriert und 44 männlichen Raupen wurden zugleich nach vorausgegangener Kastration Ovarialanlagen eingepflanzt — zeigte sich die Entwicklungsdauer der einzelnen Raupen ganz außerordentlich verschieden beeinflußt, sodaß der erste Falter bereits am 18. Juli, die letzten erst am 24. August erschienen. Und weiter war hinsichtlich der Regeneratgröße der Flügel das auffällige Ergebnis festzustellen, daß von den insgesamt 80 Faltern, welche mir diese Operationsreihe ergab, die dreißig ersten, welche vom 18.—28. Juli schlüpfen, zum meist völlig fehlendes oder ganz rudimentäres Flügelregenerat aufwiesen, daß dann fernerhin die nächsten zwanzig Falter (vom 28. Juli bis 4. August) Regenerate mittlerer Größe besaßen, während von den dreißig zuletzt ausgekrochenen Faltern nicht weniger als fünfundzwanzig eine fast vollkommene Neubildung an Vorder- wie Hinterflügel darboten. Je länger sich also innerhalb einer Operationsreihe die Entwicklungsdauer einer Raupe nach vollzogener Operation ausdehnte, um so vollkommener fiel das Flügelregenerat aus. Dieser Schluß wird von allen meinen Operationsreihen bestätigt¹.

Wir wollen nun versuchen, durch eine Analyse des Regenerations-

¹ Die tabellarischen Belege sind in meiner oben zitierten ausführlichen Publikation enthalten.

verlaufs diesen eigenartigen Erscheinungen etwas näher zu treten. Wie besonders DRIESCH in seinen »Organischen Regulationen« (1901) klar auseinander gehalten hat, müssen wir verschiedene Phasen im Verlaufe einer Regeneration unterscheiden. In einer ersten Phase vollzieht sich die Ausbildung der Anlage. Dieselbe äußert sich in Zellteilung und Wachstum und liefert stets ein indifferentes, äußerlich formloses Material von Zellen, deren Komplex in seiner Gesamtheit eine bestimmte prospektive Potenz besitzt. Eine zweite Phase liefert unter reinen Differenzierungsprozessen die Ausgestaltung dieser noch undifferenzierten Anlage. Und eine dritte Phase stellt dann endlich unter reinen Wachstumserscheinungen die normale Größe her. Es scheint nun für die Regeneration des Schmetterlingsflügels von ausschlaggebender Bedeutung die Zeitdauer zu sein, welche den beiden ersten Phasen von einem ruhenden, in der Gesamtentwicklung nicht fortschreitenden Organismus dargeboten wird. Ich muß dies etwas näher auseinander setzen. Die bis zu mehreren Wochen betragende Differenz in der zeitlichen Dauer der Metamorphose gleichzeitig operierter gleichaltriger Raupen beruht in allererster Linie darauf, daß unmittelbar nach der Operation ein Stillstand in der Metamorphose eintritt, während welcher Zeit die Raupen unter Sistierung des Wachstums keine oder nur sehr wenig Nahrung zu sich nehmen. Häufig gehen sie dann noch nach langer Zeit schließlich zugrunde, während anderseits das Überwinden dieser Krisis ein sicheres Zeichen der Genesung und Erholung ist. Während eben dieser fast stillstehenden Entwicklung nun müssen wir annehmen, finden Ausbildung und Differenzierung der Neuanlage die günstigsten Bedingungen für ihre Betätigung, vielleicht unter dem Einfluß erhöhter Zufuhr von Nahrungsstoffen. Wird eine solche Zeit ihnen nicht geboten, so unterbleibt die Regeneration vollständig; so geschah es bei allen Raupen, welche sich unmittelbar nach der Operation weiter entwickelten und also die zuerst geschlüpften Falter lieferten. Von ihnen wies keiner ein Flügelregenerat auf.

Und nun können wir stufenweise verfolgen, wie mit länger dauernder Ruheperiode das Regenerat vervollkommneter erscheint. War die Ruhezeit nur kurz, so war wohl Gelegenheit geboten, die eigentliche Anlage noch zur Ausbildung zu bringen, es blieb aber keine Zeit mehr zur Betätigung der darauf folgenden Differenzierungsprozesse, die Folgen äußern sich am definitiven Falter im Auftreten stummelförmiger Flügelanhänge ohne präzise Form und Zeichnung. Nach einer bestimmten Zeit — es mag sich um etwa 8 bis 10 Tage handeln — sind Anlage und innere spezifische Differenzierung vollendet und nunmehr kann bei einsetzender Weiter-

führung der Metamorphose diese in sich bereits völlig differenzierte Anlage in Korrelation mit der Weiterbildung der übrigen Körperteile durch Wachstum dem Zustand normaler Flügelbildung und Flügelgröße entgegengeführt werden. Und immer noch tritt die Abhängigkeit von jener Ruheperiode hervor. War dieselbe von kürzerer Dauer, so mußte die fortschreitende Entwicklung eine verhältnismäßig kleine Neuanlage übernehmen, klein fiel dann auch das definitive Flügelregenerat aus. Je länger andererseits die Ruheperiode andauerte, um so mehr konnte sich die Neuanlage dem Zustande nähern, wie er zur Zeit der Operation selbst bestanden hatte, um so mehr nähert sich dann auch das Endprodukt dem normalen Zustand des Falters. Daß die dritte Phase des Wachstums stets schon eine innerlich durchaus vollendete Anlage übernimmt, das geht mit Sicherheit aus dem Umstande hervor, daß alle die verschiedenen Größenstufen der Regenerate stets einen vollständigen Flügel darstellen, der eben nur in allen seinen Teilen verkleinert erscheint. Eine derartige, in allen Teilen proportional verkleinerte Neubildung findet allein darin ihre Erklärung, daß die Wachstumsperiode in gleichmäßiger Wirkung auf jedes einzelne Teilchen einer bereits völlig differenzierten Anlage wirken konnte. Um den Gegensatz hervorzuheben, so ist es also ausgeschlossen, daß die Ausbildung des neuen Flügels sich etwa unter allmählichem Hervorwachsen der apikalen Teile aus einem basalen Stumpfe vollzog.

Mit Beginn der Puppenperiode sind auch die dem Regenerat als solchem eigenen Wachstumsvorgänge abgeschlossen, und es vollzieht sich nun nur noch die äußere histologische Ausgestaltung des neuen Flügels in derselben Weise wie am normalen Flügel.

Gegenüber den soeben erörterten Faktoren tritt die Bedeutung des bei der Operation zurückgebliebenen Stumpfes der alten Flügelanlage ganz zurück, wenn wir davon absehen, daß in ihm der Ausgangspunkt der neuen Anlage gegeben ist. Auf keinen Fall kann zum wenigsten die so sehr verschiedene Ausbildungshöhe der Regenerate auf einen größeren oder geringeren zurückgebliebenen Rest der alten Anlage zurückgeführt werden, da in einem solchen Falle die wechselnden Größenverhältnisse in durchaus regelloser Folge auftreten müßten, was, wie wir eben ausführlich erörtert haben, in keiner Weise den Tatsachen entspricht. Daß aber doch zuweilen auch dieser Stumpf von Einfluß auf die Größe des Regenerats sein kann, das ergibt sich aus den, übrigens nicht häufigen, Fällen, wo an demselben Individuum der eine der beiden exstirpierten Flügel sehr stark, der andre dagegen nur schwach oder gar nicht regeneriert war (vgl. besonders Fig. 5—7 der Tafel IV). Da die allgemei-

nen Bedingungen für die Regeneration auch hier an Vorder- und Hinterflügel genau die gleichen sein mußten, so kann das Ausbleiben der Regeneration an einem der beiden Flügel nur dadurch erklärt werden, daß eben die ursprüngliche Anlage so vollständig entfernt wurde, daß an der Wundstelle nicht mehr genügendes Zellenmaterial zurückblieb, um eine erfolgreiche Regeneration in die Wege zu leiten. Wie es ja eine auch sonst nicht selten beobachtete Tatsache ist, daß die Regenerationsfähigkeit bei einer gewissen Minimalgröße des Gewebekomplexes, von dem die Regeneration ausgehen soll, halt macht.

Dies wäre das wesentlichste von dem, was ich über die Faktoren zu sagen hätte, von welchen die Regeneration der Schmetterlingsflügel abhängt. Hinweisen möchte ich nun ferner noch auf eine allgemeine Bedeutung meiner Versuche in einem andern Zusammenhange. Die hier vorgebrachten Tatsachen der Flügelregeneration bieten nämlich ein gewichtiges Beweismaterial gegen die Anschauung, welche in der Regenerationsfähigkeit eine Anpassungserscheinung des Organismus gegenüber der Außenwelt erblickt. Die Imaginalscheiben der Flügel liegen völlig im Inneren des Raupenkörpers verborgen; für die ganze Zeit, wo überhaupt Regenerationsfähigkeit für sie besteht, sind sie also wohl kaum Verletzungen ausgesetzt, welche etwa sie allein betreffen und nicht zugleich für den ganzen Organismus vernichtend wirken müßten, ganz zu schweigen von einem so häufigen Auftreten derartiger Verletzungen, daß sie in dem Organismus das für ihn vorteilhafte Bestreben fixieren könnten, die verlorenen Teile wiederherzustellen. Mir scheint dieser Fall in mancherlei Hinsicht noch beweisender zu sein, als die gewöhnlich gegen jene Annahme ins Feld geführte Regeneration innerer Organe, da diese doch immerhin der schädigenden Wirkung sehr verschiedenartiger Krankheitserreger ausgesetzt sein können.

Ein Vergleich mit andern Erscheinungen vermag unsre Auffassung in ein noch klareres Licht zu setzen. Die Regenerationsvorgänge, wie wir sie in der Flügelneubildung kennen lernten, müssen eigentlich als embryonale Regenerationserscheinungen bezeichnet werden, da ja nicht ein fertiges Organ entfernt und wieder ersetzt wurde, sondern eine äußerlich noch durchaus undifferenzierte Anlage extirpiert und neu aufgebaut wurde. Es liegen die Verhältnisse hier ähnlich wie bei jenen Vorgängen, wo — wie bei der Seeigelgastrula — der basale Rest einer ihres apikalen Endabschnittes beraubten Entodermeinstülpung neue Vasoperitonealblasen auszubilden vermag, oder wo ein Bruchteil einer Blastula eine volle Gastrula aus sich hervorgehen lassen kann. Der Unterschied zwischen diesen

Vorgängen ist nur ein gradueller, insbesondere ausgeprägt durch eine fortschreitende Beschränkung der prospektiven Potenz. Und wie in den angeführten Fällen wohl kaum jemand an Anpassungserscheinungen denken wird, vielmehr die Annahme einer primären, dem Organismus eigenen und durch die Operation ausgelösten Regenerationskraft hier zur Notwendigkeit wird, so kann auch die Regeneration der Flügelimaginalscheiben nur auf die Manifestierung einer solchen primären Eigenschaft der lebendigen Substanz zurückgeführt werden¹.

Zum Schlusse möchte ich endlich noch mit einigen Worten auf die Absicht zu sprechen kommen, in welcher diese Versuche überhaupt unternommen wurden. Durch meine Untersuchungen der letzten Jahre glaube ich sicher festgestellt zu haben, daß bei den Schmetterlingen ein Einfluß der primären Geschlechtsdrüsen auf die ontogenetische Differenzierung der sekundären Geschlechtscharaktere nicht besteht. Erwiesen sich somit die ontogenetischen Prozesse der sekundären Merkmale derart fest fixiert, daß die Geschlechtsdrüsen ihnen gegenüber gewissermaßen machtlos waren, so schien die einzige Möglichkeit, auf dem bisher beschrittenen Wege tiefer in das Problem einzudringen, durch den Versuch gegeben, die Kontinuität in der Entwicklung eines sekundären Geschlechtscharakters zu unterbrechen, eine Neubildung an Stelle der alten Anlage zu setzen und hierauf nun die Einflüsse der Kastration und Ovarialtransplantation einwirken zu lassen. Zu diesen Versuchen wählte ich dann die Schmetterlingsflügel aus.

Hinsichtlich der Ergebnisse kann ich mich kurz fassen. Wurden Geschlechtsdrüsen und Flügelanlagen zugleich entfernt, so waren die Folgeerscheinungen der Operation für beide Organanlagen verschieden. Die Geschlechtsdrüsen wurden nicht wieder ersetzt, an Stelle der ursprünglichen Flügelimaginalscheiben traten Neubildungen. Diese letzteren entbehrten also während ihres ganzen Entwicklungsverlaufes jeglicher Einwirkung der homologen Geschlechtsdrüse, ihr ursprünglicher Geschlechtscharakter blieb trotzdem völlig unverändert. — Bei der mit Ovarialtransplantation in männliche Raupen verbundenen Flügelregeneration fand eine Weiterbildung der Ovarien, eine Neubildung der Flügel statt. Es mußte sich also die gesamte Entwicklung der männlichen Flügelregenerate bei Gegenwart weiblicher Geschlechtsdrüsen vollziehen; mit dem Ergebnis, daß der ursprünglich männliche Typus des exstirpierten Flügels im Regenerat wieder voll ausgebildet zum Vorschein kam. Die Ge-

¹ Die gleiche Auffassung hegt KAMMERER hinsichtlich der Regenerationsfähigkeit des Dipterenflügels (Arch. Entwicklunsmech. Org. 25. Bd. 1908).

schlechtsdrüse vermochte also auch hier keinerlei Einfluß auf die Differenzierung der Geschlechtscharaktere auszuüben, und damit erfahren meine früheren Ergebnisse eine wesentliche Ergänzung und die aus ihnen gezogenen Schlüsse eine wichtige Bestätigung.

Diskussion.

Herr SPENGLER (Gießen):

fragt, ob Vortragender bei seinen Versuchen auch Mehrfachbildungen erhalten habe. Auf dessen Erwiderung, das sei niemals der Fall gewesen, gedenkt er eines ihm durch Herrn Prof. STANDFUSS in Zürich zugegangenen Exemplares von *Papilio machaon*, das eine solche Erscheinung zeigt. Am Vorderrande des linken Vorderflügels befindet sich ein kleiner überzähliger Vorderflügel, der nach der Flügelzeichnung sowohl vorn wie hinten einen Vorderrand besitzt. An die anwesenden Kollegen richtet SP. die Frage, ob es ihnen möglich sei, eine Erklärung dieser eigenartigen Bildung zu geben.

Herr STEINMANN (Basel):

Vielleicht ist die von Herrn Prof. SPENGLER beschriebene Doppelbildung auf eine Trennung der Flügelanlage in zwei Teile zurückzuführen. Die symmetrische Anordnung der Zeichnung um die Trennungsfurche findet vielleicht eine Parallele in der Augenregeneration von *Cione* bei horizontalem Einschnitt, indem auch hier sich an beiden Schnittändern Augen bilden.

Herr BOVERI (Würzburg).

Herr ECKSTEIN (Eberswalde):

Bei mehrjährigen Zuchtversuchen, die ich mit dem Kiefernspinner, *Lasiocampa pini*, anstellte, habe ich beobachtet, daß Flügelmißbildungen vorkommen, zu deren Erklärung ich die vorhin demonstrierten Bilder hätte benutzen können. Meist sind die abnormen Flügel — beide, oder nur der obere oder nur der untere — einseitig verkürzt, verkümmert oder ganz geschwunden, selten ist dies der Fall für den einen rechten und den andern linken. Die Raupen sind aus dem Ei gezogen oder auch gefangen worden; äußere Verletzungen haben nicht stattgefunden, so daß die Mißbildungen auf gewisse im Jugendstadium eingetretene Störungen und spätere Regeneration zurückzuführen wären.

Herr MEISENHEIMER (Marburg):

Diese Erscheinungen bedürfen nicht der Annahme wirklicher Regenerationsvorgänge, es genügt zu ihrer Erklärung die einfache Annahme beschränkter Wachstumsprozesse auf die bereits differenzierte Flügelanlage.

Vortrag des Herrn OTTO MAAS (München).

Zur Entwicklung der Tetractinelliden.

Die Metamorphose von *Plakina monolopha*.

(Mit 11 Figuren.)

Die letzten Jahre haben auf dem Gebiet der Spongienentwicklung weniger tatsächliche Arbeiten als rein theoretische Erörterungen gebracht. Namentlich von Seite belgischer Zoologen sind solche veranlaßt worden durch eine Diskussion »über die Charaktere und die Stellung der Spongien« in der Société Roy. Zoologique et Malacologique de Belgique, wobei auch auswärtige Fachleute, wenigstens brieflich, zu Gehör gelangten (1907). An gleicher Stelle hat ferner jüngst LAMEERE (1908), ohne neue Tatsachen vorzubringen, sehr ausführliche Spekulationen über die Phylogenie der Spongien vorgebracht, insbesondere über die interessante Möglichkeit, daß der Protozoenvorfahr der Spongien bereits sessil gewesen sei.

Es scheint demnach die Meinung der Theoretiker zu sein — und sie ist auch wirklich von ihnen ausgesprochen worden —, daß das Tatsachenmaterial auf diesem Gebiete genügend geklärt und reif sei, um ohne ergänzende Untersuchungen zu einem Urteil zu kommen. Die Spongiologen selbst, die mehr anatomisch-histologisch gearbeitet haben, sind durchaus zurückhaltend oder direkt Agnostiker (s. VOSMAER 1898 und 1907), auch diejenigen, die mehr embryologisch gearbeitet und verglichen haben, sind trotz ihrer Versuche zu einheitlicher Darstellung sich wohl bewußt, welche Lücken in der Kenntnis der Embryologie gerade bei den primitiveren Schwammgruppen bestehen.

Es geht wohl aus einer zusammenfassenden Darstellung hervor (s. MAAS 1898), daß bei allen näher untersuchten Schwammformen aus den verschiedenartigsten Gruppen insofern eine Übereinstimmung herrscht, als jeweils eine zweischichtige Larve, bestehend aus Geißelzellen und aus mehr oder minder differenzierten Körnerzellen erreicht wird, und daß die Geißelzellen nach der Metamorphose durch Einstülpung bzw. Umkrepelung zur Auskleidung der Geißelkammern, die Körnerzellen für Haut und Skelet, und auch zur Auskleidung der ein- und ausführenden Räume verwendet werden. Diese Zweischichtigkeit wird aber in einzelnen Systemgruppen auf sehr verschiedene Weise erreicht, und nicht nur über die Frage der Homologisierung dieser zwei Schichten mit den Keimblättern der Metazoen kann man verschiedener Meinung sein (s. MAAS l. c. u. 1893, MINCHIN 1897, DELAGE 1898), sondern auch über das Verhältnis dieser zwei Schichten zu einander.

Dies ist besonders aus der interessanten Darstellung MINCHINS ersichtlich, die zum Ausgangspunkt des Vergleichs die primitiven Kalkschwämme auf Grund neuer eigener Untersuchungen macht (1896 und 1900). Dort (*Clathrina blanca*) ist eine fast gänzlich aus Geißelzellen bestehende hohle Larve typisch, die nur an ihrem Hinterende einige abgerundete, körnige Archaeocyten trägt; die eigentlichen Körnerzellen aber, die das Innere der Larve später ausfüllen und nach der Metamorphose zum Dermal- und Skelettlager des Schwammes werden, entstehen während des Larvenlebens auf Kosten der Geißelzellen durch deren Umwandlung und Austreten aus dem epithelialen Verband des Geißelzellenlagers. Bei den Kieselschwämmen, spez. den Cornacuspöngien, ist aber die Herkunft der Körnerzellen eine andre; aus dem gefurchten Material differenzieren sich zuerst die zukünftigen Geißelzellen, und dann nicht aus diesen, sondern aus dem übrigbleibenden indifferenten Zellmaterial die Körnerzellen für Epithel und Spicula, die mit den noch verbleibenden Archaeocyten eine einheitliche Zellschicht bilden. Hier entstehen also die Dermal- und Skelettschicht nicht auf Kosten der Geißelzellenschicht, sondern stehen zu ihr in einem genetischen und topographischen Gegensatz.

Die entsprechend gelagerte körnige Zellschicht der *Sycon*-Amphiblastula ist von mir ohne weiteres mit dieser inneren hinteren Masse der Kieselschwammlarven homologisiert worden, um so mehr, als sie außer Archaeocyten ebenfalls die künftige Dermal- und Skelettlage enthält. MINCHIN jedoch sucht sie an die primitiven Kalkschwämme anzuknüpfen; es sind nach ihm schon in der frühen Larve zweierlei Körnerzellen vorhanden, die einen wirkliche Archaeocyten, die andern für das Dermal- und Skelettlager; diese letzteren sollen hier aber nicht aus den Archaeocyten, sondern durch Umwandlung an Geißelzellen gebildet werden wie bei Asconen. Dies ist jedoch von MINCHIN nicht direkt beobachtet worden, sondern nach Bildern, spez. von BARROIS, und nach Analogie mit der *Leucosolenia*-Amphiblastula vermutet; auch müßte hier die Umwandlung nicht im freien Larvenleben, sondern schon im mütterlichen Körper stattfinden, noch ehe die Geißelzellen richtig ausgebildet sind, funktionieren.

Es fragt sich, ob ein solcher Gegensatz (Körnerzellen aus Archaeocyten oder Körnerzellen aus umgewandelten Geißelzellen) aufrecht zu erhalten ist; denn die letzteren gehen doch auch aus Archaeocyten hervor; es spitzt sich dies schließlich auf die rein theoretische Frage zu, was ursprünglicher ist, die Archaeocyte oder die Geißelzelle (s. u.). Jedenfalls sind es aber nicht nur bei den Kalkschwämmen die primitiveren Formen, die eine derartige Hohl-

blastula mit späterer Umwandlung der Geißelzellen zeigen, sondern es kommen auch bei den einfach gebauten Non-Calcareo-derartige Larven vor. Bei der skeletlosen *Oscarella* erfolgt an der Blastula im Larvenleben eine allmähliche Umbildung und Granulierung der Zellen der einen Hälfte, so daß auch hier eine »Amphiblastula« mit einigen Zellen im Innern entsteht, deren Homologisierung mit der Larve der übrigen Schwämme keine Schwierigkeiten bietet (s. MAAS 1898 a). Ferner ist die Larve von *Plakina*, einem Schwamm, der nach F. E. SCHULZES Entdeckung und grundlegender Beschreibung entschieden einen primitiven Tetractinellidentypus darstellt, ebenfalls eine solche, sich im Larvenleben verändernde Blastosphaera (s. F. E. SCHULZE, 1880, S. 416). Ich habe es früher versucht, die von F. E. SCHULZE beobachteten Umwandlungsstadien, zwischen denen größere zeitliche Lücken bestehen, im Sinne meiner Auffassung von der Homologie der Larvenschichten zu deuten (MAAS 1893, S. 423). Doch bleibt eine derartige Umdeutung stets problematisch, so lange nicht vom gleichen Objekt Vergleichsmaterial vorliegt.

Ich war daher seit längerer Zeit bemüht, die Metamorphose von *Plakina*, speziell *Pl. monolopha*, zu verfolgen, begegnete aber hier großen Schwierigkeiten, da der erwachsene Schwamm nur sporadische Verbreitung zu haben scheint, trotz gelegentlichen — wie ich mich seitdem überzeugt habe — lokal ganz gehäuften Vorkommens und da er nur eine unscheinbare flache Kruste darstellt, die Fischer und Zoologen von der gewöhnlichen *Reniera* und andern flach inkrustierenden Formen schwer unterscheiden. In Neapel habe ich den Schwamm trotz mehrfachen Aufenthalts und Suchens nicht erhalten können; auch sonst sind dort, soviel mir bekannt, seit den von SCHULZE verzeichneten Stücken, keine Exemplare gefunden worden. In Rovigno erhielt ich im Herbst 1897 drei kleine lebende Stückchen durch Herrn KOSSEL, der aber die Fundplätze nicht angeben wollte; diese enthielten leider keine Spur von Geschlechtsprodukten. In Triest, von woher SCHULZE das Gros seines Materials erhalten hatte, war der Schwamm »verschollen«. Ich begann mit der tatkräftigen Unterstützung von Prof. CORI in Triest im Frühjahr 1905 meine eignen Nachforschungen, mußte mich aber bald überzeugen, daß der Schwamm an den früheren Fundplätzen am Leuchtturm nicht mehr vorkam; dort haben sich überhaupt die biologischen Verhältnisse durch die Hafengebauten sehr geändert. Dagegen gelang es mir, in einigen km Entfernung bei Punta sottile in klarem Wasser einige unscheinbare Krusten zu erhalten, die aber wieder, trotz der entgegengesetzten Jahreszeit, keine reifen Geschlechtsprodukte zeigten, sondern nur Ureier. Im Herbst 1908 erhielt ich endlich an dieser Fundstelle, indem ich wöchentlich mehrmals selbst hinausfuhr und die Unterseite der heraufgehobten Steine absuchte, eine größere Anzahl von ausgedehnten Krusten, die ihre rosa Lärven schon von außen erkennen ließen und in der Tat dann zum Ausschwärmen im Aquarium brachten. Auch konnte bei Miramar eine weitere Fundstätte festgestellt werden. Herrn Prof. CORI bin ich für seine andauernde liebenswürdige Unterstützung sehr verbunden und möchte ihm auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank abstaten.

Die von mir im Triester Aquarium erhaltenen *Plakina*-Larven wurden teils in besonderen Zuchtgläsern in Kühlung, teils in großen flachen Schalen mit den mütterlichen Schwämmen zusammen so lange wie möglich lebend beobachtet. Dabei gelang es mir, in einigen wenigen Fällen den Moment des Festsetzens selbst zu erhaschen, und ferner verschiedene Exemplare noch längere Zeit nach der Metamorphose bis zur Bildung von Nadeln und Kammerräumen zu bringen. Ferner wurden solche und noch frühere festsitzende Stadien ohne richtiges Hohlräumssystem mit verschiedenen Reagenzien (Osmium, Flemming-Gemisch, Formol usw.) konserviert und nach Carminfärbung geschnitten, ebenso wie die mütterlichen, noch im Boot fixierten Schwämme mit den im Gewebe und in den Hohlräumen enthaltenen Larven. Es ist begreiflicherweise nur wenig, was ich zur Ergänzung eines Beobachters wie F. E. SCHULZE bieten kann, durch die zufällige Gunst des Materials und bezieht sich zunächst auf die Ausfüllung einiger zeitlicher Lücken, sodann auf Dinge, auf die damals, wegen der erst seitdem erfolgten Problemstellung gar nicht geachtet werden konnte, wie Archaeocyten, Inversion der Schichten, und im Zusammenhang damit auf eine andre Deutung seiner Bilder.

Für die nähere Kenntnis der ausschwärmenden Blastophaeralarve seien unter Hinweis auf die sorgfältige Beschreibung F. E. SCHULZES (l. c. S. 416) einige Punkte besonders hervorgehoben, bzw. hinzugefügt. Trotz ihrer äußerlichen Heteropolie, die sich in viel stärkerer Pigmentierung des hinteren Pols, und der breiteren Form des vorderen ausspricht, erweist sich die Larve, wie Zupf- und Druckpräparate vom lebenden, sowie Schnittpräparate des konservierten Materials in Übereinstimmung mit SCHULZE erweisen, aus gleichartigen Zellen in ihrer ganzen Peripherie zusammengesetzt, sehr schmalen prismatischen Elementen, deren stäbchenförmiger Kern am freien Ende liegt. Ein Größen- oder Breitenunterschied der Zellen an beiden äußerlich so verschiedenen Polen ist bei der frisch ausgeschlüpften Larve kaum wahrzunehmen; die Verschiedenheit in den Geißeln rührt von der Bewegung her, die am hinteren Ende leicht eine Schopfbildung, am vorderen ein Auseinanderweichen verursacht. Außer diesen Zellen finde ich aber in der Tiefe des Epithels, an, aber nicht in der Höhlung, gelegentlich andre Elemente (Fig. 1) mit einem viel größeren, runden bzw. bläschenförmigen Kern, wie ihn die Blastomeren haben, manchmal auch in Karyokinese. Mit Geißelepithelzellen, deren Kerne später herunterrücken (s. u.), sind diese besonderen Elemente nicht zu verwechseln; sie leiten sich vielmehr von Zellen ab, die bei der embryonalen Ausbildung des Epithels und der Aufblähung des Larvenhohlraums in der Tiefe zurück-

geblieben sind, wie frühere Studien erweisen. Normalerweise schmiegen sie sich mit unregelmäßiger Form zwischen die inneren Enden der Geißelzellen; ausnahmsweise können sie in ihrer Ausbildung noch etwas mehr blastomerenartig und dotterhaltig zurückgeblieben sein, wenn das Geißelepithel schon seine Anordnung für das Ausschwärmen zeigt (Fig. 2), und heben sich dann von diesem nach der Höhle zu scharf ab. Ich möchte diese Zellen mit den sonst beschriebenen Archaeocyten vergleichen; sie können an jeder Stelle des inneren Epithelrandes liegen; eine Bevorzugung des einen oder andern Pols habe ich nicht feststellen können.

Auf Zellen, die follikelartig, außen über dem Geißellager zu erkennen sind, so lange sich die Larve noch im mütterlichen Körper befindet, (und manchmal noch später in Resten) wird bei einer be-

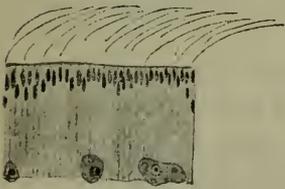


Fig. 1.



Fig. 2.

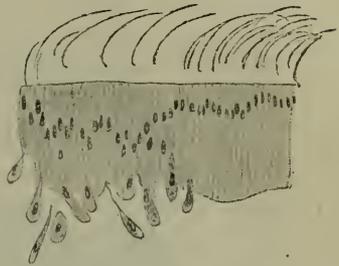


Fig. 3.

Fig. 1. Schnittstück durch die Randpartie einer frei schwärmenden Larve mit einigen Archaeocyten zwischen den Basen der Geißelzellen.

Fig. 2. Schnittstück durch die Randpartie einer noch im mütterlichen Körper befindlichen Larve. Archaeocyten größer und in der Höhlung zurückgeblieben.

Fig. 3. Schnittstück durch eine freischwärmende Larve am zweiten Tag an der Grenze der mehr pigmentierten zur pigmentärmeren Hälfte. Abgefachte und einwandernde Geißelzellen. Vergrößerung etwa 550.

sonderen Beschreibung der frühen Entwicklungsstadien einzugehen sein.

Während des freien Larvenlebens treten nun schnell sehr bedeutende Veränderungen in der Larve auf, die schon F. E. SCHULZE teilweise verzeichnet: »man sieht die Kerne (der prismatischen Geißelzellen) nicht mehr am äußeren Ende, sondern in der mittleren und inneren Region des Zellkörpers gelegen und wieder einfach oval.« Ferner zeigen sich in der den Larvenraum erfüllenden Masse vereinzelte Kerne, die man auf »Zellen beziehen darf, die in die gallertige Binnenmasse hineingewandert sind«. Die erstere Veränderung ist, soviel ich an Präparaten von lebend zerdrückten Larven entnehmen konnte, der Ausdruck einer Abflachung der ganzen Zelle, die aus einer hochzylindrischen zu einer kubischen oder noch flacheren Form übergehen

kann, ohne die Geißel einzubüßen. Bei der zweiten Veränderung ist der Verlust der Geißel unvermeidlich; die betreffenden Zellen zeigen sich aber dann am Ende verlängert und zugespitzt, bis sie allmählich eine indifferente Form annehmen (Fig. 3). Auch wenn sie eine feine Körnelung bekommen, können sie von den vorerwähnten Archaeocyten, die gröbere Einlagerungen und einen andern Kern besitzen, noch unterschieden werden.

Besonders aber ist hervorzuheben, daß diese Umformungen nicht am ganzen Umriß der Larve vor sich gehen, sondern fast durchaus auf deren eine Hälfte, die hintere und stärker pigmentierte, beschränkt sind. Davon habe ich mich sowohl am lebenden Objekt wie am konservierten überzeugen können. Die vorher durch Farbe und Form gerade nur angedeutete äußerliche Heteropolie wird dadurch zu einer wirklichen, inneren Verschiedenheit, und man müßte die Larve am zweiten Tag mindestens als »Amphiblastula«, wenn nicht direkt als zweischichtig, wie die der Kieselchwämme, bezeichnen.

Die Zweischichtigkeit wird hier allerdings auf etwas andre Weise erreicht, mehr wie bei den primitiven Kalkschwämmen und noch mehr wie bei *Oscarella*, laut meiner früheren Darstellung (1898 a). Mit letzterer ist auch eine weitere Ähnlichkeit dadurch bedingt, daß der Gegensatz zwischen larvaler Geißelzelle und späterer Epithelzelle niemals ein so schroffer wird, schon deswegen, weil auch hier die letzteren noch am fertigen Schwamm eine Geißel aufweisen können. Ein Unterschied besteht allerdings in der durch die Skeletlosigkeit der *Oscarella* bedingten viel geringeren Ausbildung des Parenchyms. Dies zeigt sich hier schon in der Larve, wo eine viel energischere Einwanderung von Zellen in die innere Masse zu sehen ist (s. Fig. 4), als ich bei *O.* beschrieben habe, namentlich wenn die Larven ungewöhnlich lang herumschwärmen und dann auch ausnahmsweise bereits mit der Bildung kleiner Skeletkörper begonnen wird. Während schon normale Larven sehr frühzeitig die von SCHULZE erwähnte »gürtelförmige Einziehung« zwischen vorderer und hinterer Hälfte zeigen, wird eine solche durch die hier beschriebene verschiedene Ausbildung der beiden Hälften immer mehr ausgesprochen und manchmal zu einer tiefen »Taille«, ähnlich dem von mir bei *Oscarella* als außergewöhnlich abgebildeten Fall, wenn die Larve nicht zum Ansetzen gekommen war (1898 a S. 670 u. Fig. 3). Die extremste Verschiedenheit beider Hälften zeigte sich hier, wenn deren eine bereits in der Larve die für später charakteristischen Einfaltungen und Auswölbungen der Dermalmembran aufwies mit kompakter Zwischenlage, die andre hohle aber dem ga-

stralen noch unveränderten Geißelteil entsprach (Fig. 5). Es wäre, bei der Annahme, daß die Geißelzellenschicht wirklich das Entoderm darstellt und die beim Ansetzen erfolgende Umlagerung eine »Gastrulation« — worüber man aber sehr verschiedener Ansicht sein kann — eine derartige anormale Larve in der Tat als eine »Exogastrula« zu bezeichnen, nach Analogie der von HERBST und andern bei Seeigeln erzielten pathologischen Larven. Es könnte aber — die bekannte Streitfrage bei Spongien — auch hier ebensogut der beim Schwimmen hintere Pol als entodermaler bezeichnet werden und die abgebildete Umwandlung und Einwanderung der Zellen als Ento-mesodermbildung.

Es hängt damit die Frage zusammen, ob man die Verschiedenheit der Pole als von vornherein bestehend und vielleicht schon im

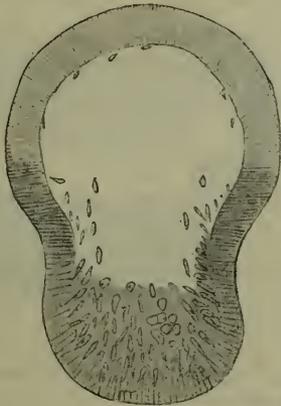


Fig. 4.

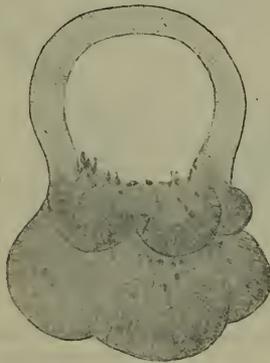


Fig. 5.

Fig. 4. Längsschnitt durch eine Larve des zweiten Tages (nach einem Präparat gezeichnet). Vordere Hälfte aus reinen Geißelzellen, hintere umgeformt.

Fig. 5. Optischer Längsschnitt (nach dem Leben gezeichnet und nach Präparaten einer nicht zum Ansetzen gelangten Larve ergänzt). Gegensatz der zwei Zellschichten verstärkt. »Exogastrula.«

Ei gegeben annehmen will, — dafür spräche die verschiedene Pigmentierung der Larve — oder ob man in ihr eine erst durch den Entwicklungsgang bedingte Differenzierung sieht. Eine Entscheidung hierüber kann bei *Plakina* erst nach genauerer Kenntnis der Furchungsvorgänge, und vielleicht auch durch das Experiment erfolgen. Das Ansetzen selbst geschieht mit dem vordern, pigmentfreieren Pol.

Die Dauer des Larvenlebens ist hier wesentlich länger, als ich bei *Cornacuspongien* beschrieben habe. Dort kann die Metamorphose schon wenige Stunden nach dem Ausschlüpfen erfolgen

und man darf eine kurze Schwärmzeit, ein rasches Ansetzen in der Tat als ein Kriterium der Gesundheit anschauen. Hier aber dauert es meist drei Tage zum Festheften, und man kann während dieser Zeit und auch nachher beim kleinen Schwämmchen sich von der Normalität der Stadien überzeugen. Der Unterschied rührt daher, daß bei den Cornacuspongien die Gewebe in der Larve schon so weit vorzeitig vorgebildet sind mit Spicula, Parenchym- und Deckzellen, daß auf die Gelegenheit zum Ansetzen nur gewartet wird; hier aber ist eine noch fast indifferente Larve vorhanden, die erst eine Anzahl zeiterfordernder innerer Veränderungen durchmacht, ehe sie zum Ansetzen bereit ist. Gleiches scheint auch für die primitiven Kalkschwämme zu gelten, während die Syconen hierin mehr eine Mittelstellung einnehmen, und die Leuconen nach meinen (nicht publi-

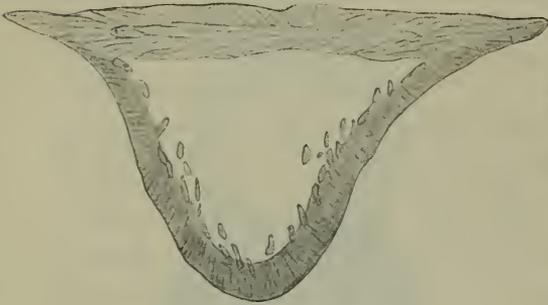


Fig. 6.

Fig. 6. Normale Larve im Ansetzen nach 40 St. Abflachung des vorderen Pols. Ansatzbasis nach oben orientiert.

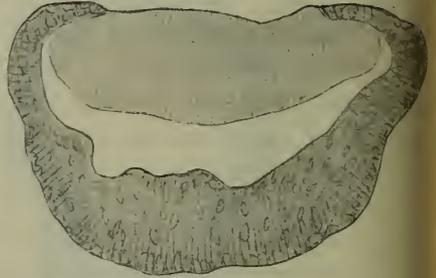


Fig. 7.

Fig. 7. Angesetzte Larve (dritter Tag nach dem Ausschwärmen, nach dem Leben gezeichnet und nach Präparaten ergänzt). Vordere Hälfte umgestülpt, aber fast ohne Hohlraum. Dermallager sich in doppelter Lage einkrümmend und die Ansatzstelle verschließend. Orientierung wie Fig. 6.

zierten) Erfahrungen mit ihren parenchymatös entwickelten Larven sich mehr den Cornacuspongien nähern.

Die schwärmenden Larven suchen, wie schon SCHULZE erwähnt, dunkle Stellen auf, doch ist es mir nicht gelungen, durch Benutzen dieser Eigenschaft das Ansetzen zu begünstigen; ebensowenig konnte ich durch Halten der mütterlichen Schwämme im Dunkeln ein vermehrtes Ausschwärmen von Larven erzielen. Mit dem Ansetzen ist notwendigerweise eine starke Abflachung der Larve verbunden. Vielleicht aus mechanischen Gründen ist diese zunächst an dem der Unterlage zugekehrten, früher hohlen Pol ersichtlich, so daß die Geißelzellen eine flache Platte bilden, auf der die andre Larvenhälfte als stumpfe Pyramide aufsitzt. Solche zuckerhutförmigen Ansatzstadien (Fig. 6), an denen sich die Randzellen amöboid ausbreiten, kommen

häufig zur Beobachtung. Bald aber flacht sich auch die mehr körnige Schicht als Ganzes ab und legt sich vom Rand her einwachsend in doppelter Lage um die Geißelzellenschicht, so daß diese ganz ins Innere gedrängt wird. Damit ist die von andern Spongien bekannte Inversion der Schichten erreicht. Das rote Larvenpigment bietet auf diesen frühen Stadien noch einen Anhaltspunkt zur Beurteilung der Schichten in bezug auf ihre Ableitung von den Larvenhälften, gewissermaßen eine natürliche Markierung. Man sieht in der Profilansicht im optischen Schnitt (Fig. 7) die viel stärker pigmentierten Zellen außen liegen, die andern, fast farblosen Elemente annähernd epithelial im Innern.

Aufsichtsbilder lebenden Materials von oben oder von unten gesehen, sind in dieser Beziehung trotz des Pigments trügerisch; denn sie zeigen grade in der Mitte, scheinbar also im Innern, die stark pigmentierte Masse, außen herum eine farblose Schicht. Letztere aber besteht nur aus den amöboid ausgebreiteten Randzellen, die Masse in der Mitte stellt die eigentliche Larve dar mit beiden Schichten, die nur mit dem schmalen Hohlraum in eine optische Achse zusammenfallen. Dauerpräparate zeigen das richtige Verhältnis auch am Aufsichtsbild (Fig. 8); man sieht innen und der Anheftstelle zu eine epitheliale, um einen schlitzförmigen Hohlraum angeordnete Schicht, und darüber und außen herum eine Masse aus niedrigeren und kubischen Zellen. Noch besser zeigen dies wirkliche Schnitte, die nicht parallel, sondern senkrecht zur Unterlage geführt wurden. Ein einziges Exemplar habe ich grade in diesem frühen Stadium fixiert und geschnitten; leider sind mir die Schnitte beim Nachfärben abgeschwemmt, doch wurde vorher eine Skizze gemacht, die deutlich die Umwachsung der mehr epithelialen Schicht durch die massige zeigt, oder in andrer, von mir nicht anerkannter Terminologie, das »Gastrula« stadium.

Es ist zuzugestehen, daß im vorliegenden Fall noch eher von einer »Gastrula« gesprochen werden könnte, als bei allen übrigen Schwämmen. Das spätere Dermallager liegt hier bei der Larve nicht innen, sondern außen, verbleibt also außen, und das Gastrallager, die ehemals vordere Hälfte der Larve, gerät nach innen, wobei das

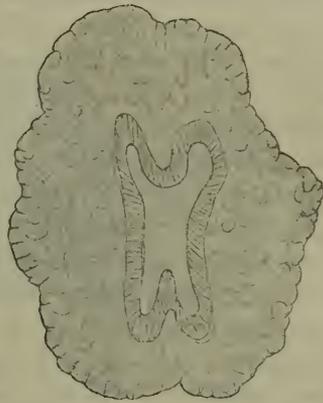


Fig. 8. Aufsichtsbild einer ange-setzten Larve. Vordere (gastrale) Hälfte im Innern, um einen Hohlraum angeordnet. Dermallager außen.

Lumen des Hohlraums, falls ein solcher vorhanden ist, sich von außen ableitet. Ferner sind die zwei Schichten der Larve histologisch nicht so verschieden wie bei der »Amphiblastula« der Syconen, oder gar der »Planula« der Cornacuspongien, sondern untereinander noch ähnlich wie bei *Oscarella*. Es würden darum Anhänger der Gasträdennatur der Spongien die Larve der *Plakina* als Blastula bezeichnen wollen, trotz der histologischen Umwandlungen während des Schwärmens und die körnigen Zellen am Hinterende direkt als Ectoderm, die Geißelzellen am vorderen als Entoderm im Sinne der Metazoenkeimblätter. Dagegen sprechen meiner Ansicht nach die öfters erörterten Gründe (1893, 1898 α , γ), speziell die Übergänge, die sich durch die Schwammgruppen hindurch zwischen solchen körnigen Zellen am Hinterende bis zum Entoderm einer wirklichen Coelenteratenplanula aufstellen lassen; auch ist der Prozeß beim Ansetzen keine einfache Einstülpung, sondern ein wirkliches Herum- und auch Hinein-wachsen der ganzen körnigen Zellschicht, und der von außen »eingestülpte« Hohlraum ist dabei durchaus nicht unerlässlich. In einigen Fällen zeigt er sich nur als virtueller Spalt, die Geißelzellen selbst bilden eine flache Platte; in andern Fällen haben sie sogar ihre epitheliale Lagerung, wie ihre Geißeln verloren und bilden eine kompakte Masse ohne die Spur eines Hohlraums, — dies scheint sogar das häufigste Verhalten in den Zuchten — und nur in wenigen Fällen war ein deutlicher Hohlraum ausgeprägt, der dann mit Unterbrechung (s. u.) in das Hohlraumssystem der Kammern übergang. Da sich bei *Sycon* gezeigt hat, daß der Hohlraum bei der Metamorphose mehr oder minder obliterieren kann, da er ferner noch bei funktionierenden jungen wie bei erwachsenen Syconen durch ungünstige Umstände (Kalkentziehung, Hunger) kollabiert und seine Zellen eine kompakte Masse bilden (MAAS 1904 α , 1906), so wird sein Vorhandensein oder Fehlen auch hier verständlich, wo es sich um nichtfunktionierende »pupale« Stadien (MINCHIN) handelt, und es ist im Sinne des bekannten Ausspruchs von KLEINENBERG weniger auf das »Loch« zu sehen, als auf die begrenzende bzw. ausfüllende Zellschicht. Dies hat aber hier durch die geringen histologischen Unterschiede der beiden Lager, die sich noch dazu in den pupalen Zuständen etwas mehr verwischen, seine besonderen Schwierigkeiten.

Wenn nach dem Festsetzen die gastrale Schicht ins Innere gelangt ist, ob mit oder ohne Hohlraum, so wird ein Verschluß dieses »Blastoporus« dadurch erreicht, daß die dermalen Zellen an der Ansatzbasis von den Seiten her darüber wachsen, und zwar nicht in einfacher Lage, sondern in doppelter Schicht mit zwischenliegenden Parenchymzellen, so wie es einer Umrollung

der ganzen Larve entspricht (s. o. Fig. 7). Wenn dann die beiden Ränder in der Mitte zusammenkommen und verschmelzen, so ist ein einfaches Sackstadium erreicht mit einem flachen Hohlraum, dessen Boden aus Dermalzellen, dessen Decke aber zunächst noch durchaus aus gastralischen Zellen (s. Fig. 9) besteht. Aus einem solchen Stadium ließe sich meiner Ansicht nach die Konfiguration der erwachsenen Kruste, wie sie von SCHULZE so übersichtlich dargestellt wird (1880 Fig. 4), leicht ableiten. Auch die Einheitlichkeit der »Kammerlage« wäre dadurch erklärt. Es fragt sich nur, wie die zwischen den (mit Geißelzellen ausgekleideten) Kammern liegenden Auskleidezellen der ausführenden Hohlräume aufzufassen sind, ob als eine Modifikation der gastralischen Geißelzellen selbst, oder als zwischengewanderte Dermalzellen. (Hier ist allerdings der Unterschied nie so scharf und eigentlich nur ein zeitlicher, da ja die Dermalzellen selbst in der

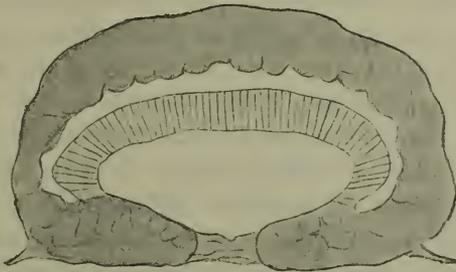


Fig. 9.

Larve aus Geißelzellen entstehen und ihre Geißel zeitlebens behalten.)

Nach allen Bildern scheint es mir, als veränderten sich nicht nachträglich noch diese Gastralzellen durch Abflachung, sondern als wenn die Auskleidung der Gänge von bereits in der Larve hergestellten Dermalzellen herrühre, die zwischen die Gastralzelle, deren Kontinuität durchbrechend und so Kammerräume bildend, sich einschieben, ähnlich wie ich es bei Syconen beschrieben habe (1898, 1900). Es kommt nämlich außer der Randumrollung, noch ehe die Ränder basal zusammengewachsen sind, in so zahlreichen Fällen ein zentraler Vorstoß und Durchbruch der dermalen Zellen nach unten zur Beobachtung (Fig. 10), daß ich dies nicht für ein zufälliges oder abnormales Verhalten, sondern gerade für das typische ansehen möchte, um so mehr, als es sich durchaus auf das von F. E. SCHULZE als erstes nach dem Festsitzen beobachtete Stadium (l. c. Figg. 25 u. 26) beziehen läßt. Es entsteht dann mit vollendeter Umwachsung anstatt eines durchgehenden Hohlraums ein ringförmiger Spalt; auf dem

Sagittalschnitt müssen demnach zwei getrennte Räume erscheinen, ganz wie es auch F. E. SCHULZES Fig. 26 veranschaulicht. Der Unterschied ist nur der, daß ich die basale und die an der zentralen trennenden Säule gelegene Partie von Dermalzellen ausgekleidet finde, gastrale Geißelzellen nur an der Decke, während bei

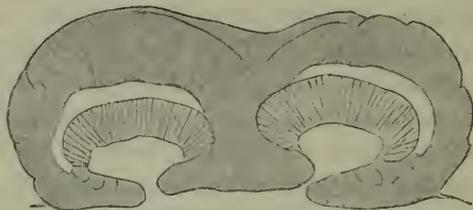


Fig. 10.

SCHULZE der ganze Hohlraum (auch in der andern Fig. 27, wo er durchgehend ist) von einem gleichartigen kubischen Epithel ausgekleidet ist, und SCHULZE dies als entodermalen Mutterboden sowohl für Kammern als ausführende Räume ansieht.

Der erste Unterschied kann tatsächlich begründet sein; denn die Möglichkeit, daß beim Einrollen der Larven auch die basalen Partien des Hohlraums ein gastrales Epithel erhalten, (bei stärkerer Rollung) ist leicht verständlich. Es bestünden demnach von vornherein verschiedene Abstufungen im gastralen Anteil der Hohlraumbegrenzung; der extremste aber wohl seltene wäre der, daß er ganz von Gastralzellen ausgekleidet ist, der zweite, typische, wäre der,

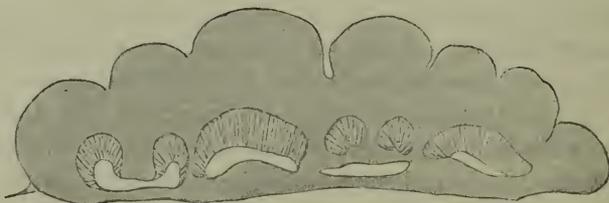


Fig. 11.

Figg. 9, 10, 11. Schematisierte Bilder des Anheftungsprozesses. (Gastrallager gestrichelt. Dermallager grau). Orientierung der Ansatzbasis umgekehrt wie in Figg. 6—7.

daß die Decke aus gastralen, der Boden aus dermalen Zellen besteht (s. Fig. 9), der dritte, häufigste, daß auch in der Decke sich ein dermaler Anteil als zentraler Durchbruch geltend macht (ringförmiger Gastralraum) (Fig. 10) und der vierte, davon ableitbare, daß solche Durchbrüche immer häufiger werden, namentlich beim Obli-

terieren des Hohlraums und dann ein Neben- und Durcheinander von dermalen und gastraln Flecken zustande kommt (Fig. 11). Die vier Fälle könnten auch als zeitliche Verschiebungen aufgefaßt werden vom ortho- zum cänogenetischen, indem bei solch dermalen Unterbrechungen ein späterer Zustand verfrüht erreicht wird. Schon deshalb, noch mehr aber, weil sich ja, wie wiederholt betont, die dermalen Zellen hier von den gleichen Elementen wie die gastraln, nämlich den Geißelzellen der Larve, allerdings indirekt, ableiten, erscheinen diese Fälle nur als Übergangsstufen.

Der zweite Unterschied gegenüber F. E. SCHULZE besteht in der embryologischen Wertung der Schichten, da er die gastraln Zellen als »Entoderm« aus der inneren Masse der Larve herleitete. Was ich früher nur nach Analogien vermutete (1893 S. 424), nämlich, daß diese gastraln Zellen von den äußeren Geißelzellen der Larve herkommen, glaube ich in vorstehendem auch tatsächlich gezeigt zu haben durch die Beobachtung der im Ansetzen selbst begriffenen Stadien, und somit fügt sich *Plakina* durchaus in den durch *Sycandra* und die Cornacuspongien einerseits, durch Asconen und *Oscarella* anderseits gegebenen Rahmen.

Dies gilt erst recht bezüglich der dermalen Schicht und ihrer Beziehung zum Parenchym. Wie schon aus dem histologischen Umwandlungsprozeß im Larvenleben ersichtlich ist, besteht keine prinzipielle Sonderung zwischen sich abflachenden Zellen der Oberfläche und solchen, die in die Tiefe wandern. Dieses enge Verhältnis dauert auch noch in den jungen angesetzten Stadien fort, so daß ich eine Scheidung eines besonderen Epithels von einer mesodermalen Zellmasse nicht erkennen kann. Noch weniger kann diese mesodermale Lage ihrer Abstammung oder ihrem Aussehen nach zur gastraln Auskleidung in genetische Beziehung gebracht werden. Im Larvenleben ist der Einwanderungsprozeß dieser Zellen auf die eine Hälfte beschränkt, die andre mit den hohen Geißelzellen ist davon ausgeschlossen, und dieses Einwandern kann auch nach dem Ansetzen von der Dermalseite aus noch beobachtet werden, so daß ich, wie früher nur von zwei Embryonalschichten, der dermal-mesodermalen und der gastraln reden möchte und so auch die SCHULZESCHE Figur 27 deute.

Die nächstfolgenden Stadien, die SCHULZE untersuchen konnte, »waren schon mit einer Anzahl ausgebildeter Geißelkammern versehen, welche sämtlich in der oberen Wand der einem flachen Sack gleichenden Kruste lagen und annähernd in konzentrischen Kreiszonen angeordnet waren«. Da vorher die Gastralzellen nur eine einzige Lage gebildet haben, so ist hier, wie ersichtlich, eine zeit-

liche Lücke, zu deren Ausfüllung ich einiges mitteilen möchte. Die SCHULZESchen Beschreibung dieses späteren Stadiums selbst ist aber äußerst treffend und berücksichtigt alle wesentlichen Züge. Namentlich möchte ich aus der oben zitierten Bemerkung hervorheben, daß die Geißelzellen in der oberen Wand der Kruste lagen; dies erscheint mir als ein weiterer Beweis dafür, daß, wie ich oben erwähnt, nur die Decke des Hohlraums das gastrale Lager darstellt. Ferner scheint mir die konzentrische Anordnung der ersten Kammern wichtig und auf einen Anschluß an das Stadium mit ringförmigem Spalt hinzuweisen.

An Aufsichtspräparaten dünner Krusten ist zu sehen, wie sich die Geißelzellen mit ihren lebhafter gefärbten Kernen nesterweise um die spaltförmige Lücke gruppieren. An Schnitten ist es mir bis jetzt jedoch niemals gelungen, den Hohlraum der Kammern aus dem größeren Hohlraum sich abfaltend und mit diesem in Kommunikation stehend nachzuweisen; diese Stadien zeigen überhaupt in meinen Präparaten keinen größeren Hohlraum mehr, sondern nur die erwähnten Anhäufungen der Geißelzellen. Ich leite dies Verhalten aus einem Fortschreiten des oben erwähnten Prozesses ab, bei dem dermale Zellbalken den Hohlraum zerteilten (Figg. 10 u. 11), so daß er schließlich überhaupt nicht als solcher, sondern nur als virtueller Spalt und in den Lücken innerhalb der Geißelzellenanhäufungen vorhanden ist, die dann Einzelkammern darstellen. Die ausführenden Gänge entstehen dann sekundär als Spalten zwischen den trennenden Dermalzellen, gewissermaßen durch ein Wiederwegsamwerden eines vorher bestandenen, dann zeitweilig kollabierten Raumes.

Es mag sein, daß dies ein atypisches Verhalten ist, und daß normalerweise der Hohlraum weit und wegsam erhalten bleibt bis zur Kammerbildung. Keinesfalls aber ist dies zur Erreichung des funktionierenden Endstadiums notwendig; es ist auch hierin ein Parallelverhalten zur *Sycon*-entwicklung gegeben, wo der zentrale Hohlraum ebenfalls zeitweilig unterdrückt sein kann, ohne daß dadurch die Ausbildung der späteren funktionierenden Schwammröhre gestört wird, und eine Analogie zu den *Cornacuspongien*, wo ja die Einzelausbildung der Kammern die Regel ist.

Während der gleichen Zeit geht die Weiterbildung der dermalen Schicht vor sich, nicht nur histologisch, indem an der ganzen Peripherie, auch an der basalen Doppelplatte zahlreiche Zellen in das Parenchym gerückt sind, sondern auch morphologisch, indem sich zahlreiche Faltenbildungen auf der oberen Seite einstellen mit dazwischen liegenden, zuerst seichten, dann immer tieferen Rinnen. Man könnte zunächst daran denken, diese seien hervorgebracht durch

eine Faltung des Gastralraums als Vorbereitung zur Kammerbildung, wobei die dermale Seite des Schlauches den gastraln Faltungen passiv folgen würde. Die Präparate zeigen jedoch, daß die äußere Faltung von der Ausbildung des Gastralraums gänzlich unabhängig ist, und auch dann vor sich geht, wenn innen überhaupt kein Hohlraum, sondern eine kompakte Masse mit den erwähnten gastraln Anhäufungen zu sehen ist. Die dermale Faltung, die der späteren oberflächlichen Lappung und Zackung der Kruste entspricht, kann also der Entwicklung des Gastralsystems sogar vorausgehen und die sich bildenden Kammern müssen sich zu mehreren in solche Lappen hineinschieben.

Die Auskleidung der Oberfläche und der sich hereinsenkenden Falträume geschieht durch kubische, teilweise sogar noch flachere Zellen. Jetzt läßt sich auch ein gewisser Unterschied zwischen diesen als Epithel und der inneren Masse erkennen, weil darin mehr Zwischensubstanz entwickelt ist, und darum deren Zellen von der Oberfläche ab- und auseinander rücken. Außer einigen zerstreuten Elementen, die ich als Archaeocyten ansprechen möchte, erweisen sie sich in der Mehrzahl jetzt als Spikulabildner. In den meisten von ihnen sind kleine, aber durch starke Lichtbrechung ausgezeichnete Konkreme wahrzunehmen, die teilweise schon auf sehr frühem Stadium sich als vierstrahlig erweisen. Das Größenwachstum der Nadeln muß zunächst sehr langsam erfolgen; denn man sieht noch auf späteren Stadien mit Kammeranhäufungen trotz zahlreicher Konkreme, nur wenig größere über die Zellen herausragende Nadeln. Im Vergleich zum rapiden Bildungsprozeß bei jungen Kalkschwämmchen (s. MAAS 1898 β , 1900, 1904) ist dies doppelt auffällig. Es kann dies nicht an einer geringeren Ausbildung der Skeletsubstanz überhaupt liegen; denn auch hier sind die kleinen Krusten später von einem dichten Nadelpelz umstarrt, der im Verhältnis zum Weichkörper ein großes Volum darstellt. Es muß der Unterschied vielmehr in einer prinzipiell andern Bildungsweise begründet sein, so daß hier niemals von einem »kristallartigen Anschließen« wie dort die Rede sein könnte. Darauf wie auf Einzelheiten der Bildung gedenke ich noch im Zusammenhang mit anderm Material einzugehen.

Für die Entstehung der Poren und Osculum, überhaupt die späteren Stadien, die den Anschluß an die erwachsene Kruste vermitteln, verweise ich auf die bekannte Darstellung F. E. SCHULZES und seine Bilder 28 und 29.

Ausgedehnte theoretische Erörterungen möchte ich, trotzdem ich mich durch weiteres Tatsachenmaterial in andrer Lage befinde als die eingangs erwähnten belgischen Zoologen, dennoch an dieser

Stelle vermeiden. Ich möchte nur betonen, daß ich die beiden langandauernden Etappen, die bei allen Spongien so markant hervortreten, nämlich a) die zweiblättrige, unter Umständen der Coelenteraten-Planula vergleichbare Larve und b) den daraus durch eventuelle Umkehr hervorgehenden zweiblättrigen Sack des jungen angesetzten Spongienkörpers für bedeutungsvoller halte, als die wechselnde Art, wie sie bei den einzelnen Spongiengruppen zustande kommen. »Die Endprodukte« — und als solche kann man doch in einem relativen Sinn diese beiden eine zeitlang dauernden Stadien bezeichnen, zumal das zweite — »sind konstanter als die Art ihrer Herstellung«. Bei letzterer spielen biologische Ursachen mit, der Zeitpunkt bis zu dem die Larve im mütterlichen Körper zurückbehalten wird, die dementsprechende Dauer des Larvenlebens, und ferner die histologische Höhe, die demnach beim Ansetzen erreicht ist.

Im einfachsten Fall, wenn die Larve sehr früh von der Mutter entlassen wird, besteht sie fast aus reinen Geißel- (Fortbewegungs-)zellen, und auf deren Kosten müssen sich dann die übrigen Elemente bilden; im andern Fall werden von den indifferenten Furchungszellen noch vorher Deck- und Spiculazellen geliefert, so daß die Geißelzellen rein für die gastrale Auskleidung übrig bleiben. Daß dies nur zwei verschieden abgestufte Möglichkeiten und nicht einmal Extreme sind, zeigt u. a. die Knospentwicklung der *Tethya*, wie ich früher erörtert habe (1901 β). Hier wird der Propagationskörper passiv weitertransportiert; demzufolge entstehen zunächst überhaupt keine Geißelzellen, sondern nur Dermal- und Spiculazellen mit ihren Ausscheidungen, und erst lange nach deren Differenzierung und Ordnung erscheinen die Geißelzellen der Kammern auf Kosten der noch verbliebenen indifferenten Elemente. Auch *Spongilla* ist in dieser Beziehung lehrreich, wo die Geißelzellen der Larve verhältnismäßig gering entwickelt sind, und wo nach EVANS (1899) noch nachträglich für die Kammern ein Zuschuß auf Kosten der indifferenten Elemente dazu kommen kann.

Es ist aus allgemein theoretischen Gründen naheliegend, aber durchaus nicht gesichert, die einfachere Larvenform, die gerade bei primitiven Schwammtypen erscheint, die reine Blastosphäre mit wenigen Archaeocyten, als ursprünglicher anzusehen; aber damit ist noch lange nicht gesagt, daß sie einer freibeweglichen Vorfahrenform entspräche. Zur Entscheidung darüber, ob nicht schon der Protozoenvorfahr der Spongien sessil gewesen sei, dazu fehlt meiner Ansicht nach jeder tatsächliche Anhaltspunkt. Wir kämen damit auf die rein theoretische Frage, ob die Geißelzelle oder die Archaeocyte, bei höheren Tieren der Organismus (die Henne) oder das Ei zuerst da war.

Literatur.

1880. F. E. SCHULZE, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. IX. Mitteilung. Die Plakiniden. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 34. S. 407—451. Taf. 20—22.
1881. — Dasselbe. X. Mitteilung. *Corticium candelabrum*. Ebenda. Bd. 35. S. 410—430. Taf. 22.
1886. C. HEIDER, Zur Metamorphose der *Oscarella lobularis*. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 6. S. 175—236. Taf. 19—21.
1893. O. MAAS, Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacspongien. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 7. S. 331—448. Taf. 19—23.
1896. E. A. MINCHIN, Note on the larva and the postlarval development of *Leucosolenia variabilis* with remarks on the development of other Ascoidae. Proc. Roy. Soc. Vol. 60. p. 42—52. 7 fig.
1897. — The Position of Sponges in the Animal Kingdom. Science Progress. N. s. 1. p. 34.
1898. Y. DELAGE, Sur la place des Spongiaires dans la classification. Compt. Rend. Ac. Paris. T. 126. Nr. 7.
1898. — Les larves des Spongiaires et l'homologisation des feuillets. Ibid. Nr. 10. Nebst Entgegnung von:
1898. E. PERRIER, mit gleichlautenden Titeln. Ibid. Nr. 8 u. Nr. 11.
- 1898 α . O. MAAS, Die Keimblätter der Spongien und die Metamorphose von *Oscarella (Halisarca)*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 63. S. 665—679. Taf. 41.
- 1898 β . — Über die Ausbildung des Kanalsystems und Kalkskelets bei jungen Syconen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Bd. 8. S. 132—40. 4 fig.
- 1898 γ . — Die Entwicklung der Spongien. Eine Zusammenstellung der Tatsachen und Folgerungen auf Grund neuerer Arbeiten. Zool. Zentralbl. V. S. 1—19. 12 fig.
1898. Discussion on the Position of Sponges in the Animal Kingdom by DELAGE, MINCHIN, VOSMAER, SAVILLE KENT and F. E. SCHULZE. Proc. Intern. Congr. Zool. Cambridge. p. 57—68.
1899. R. EVANS, The structure and metamorphosis of the larva of *Spongilla lacustris*. Quart. Journ. Micr. Sc. (N. s.) Vol. 42. p. 363—476. Tab. 35—41.
1900. O. MAAS, Die Weiterentwicklung der Syconen nach der Metamorphose. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 67. S. 215—240. Taf. 9—12.
1900. E. A. MINCHIN, The Porifera in: Treatise on Zoology. London. Cap. III. 178 p. 97 fig.
- 1901 α . O. MAAS, Über Entstehung und Wachstum der Kieselgebilde bei Spongien. Sitzungsber. k. Bayr. Akad. Wiss. München. Bd. 30. S. 553—569. Taf. 5.
- 1901 β . — Die Knospententwicklung der *Tethya* und ihr Vergleich mit der geschlechtlichen Fortpflanzung der Schwämme. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 70. S. 263—288. Taf. 13 u. 14.
1902. A. LAMEERE, De l'origine des Eponges. Bull. Soc. Malacol. Belgique. T. 36. p. 6—8.
- 1904 α . O. MAAS, Über die Wirkung der Kalkentziehung auf die Entwicklung der Kalkschwämme. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München. Bd. 20. S. 4—21. 9 fig.
- 1904 β . — Über den Aufbau des Kalkskelets der Spongien in normalem und CaCO_3 -freiem Seewasser. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Bd. 14. S. 190—200.

1906. E. HAMMER, Über *Sycandra raphanus* H. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Bd. 16. S. 269—272.
1906. O. MAAS, Über die Einwirkung carbonatfreier und kalkfreier Salzlösungen auf erwachsene Kalkschwämme und auf Entwicklungsstadien derselben. Arch. Entwicklungsmechanik. Bd. 22. S. 581—599.
1907. — Über die Wirkung des Hungers und der Kalkentziehung bei Kalkschwämmen und andern kalkausscheidenden Organismen. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München. Bd. 23. S. 82—89.
1907. H. V. WILSON, A new Method by which Sponges may artificially be reared. Science (2). Vol. 25. p. 912—915.
1907. A. KEMNA, Les Caractères et l'emplacement des Spongiaires. Ann. Soc. Zool. Malac. Belg. T. 42. p. 72—79. fig.
1907. Discussion par W. J. SOLLAS, Y. DELAGE, O. MAAS, G. C. J. VOSMAER, E. VAN BENEDEN, H. SCHOUTEDEN. Ibid. p. 129—147.
1907. A. GIARD, La Gastrula et les feuilles blastodermiques des Eponges. Ibid. p. 199—202.
- 1907³. A. KEMNA, Réponse à la Note de M. GIARD sur la position systématique des Spongiaires. Ibid. p. 228—230.
1908. A. LAMEERE, Eponge et Polype. Ibid. T. 43. p. 107—124.

Vortrag des Herrn H. LOHMANN (Kiel):

Die Gehäuse und Gallertblasen der Appendicularien und ihre Bedeutung für die Erforschung des Lebens im Meer.

Mit 6 Figuren.

Beobachtet man in einem größeren Glashafen frisch gefangene Appendicularien, so wird man über die eigenartige und, wie es scheint, zwecklose Bewegungsart der Mehrzahl derselben sehr erstaunen, da sie aus einem steten Wechsel zwischen einem gewalt-samen Durchschwimmen des Wassers mittels energischer Schwanz-schläge und einem passiven Niedersinken der Tiere besteht. Der unmittelbare Eindruck ist der, daß die Tiere sich in konvulsivischen Ruderschlägen erschöpfen und während der Erholungszeit bei gänzlicher Ruhe des nachschleppenden Schwanzes niedersinken. Der einzige, erkennbare Erfolg der offenbar erhebliche Anstrengungen verlangenden Bewegung ist, daß das Tier in der mannigfachsten Richtung sein Wohngebiet durchkreuzt und also stets neue Wasserteile durchmißt. Daher könnte die Bedeutung der Bewegung darin gesucht werden, daß das Tier, das ja mit dem Munde Atemwasser und die im Wasser suspendierte Nahrung aufnimmt, fortwährend neues, noch nicht ausgenutztes Wasser zugeführt erhält, wenn nicht der Ruderschwanz sich während des Sinkens sowohl wie auch während des Fortschnellens der Bauchfläche des Rumpfes eng anlegt und dadurch die Ausfüh-rungsgänge der Kiemenhöhle bedeckt, so daß die Zirkulation des Atemwassers direkt gehemmt wird. Auch würde zweifellos eine

gleichmäßige und ruhige, aber ununterbrochene Fortbewegung diesen Dienst weit besser versehen als dieser stete Wechsel zwischen passivem Sinken und konvulsivischem Fortschnellen.

Diese Bewegungsart ist den meisten Oikopleuren eigen, die gewöhnlich in den Netzfängen die überwiegende Zahl der Appendicularien bilden. Andere Copelaten, besonders die Fritillarien, halten sich während der Schwanzruhe fast im Wasser schwebend, wobei ihr breiter, in charakteristischer Weise gekrümmt gehaltener Schwanz von wesentlicher Bedeutung ist. Diese Art der Bewegung erscheint daher schon weniger rätselhaft; die Tiere nutzen offenbar während der Ruhe eine Wasserstelle aus und suchen dann schwimmend eine andere auf.

Zwischen beiden Bewegungsarten aber finden sich alle Übergänge, je nachdem die Art und das einzelne Individuum schneller oder langsamer sinkt. Ein prinzipieller Unterschied besteht zwischen ihnen nicht.

Läßt man nun den Fang einige Zeit an einem kühlen, schattigen Platze stehen und beobachtet nach mehreren Stunden wiederum das Verhalten der Appendicularien, so wird man in der Regel bei einigen derselben, einerlei ob es Oikopleuren oder Fritillarien sind, eine fundamental andere Bewegungsart wahrnehmen, die durch die Ruhe und Gleichmäßigkeit der Schwanztätigkeit ausgezeichnet ist und bei der der Schwanz der Bauchfläche des Rumpfes nicht aufliegt, so daß das Wasser ungehindert die Kiemengänge verlassen kann. Charakteristisch für sie ist ferner die ruhige Haltung des ganzen Tieres, dessen Schwanz schräg nach vorn und abwärts gerichtet ist. Dabei bleibt das Tier entweder, wie bei den Fritillarien, am gleichen Orte stehen oder gleitet, wie meist bei den Oikopleuren, mehr oder weniger schnell in engeren oder weiteren Spirallinien durch das Wasser hin. Eine genauere Beobachtung läßt erkennen, daß alle Tiere, die in dieser Bewegungsart sich befinden, eine gallertige, glasklare und darum oft nur schwer sichtbare Ausscheidung mit sich führen, die den übrigen Appendicularien fehlt, und entweder das ganze Tier samt Schwanz umhüllt (Fig. 2 Nr. 3) oder aber eine große Blase bildet, an der das Tier mit seiner Mundöffnung hängt (Fig. 2 Nr. 2 a). Diese Gallertbildungen enthalten als wichtigsten Bestandteil einen komplizierten, aus Fibrillen und feinen Membranen gebildeten Fangapparat für kleinste Nahrungsorganismen und die Undulationen des Schwanzes haben zunächst nur die Aufgabe, fortgesetzt Wasser durch diesen Fangapparat hindurch zu treiben. Daraus erklärt sich seine eigenartige, undulierende Bewegung, die den Rumpf völlig unbewegt läßt und nur den Effekt hat, Wasser von der Schwanzwurzel her

nach der Schwanzspitze hin und weiter nach vorn zu treiben. Nur bei den Oikopleuren kommen noch besondere Einrichtungen hinzu, die dem Tier gestatten, die gleichen Undulationen auch zur Fortbewegung der ganzen Gallertmasse auszunutzen.

MERTENS¹, der 1831 zuerst diese merkwürdigen Bildungen beobachtete, nannte dieselben »Gehäuse«. Wir wollen diese Bezeichnung nur für die das ganze Tier umhüllenden Gallertmassen gebrauchen und die das Tier selbst freilassenden Bildungen als »Gallertblasen« bezeichnen.

Beide Bildungen sind in doppelter Hinsicht von besonderer Bedeutung. Einmal führen sie uns die kompliziertesten Cuticularbildungen vor, die im Tierreiche bisher bekannt geworden sind; dann aber bilden sie zugleich die vollkommensten und schonendsten Fangapparate für die kleinsten Planktonorganismen, so daß ihr Inhalt den besten Prüfstein für die Verwertbarkeit unserer künstlichen Fangapparate bildet und uns einen sehr wertvollen Aufschluß über den Gehalt des Meerwassers an geformter Nahrung liefert.

Um das erstere zu beweisen, mag hier eine Schilderung des Baues und der Funktion dieser Cuticularbildungen genügen, da es viel zu weit führen würde, auf die Ausscheidung, Anlage und Entfaltung näher einzugehen, so interessant auch gerade diese Vorgänge sind, die uns zeigen, was der Organismus auf rein mechanischem Wege zu leisten vermag und wie exakt völlig getrennt angelegte Cuticulateile sich zu einem einheitlich funktionierenden komplizierten Bau zusammenfügen.

Nach MERTENS' sehr lebendiger Schilderung sind die Gehäuse wiederholt gesehen und von EISEN², FOL³ und mir⁴ eingehend untersucht.

Die Form der Gehäuse (Fig. 2) ist meist kugelig; ihre Substanz ist wasserklar, und daher erkennt man sie nur schwer, bevor man auf sie aufmerksam geworden ist. Gewöhnlich sieht man zunächst nur das Tier, dessen eigentümliche ruhige Bewegung sehr gegen das unruhige Emporschnellen und Niedersinken der Mehrzahl der Appendicularien absticht. Bei genauerem Zusehen bemerkt man dann aber in einiger Entfernung vor dem Munde des Tieres einen milchig getrübbten Schleier, der pulsierende Bewegungen synchron mit der Tätigkeit des Schwanzes auszuführen pflegt: das ist der Fangapparat;

¹ Mém. Acad. St. Pétersbourg, 6. sér., Tome I. 1831.

² Svenska Akad. Handlingar. Vol. 12. 1873.

³ Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, Tome 21. 1872.

⁴ Schrift. Naturw. Verein Schleswig-Holstein, Bd. 11, Heft 2, 1899.

und schließlich nimmt man auch die Konturen des gewöhnlich leicht und schnell das Wasser durchschneidenden Gehäuses wahr. Die größten Gehäuse haben RÖMER und SCHAUDINN bei Spitzbergen beobachtet, wo nach einer brieflichen Mitteilung SCHAUDINNS faustgroße Gehäuse zahlreich im Wasser trieben. Nach dem gleichzeitig gefischten Appendicularienmaterial müssen dieselben der großen arktischen *Oikopleura vanhoeffeni* Lohm. angehört haben, deren Rumpf 7 mm lang wird. Die Gehäuse müssen mindestens einen Durchmesser von 100 mm besessen haben. Die von MERTENS in der Behringstraße beobachteten Gehäuse messen nach den Abbildungen nur 50 mm im Durchmesser. Im Mittelmeer und in den tropischen Gebieten aller Ozeane kommen dann Gehäuse von 35 und von 17 mm größter Länge vor, die von *Kowalevskia tenuis* Fol und *Oikopleura albicans* Leuk. herrühren. Die Mehrzahl der Gehäuse aber ist erheblich kleiner, schon deshalb, weil die geschlechtsreifen Individuen gewöhnlich weit seltener sind als die jugendlichen Individuen von nur geringer Körpergröße, aber auch weil die häufigsten Arten, wie *Oikopleura longicauda*, *fusiformis*, *dioica*, *rufescens* nur selten mehr als 1 mm Rumpflänge erreichen. So hat die in der Ostsee und Nordsee, aber auch in allen Küstengebieten gemäßiger und warmer Meere sehr häufige *Oikopleura dioica* nur Gehäuse von 5 mm Durchmesser. Am kleinsten ist das Gehäuse von *Appendicularia sicula*, das nur eine Größe von 2,5 mm erreicht. Doch kommen auch bei den größten Arten sehr kleine Gehäuse vor, da schon ganz junge Tiere ohne Keimdrüsenpakete Gehäuse bilden, die natürlich entsprechend kleiner als die der ausgewachsenen Individuen sind.

Die Gehäuse sind äußerst empfindlich, und eine Konservierung, die Gestalt und Bau noch nachträglich feststellen ließe, ist bisher nicht gelungen. Aus dem Wasser herausgenommen, fallen sie vollständig in sich zusammen, und sobald man sie mit einer Nadel berührt, klebt die Gallertmasse an dieser fest und ist dann ohne gänzliche Verzerrung des ganzen Gehäuses zu einer formlosen Masse nicht wieder von ihr zu trennen. Nur mit völlig sauberen, glatten und am freien Ende abgerundeten Glasfäden lassen sie sich ohne Gefahr berühren, umwenden, abtasten und sogar sondieren. Kleinere Gehäuse kann man ferner mit Glasröhren aus dem Wasser herausheben und direkt in Alkohol oder Formol übertragen; es gelingt dann ab und zu, den Fangapparat und die allgemeine Form kenntlich zu erhalten. Zur Untersuchung ist es jedoch durchaus nötig, frisches Material zu verwenden und vor allem bei Lupenvergrößerung noch von den Tieren bewohnte Gehäuse zu studieren, nachdem man fein pulverisiertes Karmin dem Wasser zugesetzt hat. Die leeren, von den Tieren

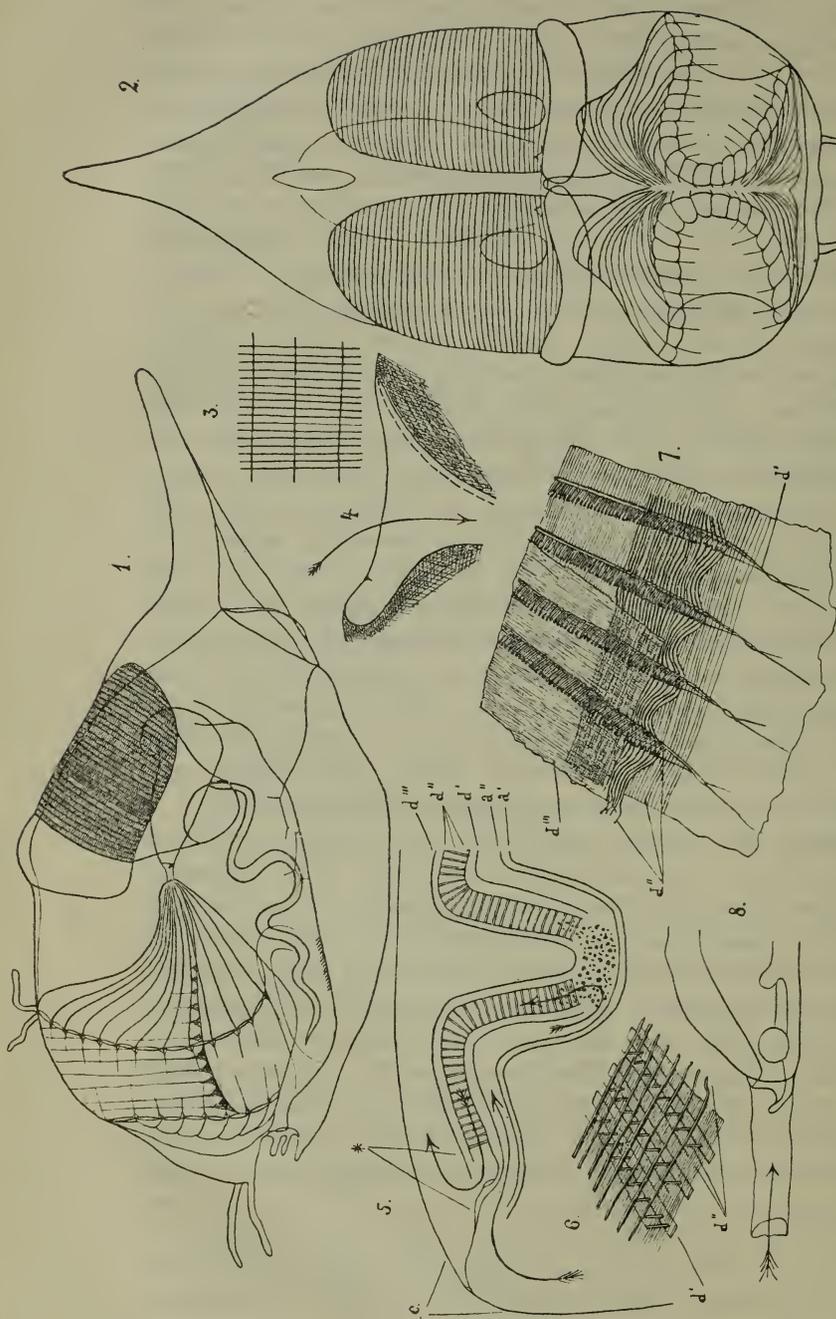


Fig. 1. Gehäuse von *Oikopleura albicans* Leuck.: Nr. 1, Seitenansicht mit Tier; Nr. 2, Rückenansicht ohne Tier; Nr. 3, Das Gitterwerk der Einstömungsöffnungen; Nr. 4, Idealer Längsschnitt durch einen der Einstömungstrichter während des Wassereintretes in das Gehäuse; die unterbrochene Linie kennzeichnet die beim Rückstau in Wirksamkeit tretende Verschlussmembran; Nr. 5, Idealer Querschnitt durch den Fangapparat; die Pfeile bezeichnen den Weg des Wassers; unter dem Eingange zur ventralen Abschnit liegt der Fang; d' , Reuse; d'' , dorsale, d''' , dorsale, a'' und a' , ventrale Wand des Fangapparates; c , dorsale und laterale Gehäusewand; Nr. 6, Stück der Reuse in einer Gehäuseanlage; Nr. 7, Flächenansicht des Fangapparates aus einer fast fertigen Gehäuseanlage; Nr. 8, Ansatz des Mundrohres an den Mund des Tieres.

verlassenen Gehäuse dienen zum Studium der verschiedenen Hohlräume, die durch Injektion mit verschiedenen gefärbten Flüssigkeiten nach Lage, Umfang und Kommunikation untersucht werden. Endlich läßt sich die feinere Struktur der einzelnen Gehäuseteile an den vorzeitig abgesprengten, noch unausgebildeten Gehäuseanlagen, in denen die einzelnen Bauelemente noch derbere Konsistenz haben und näher zusammenliegen, am besten feststellen.

Auf solche Weise ergibt sich für die im Mittelmeer häufige und relativ große *Oikopleura albicans* folgender Gehäusebau (Fig. 1; Fig. 2 Nr. 3). Das Gehäuse hat Eiform, trägt aber an dem spitzen, bei der Bewegung vorangehenden Pol eine lange, leicht aufwärts gebogene, vorn stumpf gerundete Spitze. Am hinteren Pol entspringen zwei nachschleifende Schleppfäden mit mehreren orangefarbenen Klumpen. Die ganze vordere Hälfte des Gehäuses ist dickwandig, ebenso die Fläche des hinteren Poles und die ganze untere Partie. Dagegen wird die hintere Hälfte im Rücken und an den Seiten nur von einer ganz zarten Membran umwandet, und ist daher erheblicher Volumänderung fähig. In dieser Partie ist der Fangapparat ausgespannt, der die Form zweier halbkreisförmiger Flügel hat, die in der Medianlinie des Gehäuses vertikal nebeneinander stehen, mit ihren vorderen und hinteren Teilen aber lateral und ventral herabgebogen und jederseits einander entgegengekrümmt sind. Über die Fläche des Fangapparates verlaufen regelmäßig angeordnete Linien, die in dem mittleren, vertikalen Teile von oben nach unten und einander parallel verlaufen, vorn und hinten dagegen vom oberen Rande aus konvergierend der Medianlinie zulaufen. Vorn setzt sich an den medianen Abschnitt des aus ganz zarten Membranen gebildeten und einen Hohlraum umschließenden Fangapparates ein zartwandiges Rohr an, das an der Mundöffnung des Tieres so befestigt ist (Fig. 1 Nr. 8), daß die Unterlippe in das Lumen vorspringt und das Rohr rings den Mund umfaßt. Auf der vorderen Rückenfläche hinter der Wurzel des Schnabels ist die hier sehr dicke Gehäusewand von zwei großen, symmetrisch gelegenen Öffnungen durchbrochen, die trichterförmig nach innen sich verengernd, zu zwei kleinen ovalen Öffnungen führen. Die weiten äußeren Öffnungen sind von einem aus rechtwinklig sich kreuzenden Fibrillen gebildetem, äußerst regelmäßigem Gitterwerk bedeckt und werden daher Gitterfenster genannt. Durch sie tritt das Wasser von außen in das Gehäuse ein, wobei alle größeren Organismen und Detritusteile zurückgehalten und bei der Fahrt des Gehäuses vom Gitter fort nach hinten gespült werden, wo ein vorspringender Querwulst am Hinterrande eines jeden Fensters verhindert, daß diese Rückstände auf die Hinterfläche des Gehäuses treiben.

Zwischen den inneren Öffnungen der Einflußtrichter liegt der Rumpf des Tieres, das an dem Mundrohr und einer feinen, unterhalb des Mundrohres horizontal ausgespannten Membran aufgehängt ist. Vor und unter dem Rumpfe ragt von der ventralen Gehäusewand ein schräg nach vorn gerichtetes Septum bis zur halben Höhe des Gehäuselumens auf, das einen vorderen, unter dem Schnabel gelegenen Raum abtrennt. Außerdem setzt sich die feine horizontale Membran unter dem Mundrohre seitlich bis zur Gehäusewand, hinten bis zum unteren Rand des Fangapparates fort, und indem auch die Seitenränder des Fangapparates sich überall der Gehäusewand ansetzen, entsteht eine Gliederung des ganzen Gehäuselumens in vier Hauptkammern und zwei Nebenkammern: dorsal vom Fangapparat die Dorsalkammer, ventral von ihm die Ventralkammer; vor dem Fangapparat, hinter dem Septum und unter den Gitterfenstern die Rumpfkammer und vor dem Septum die Fluchtkammer. Die Ventralkammer setzt sich endlich jederseits lateral und dorsal zwischen den Flügeln des Fangapparates in eine Nebenkammer, die Zwischenflügelkammer, fort.

Beobachtet man nun nach dieser Orientierung ein Tier, das in karminhaltigem Wasser mit seinem Gehäuse umherfährt, so sieht man deutlich, wie ein lebhafter Wasserstrom durch die großen dorsalen Gitterfenster in die Einflußtrichter strömt und unterhalb des Rumpfes direkt in die Ventral- oder Schwanzkammer eintritt. Hier schwingt der Schwanz und treibt durch seine Undulationen das Wasser mit Gewalt der Schwanzspitze zu in das hintere Ende der Schwanzkammer hinein. Dadurch wird es in die mit derselben kommunizierenden Zwischenflügelkammern gepreßt und tritt nun am Rand der Flügel des Fangapparates in den Hohlraum desselben ein, dessen untere mediane Partie sich infolgedessen schnell mit Karminpartikelchen füllt und tiefrot färbt. Von Zeit zu Zeit schlürft das Tier diese roten Massen durch das Mundrohr in die Kiemenhöhle auf, so daß bald auch die Speiseröhre rot gefärbt wird. Hält die Tätigkeit des Schwanzes an, so öffnet sich unterhalb der Schleppfäden am hinteren Gehäusepol eine Papille, und es spritzt das Wasser mit Gewalt zu der Öffnung heraus und treibt das Gehäuse schnell durch das Wasser. Die Intensität des austretenden Stromes hängt ganz von der Tätigkeit des Schwanzes ab; je kräftiger und zahlreicher die Undulationen, um so größer ist die aspirierende und die stoßende Wirkung des Ruderschwanzes, um so intensiver also auch der Einstrom und der Ausstrom. Wird der Strom sehr lebhaft, so überschlägt sich das Gehäuse fortwährend in ganz kurzen Spiralen, indem über den Gitterfenstern, deren Gitter vom Strom tief einge-

zogen werden, ein Strudel entsteht; wird der Strom schwächer, so beschreibt das Gehäuse immer flachere und weitere Spiralen, bis die Bewegung schließlich fast gradlinig wird. Je ein Buckel an der Seitenwand der Schwanzkammer und eine feine Querriefelung am Boden derselben ermöglichen der Appendicularie, die Schwanzspitze fest aufzustemmen und vollständig median einzustellen oder aber auch mehr nach rechts oder links zu verschieben. Dadurch wird das Fahrzeug lenkbar. Indessen dauert die Fahrt in dem karminhaltigen Wasser gewöhnlich nicht lange. Der Fangapparat verstopft sich oder das Gehäuse stößt gegen die Wand des Gefäßes, wobei im Dunkeln ein plötzliches helles Aufleuchten erfolgt, und nun reißt sich das Tier mit einem kräftigen Ruck vom Mundrohre und der Membran los, indem es den Schwanz kräftig gegen die Wand der Schwanzkammer stemmt, und entflieht über das Septum hinüber durch die Fluchtkammer ins Freie, das leere Gehäuse zurücklassend, das langsam niederzusenken beginnt. Unter dem Schnabel ist nämlich die vordere Gehäusewand in einem schmalen ovalen Felde äußerst dünn und an allen verlassenen Gehäusen durch einen senkrechten Riß geöffnet. Am bewohnten Gehäuse ist dieses Feld wahrscheinlich vollständig geschlossen, da hier kein Wasser ein- oder austritt und die Ränder der späteren Öffnung den Eindruck von Rißrändern machen. Da es lediglich zur Flucht benutzt wird, habe ich diese zarte, leicht zerreißliche Stelle Fluchtpforte genannt.

Im einzelnen erfordert die Funktion des Gehäuses noch einige Erläuterungen. Zunächst ist der Schwanz des Tieres nicht andauernd in Tätigkeit; vielmehr wechseln Undulationsperioden mit Ruheperioden ab, und der Übergang von der einen zur andern ist oft sehr plötzlich. Dabei ist die Exaktheit bemerkenswert, mit der die Bewegung des Gehäuses auf die Änderungen der Schwanztätigkeit reagiert. Dies wird durch besondere Einrichtungen an den Einströmungs- und Ausströmungsöffnungen ermöglicht (Fig. 1 Nr. 4). Wären die Einströmungsöffnungen dauernd geöffnet, so würde nur eine sehr geringe Drucksteigerung im Gehäuse möglich sein, und bei jedem Nachlassen der Undulationen, vor allem aber bei einer plötzlichen Sistierung derselben würde der Überdruck durch Entweichen des überschüssigen Wassers schnell wieder verloren gehen. Dabei würden die feinen Membranen des Gehäuseinnern starken Zerrungen ausgesetzt sein und leicht zerreißen und unbrauchbar werden. Nun befindet sich aber an dem vorderen Rand eines jeden Fensters unter dem Gitter eine undurchbrochene Membran angeheftet, die sich der Wandung des Trichters eng anlegt, solange das Wasser von außen einströmt, sich aber gegen das Gitterfenster preßt und es von innen seiner ganzen

Ausdehnung nach bedeckt, sobald das Wasser aus dem Gehäuseinnern zurückströmt. Es ist hier also ein Ventil geschaffen, das den Rückstrom des Wassers an dieser Stelle unmöglich macht. Auf der andern Seite ist die Ausflußöffnung am hinteren Gehäusepol aus elastischen Teilen gebildet, die in der Ruhe papillenartig nach innen vorspringen, durch den Druck des Wassers aber nach außen vorgetrieben und auseinandergedrängt werden, so daß die Öffnung sich weit auseinanderlegt. Sobald indessen der Wasserdruck unter eine gewisse Höhe sinkt, schnellt die Papille wieder zurück, und die Öffnung ist geschlossen.

Von ganz besonderer Bedeutung ist ferner der Bau des Fangapparates. In ihn tritt das karminbeladene Wasser von den Zwischenflügelkammern her ein, ladet alles Karmin in dem Fangapparate ab und tritt völlig klar in die Dorsalkammer wieder aus. Der Fangapparat enthält also offenbar eine äußerst feine Filtriereinrichtung, durch welche das durchströmende Wasser gereinigt wird. In der Tat zeigt eine genauere Untersuchung (Fig. 1, Nr. 5) vor allem auch von Gehäuseanlagen, daß das Wasser, nachdem es in den Fangapparat eingetreten ist, zunächst ungehindert von den Flügelrändern aus an der Innenfläche der Außenwand der Flügel entlang bis zum medialen, beide Flügel verbindenden Abschnitt gelangt, in dessen vorderen Abschnitt das Mundrohr sich ansetzt. Hier strömt also aus beiden Flügeln von rechts und links alles eingetretene Wasser zusammen. Ist das Mundrohr geschlossen, was anscheinend einfach durch die halbkreisförmige Unterlippe des Tieres geschieht, so kann es nur an der Innenfläche der medialen Wand des Fangapparates weiterströmen, muß hier aber einen dichten Reusenapparat passieren, der aus zahlreichen Fibrillen und Fäden gebildet wird und alle im Wasser suspendierten Körper zurückhält. Dieser Reuse gehören jene Linien an, die über die Fläche der Flügel hinlaufen; sie sind die Ansatzlinien von Septen, die den Reusenapparat in eine große Zahl nebeneinander herlaufender, enger Bahnen zerlegen, die sämtlich von dem ventralen medialen Teil des Fangapparates ihren Anfang nehmen und allmählich breiter werdend zum freien Rande der Flügel in der Dorsalkammer verlaufen, wo der Austritt des Wassers aus der Reuse erfolgt. Der Hohlraum jedes Flügels ist demnach durch ein Septum, das der Innen- und Außenfläche des Flügels parallel läuft, in zwei Kammern geschieden; die laterale Kammer ist frei und läßt Wasser und Nahrungskörper ungehindert passieren; die mediale Kammer hingegen ist durch Septen in einzelne schmale Gänge geteilt und jeder Gang wieder (Fig. 1, Nr. 6, 7) ist durch quer ausgespannte, dicht hintereinander folgende Fäden in eine äußerst wirksam filtrierende Reuse

verwandelt, die nur das Wasser durchläßt, die Fremdkörper aber zurückhält. Das Septum endet im medialen, gemeinsamen Abschnitt des Fangapparates zugleich mit der Reuse, deren Gänge und Fäden hier am dichtesten zusammengedrängt sind.

Der große Vorteil, den dieser Fangapparat der *Oikopleura* bringt, liegt auf der Hand.

Ohne diesen Apparat würde sie nur in derselben Weise wie die Ascidien und Thaliaceen sich Nahrung verschaffen können, indem sie durch den Mund Wasser aufnahme und die Kiemenhöhle durchströmen ließe. Hierbei würde der Endostylschleim die im Wasser enthaltenen Nahrungskörper festhalten und die Kiemengitter ein Entweichen durch die Kiemenspalten verhindern. Der Effekt dieses Nahrungsstromes ist natürlich abhängig von seiner Mächtigkeit, seiner Intensität und den Mitteln, dem durchströmenden Wasser die Nahrungsbestandteile zu entziehen. Bei Ascidien und Thaliaceen sind alle diese Punkte zu höchster Entwicklung gebracht durch die Weite der Mundöffnung, die Muskulatur des Rumpfes, den Bau der Kiemenhöhlenwandung und die mächtige Entwicklung des Endostyls. Bei den Copelaten aber sind umgekehrt die kleine, bei den Oikopleuren noch durch die Unterlippe verengerte Mundöffnung, das Fehlen jeglicher Rumpfmuskulatur, die Kleinheit oder gar das Fehlen des Endostyls, die Reduktion der Wimperbekleidung und der Kiemenspalten einer derartigen Nahrungsgewinnung so ungünstig wie nur möglich. Mit andern Worten: bei den Ascidien und Thaliaceen ist der Kiemenkorb zu einer ganz exzessiven Entwicklung gelangt, bei den Copelaten hingegen ist er sehr mäßig entwickelt oder gar reduziert.

In der Tat macht der Fangapparat die Nahrungsgewinnung vom Kiemenkorb unabhängig, indem die Filtration des Wassers außerhalb des Körpers in die Cuticula verlegt wird, der Kiemenkorb aber nur noch der Atmung und dem Transport der im Fangapparat gesammelten Nahrung in die Speiseröhre dient. Das ist dadurch erreicht, daß die Erzeugung des Wasserstromes, der die Nahrung herbeiführt, den Muskeln und Cilien des Rumpfes genommen und der Schwanzmuskulatur übertragen ist; allerdings muß zu dem Zwecke der Schwanz seine ursprüngliche Lage als hintere Verlängerung der Körperachse aufgeben und sich hinter dem Darmknäuel ventral- und oralwärts umbiegen; zugleich war aber eine solche Drehung seiner Medianebene nötig, daß seine Breitseiten der Bauchfläche des Rumpfes zugewandt wurden. Auf diese Weise gewann der Schwanz also eine neue und äußerst wichtige Funktion, ohne jedoch seine ursprüngliche Bedeutung ganz aufgeben zu müssen. Noch einschneidender war

die Wirkung der Ausbildung des Fangapparates auf das Hautepithel, da diesem nun die Aufgabe zufiel, statt einer einfachen schützenden Körperhülle einen in kurzen Zeitabständen sich erneuernden, äußerst komplizierten Apparat aufzubauen. Hierzu war vor allem eine möglichst weitgehende sekretorische Differenzierung der Matrixzellen und eine ganz bestimmte Anordnung derselben zu selbständig arbeitenden Zellterritorien nötig, damit die verschiedenen Elemente wie die Fibrillen, Membranen und Gallertlagen bei der Ablösung sich sicher und genau zu dem Fangapparat und dem Gehäuse zusammenfügen konnten. Außerdem aber muß der Fangapparat im fertigen Zustande in nächste Beziehung zum Munde und zum Schwanz gebracht sein, da ja letzterer das Wasser durch ihn hindurchtreiben und ersterer die angesammelte Nahrung aus ihm aufschlüpfen sollte. Es war also eine Konzentrierung der Cuticulabildner auf den vorderen Rumpfabschnitt notwendig und zugleich jede Gestaltsveränderung dieses Teiles durch Muskeln ganz ausgeschlossen, da dadurch unfehlbar die Ausscheidung und gegenseitige Lagerung der Fangapparatanlagen gestört werden müßte.

Die Leistungsfähigkeit des Fangapparates hängt natürlich von der Größe und Intensität des Durchstromes und der Wirksamkeit der in ihm liegenden Reuse ab. Erstere wird vor allem durch die Größe der den Fangapparat bildenden Matrixregion, bei den Oikopleuren also der FOLSchen Oikoplasten bestimmt; die Wirksamkeit der Reuse wird von der Zahl der Septen und Fibrillen abhängen, die durch die hinteren Zellreihen der FOLSchen Oikoplasten festgelegt wird; die Intensität des Durchstromes aber wird durch die Kraft bedingt, die der Schwanz zu erzeugen vermag und für die neben seiner Breite und Länge in erster Linie die Stärke seiner Muskulatur und die Elastizität seiner Chorda maßgebend sein muß. Vergleichen wir den Mundstrom einer *Oikopleura* mit dem Fangapparatstrom, so springt der enorme Vorteil, den der Fangapparat der Appendicularien bringt, sofort in die Augen.

Die Länge der medianen Verwachsungslinie beider Flügel, die dem unteren Rande des Fangapparatseptums entspricht, ist etwa 15mal länger als der Mundrohrdurchmesser; danach würde, weil ja an jeder Seite des Fangapparates ein Ein- und Ausströmen statthat, der Fangapparatstrom auf mindestens das 30fache des Mundstromes geschätzt werden. In Wirklichkeit wird aber die Überlegenheit noch größer sein, da offenbar die Schnelligkeit des Mundstromes durchschnittlich geringer sein wird. Es treibt das Tier also mittels des Schwanzes einen starken Wasserstrom quer an seinem Munde vorbei durch eine Reuse und schlürft mit dem Mundstrom nur die unter der Reuse liegende Nahrung auf.

Oikopleura albicans zeigt uns die höchste Ausbildung, die der Fangapparat bei den Appendicularien erfahren hat. Nicht nur wird das Wasser, bevor es in ihn eintritt, durch die Gitterfenster der Einflußtrichter von allen größeren Partikelchen befreit, sondern es ist auch der Fangapparat für die ganze Dauer seiner Tätigkeit fest in einem das ganze Tier umschließenden Gehäuse aufgehängt und das Tier vermag mit ihm, indem es schnell das Wasser durchfährt, immer neue Wassermassen zu filtrieren. Das Gehäuse ist dadurch nicht nur eine Hülle für den zarten und empfindlichen Fangapparat geworden, sondern zugleich ein ausgezeichneter Lokomotionsapparat für das Tier und schließlich auch ein Schutzapparat gegen Feinde, wie ihn wenig andre Tiere besitzen dürften, da das Tier bei der geringsten Störung das Gehäuse blitzartig verläßt und dem Feinde nur die leere Gallertmasse zurückläßt. Orangefarbene, bei jedem Stoß hell aufleuchtende Sekretropfen am Gehäuse und an den langen Schleppfäden dienen überdies zur Ablenkung der Aufmerksamkeit der Feinde vom Tier auf das Gehäuse.

Soweit der Bau der Gehäuse in Betracht kommt, sind alle Gehäuse der Oikopleuriden gleich gebaut; aber nur von *Oikopleura albicans* ist bisher der bei der Bewegung vorangehende Schnabel bekannt, der auf eine besonders hohe Ausbildung der lokomotorischen Funktion hinweist. Bei *Oikopleura dioica* ist es z. B. kugelförmig und bewegt sich rotierend durch das Wasser fort. Nur einigen wenigen Arten, darunter der in den Tropen außerordentlich häufigen *Oikopleura longicauda* fehlen die Matrixzellen für die Gitterfenster und Einflußtrichter; hier würde das Wasser also, wenn keine andere Vorkehrung getroffen ist, ohne vorherige Filtration in das Gehäuse eintreten. Der Fangapparat selbst aber stimmt auch hier mit dem aller andern Oikopleuriden überein. Dagegen ist nun bei den Fritillariden gerade der Fangapparat in anderer Weise ausgebildet.

Zunächst scheiden nur wenige Arten, die sofort an der Kürze ihres Rumpfes und der engen Verpackung von Darm und Keimdrüsen kenntlich sind, ein Gehäuse aus. Aber diese Gehäuse von *Kowalevskia* und *Appendicularia* (Fig. 2, Nr. 6, 7, 5) dienen kaum als Lokomotionsapparate, wenn auch der sie durchströmende Wasserstrom ihnen eine ganz langsame, kaum wahrnehmbare Fortbewegung erteilen kann; ferner enthalten dieselben, soweit bekannt, nur einen einzigen, einheitlichen, weiten Hohlraum, der nicht durch einen gesondert in ihm aufgehängten, flügel förmigen Fangapparat in verschiedene Kammern zerlegt wird. Trotzdem dienen auch sie zweifellos zum Filtrieren von Wasser und zur Gewinnung geformter Nahrung. Leider sind diese Gehäuse bisher nur von FOL beobachtet,

der die Bedeutung der Fangapparate selbst bei den *Oikopleura*-Gehäusen nicht erkannte und die Gehäuse daher nur als Lokomotions- und Schutzapparate ansah. Doch wird man die Angaben dieses hervorragenden Beobachters im übrigen als durchaus zuverlässig ansehen dürfen. Auch liefert uns die Untersuchung des Oikoplastenepithels und der Gehäuseanlagen, sowie ein Vergleich mit den Gallertblasen der übrigen Fritillariden Material für weitergehende Schlüsse.

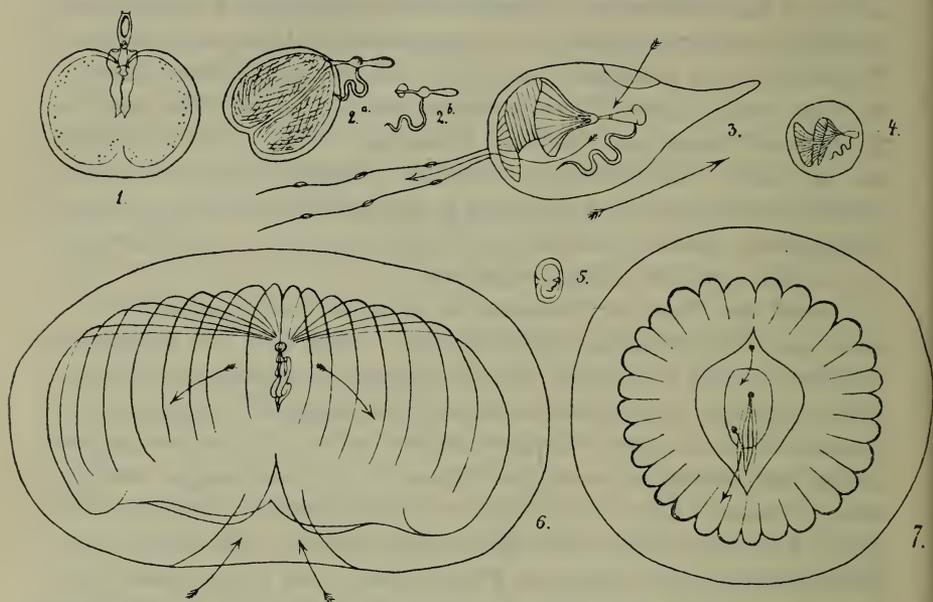


Fig. 2. Gehäuse und Gallertblasen verschiedener Appendicularien bei gleicher Vergrößerung: Nr. 1, Gallertblase von *Fritillaria megachile* nach FOL; Nr. 2 und 2a, Gallertblase in Tätigkeit und Ruhe bei *Fritillaria* sp.; Nr. 3, Gehäuse von *Oikopleura albicans*; die Pfeile deuten den Ein- und Austritt des Wassers an; der große Pfeil unter dem Gehäuse die Bewegungsrichtung des Gehäuses; Nr. 4, Gehäuse von *Oikopleura dioica*; Nr. 5, Gehäuse von *Appendicularia sicula* nach FOL; Nr. 6, Gehäuse von *Kowalevskia tenuis* nach FOL, Seitenansicht; Nr. 7, dasselbe von der Mündung aus gesehen. Die Pfeile in Nr. 6 u. 7 geben die Strömungsrichtung des ein- und austretenden Wassers an.

Das Gehäuse der sehr kleinen *Appendicularia sicula* (Fig. 2, Nr. 5), deren Rumpf nur 500 μ lang wird, hat einen Durchmesser von nur 1,5 und 2,5 mm, während das Gehäuse der wenig über 1 mm Rumpflänge erreichenden *Kowalevskia tenuis* (Fig. 2, Nr. 6, 7) 20 und 35 mm Durchmesser besitzt und daher selbst das Gehäuse der *Oikopleura albicans* an Größe übertrifft. Im Verhältnis zu ihrer Körpergröße scheidet daher *Kowalevskia* entschieden das größte Gehäuse unter

allen Appendicularien aus. FOL beobachtete nun an diesem Gehäuse folgendes: das außerordentlich klare und zarte Gehäuse hat die Form eines Rotationsellipsoides, dessen einer Pol von einer weiten, eiförmigen Öffnung durchbrochen ist, die in den weiten Hohlraum des Gehäuses führt. Auf dem Boden desselben, direkt unter dieser Öffnung, aber etwas dem spitzen Ende derselben genähert, ist der Rumpf des Tieres mit seiner Rückenfläche befestigt, und so orientiert, daß der Schwanz in die Längsachse der Öffnung fällt und schräg von unten nach oben gerichtet dem stumpfen Rande der Öffnung zugewandt ist. Die Wand des Hohlraumes ist wie die Oberfläche einer Melone mit zahlreichen (24—28) ganz regelmäßig verteilten und senkrecht stehenden Ausbuchtungen versehen, deren Scheidewände gegen die Rotationsachse vorspringen. Wenige Minuten nach der Entfaltung und dem Beginn der Schwanzundulationen beginnt das ursprünglich völlig klare Gehäuse sich zu trüben und bei Zusatz von Karminpulver zum Wasser erkannte FOL, wie unter den steten Undulationen des Schwanzes ein lebhafter Wasserstrom durch die orale Öffnung in das Gehäuse eintritt und auf den Rumpf des Tieres zuströmt. Der Eintritt erfolgt vor allem an der dem Schwanze abgewandten, also spitzen Hälfte der Mündung, was aus der Richtung des Schwanzes verständlich wird, der das Wasser nach seiner Spitze hin ansaugen muß. Das Wasser wird dann, vor allem rechts und links vom Schwanze zur Seite getrieben und tritt, nachdem es die Wand des Hohlraumes, wie FOL sagt, ihrer ganzen Fläche nach bespült hat (*après avoir suivi les parois de la cavité sur tout son pourtour*) an dem stumpfen Ende der Mündung wieder aus dem Gehäuse heraus. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß das Wasser in Wirklichkeit nicht die Innenwand des Hohlraumes einfach bespült, sondern in dieselbe eintritt und daß die Septen und Ausbuchtungen der Innenwand, die ganz wie die Septen des *Oikopleura*-Fangapparates nach dem Tier zu convergieren, peripher aber weiter und weiter auseinanderweichen, tatsächlich der Reuse entsprechen und die Ursache sind, weshalb bald eine Trübung des ursprünglich völlig klaren Gehäuses erfolgt. Hierfür spricht ferner, daß von den Oikoplasten verschiedene Fibrillenlager angelegt werden, die nur auf eine Reusenbildung bezogen werden können und endlich daß die Undulationen des Schwanzes genau in derselben Weise wie bei den Oikopleuren und Fritillarien erfolgen. Die Gehäusemündung entspricht zunächst den beiden Einflußtrichtern der Oikopleuren, durch die das einströmende Wasser ebenfalls direkt dem Rumpfe und der Schwanzwurzel des Tieres zugeführt wird; aber die Orientierung des Tieres zu der Öffnung ist bei *Kowalevskia* ganz anders: dort ist der

Rücken den Einflußöffnungen zugewandt, hier umgekehrt der Bauch mit dem Schwanz. Wir haben es daher hier mit einer ventralen Öffnung zu tun, die die Funktionen der Einflußtrichter, der Ausflußöffnung und der Fluchtpforte zugleich versieht. Ich habe daher in der Figur 2, Nr. 6 das Gehäuse so orientiert, daß die Mündung nach unten gewendet ist und das Tier die gleiche Lage wie bei *Oikopleuren* und *Fritillarien* einnimmt.

Das zierliche Gehäuse von *Appendicularia sicula* (Fig. 2, Nr. 5) ist nicht so genau von FOL¹ studiert; doch lassen seine Angaben soviel erkennen, daß es ebenfalls einen einheitlichen weiten Hohlraum enthält, an dessen Wand das Tier mit dem Rumpfe aufgehängt ist und daß zum Ein- und Austritt des Wassers nur eine einzige Öffnung dient. Nach der Bildung der Oikoplasten und der Struktur von Gehäusanlagen werden ferner auch hier äußerst feine Reusenapparate sezerniert, an denen deutlich Septen und Quersäden sich nachweisen lassen. Da diese Fangapparate nicht wie bei *Oikopleura* in dem Gehäusehohlraum aufgehängt sind, müssen sie wie bei *Kowalevskia* in die Wand des Gehäuses eingeschlossen sein, so daß der Bau des Gehäuses von *Appendicularia* in allen wesentlichen Zügen derselbe ist wie bei *Kowalevskia*. Besonders bemerkenswert ist noch, daß die Zusammensetzung und Ausbildung der Oikoplastenregion bei *Appendicularia* schon ganz den Charakter der *Fritillaria*-Oikoplasten erkennen läßt.

Es würden die Gehäuse der Fritillariden also, wenn die hier gegebene Deutung von FOLs Beobachtungen und der eigenen Oikoplastenuntersuchungen richtig ist, im wesentlichen Schutzhüllen für das Tier und den kelchförmig ausgespannten, der Wand des Gehäuses eng angelegten Fangapparat sein, während ihnen die lokomotorische Funktion so gut wie ganz abzugehen scheint. Ihr Bau ist dementsprechend auch weit einfacher als der der Oikopleuridengehäuse.

Ihnen schließen sich nun als einfachste Bildungen, denen auch die Schutzfunktion abgeht und nur die nutritive Funktion erhalten bleibt, die Gallertblasen der *Fritillaria* an, die sowohl FOL wie auch ich selbst² beobachtet haben. Wie die Fritillaridengehäuse stellen dieselben Hohlblasen dar, deren Wand ein dichtes Netz von Fibrillen enthält, das als Fangapparat für geformte Nahrung dient und sich daher, wenn der Schwanz das Wasser hindurchtreibt, allmählich mit feinen Partikelchen füllt und trübt (Fig. 2, Nr. 2a). Genaueres über den Bau festzustellen, ist deshalb sehr schwer, weil diese Blasen

¹ Archiv zool. expériment. 1874. (Nouv. genre d'Appendiculaires.)

² Wissenschaftl. Meeresuntersuchung. Abt. Kiel. N. F. Bd. VII. 1902. S. 27.

nicht wie die Gehäuse dauernd ihre Form bewahren, sondern vermöge der Elastizität ihrer Fibrillen, sobald die Undulationen des Schwanzes aufhören, sich zusammenziehen und schließlich als ganz kleines, mit bloßem Auge nicht wahrnehmbares Gebilde in der Oikoplastenhöhle (Kapuze) verschwinden. Hier besteht also gar keine Möglichkeit, die Blasen in entfaltetem Zustande mit dem Mikroskop zu untersuchen und man ist lediglich auf die Lupenbetrachtung

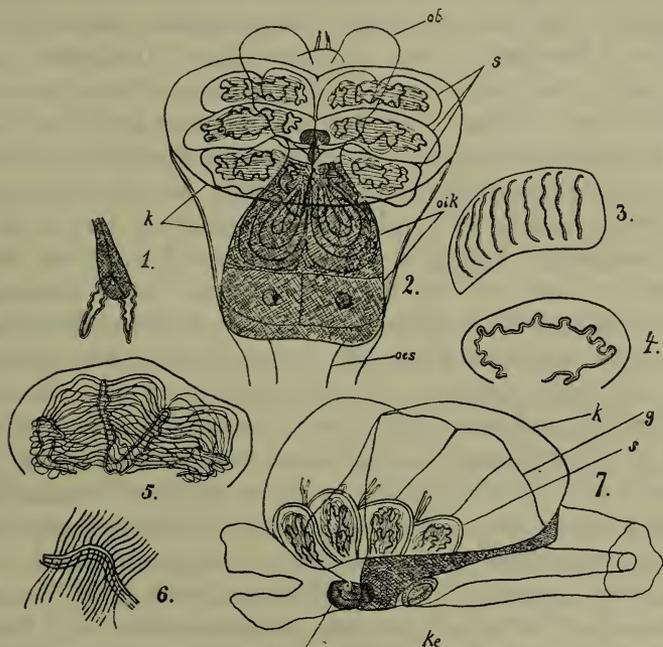


Fig. 3. Bau der Gallertblasen von *Fritillaria*: Nr. 1, Zwei Oikoplasten von *Fr. formica*, welche eine Fibrillenschlinge sezernieren; Nr. 2, Rückansicht des Vorderrumpfes von *Fr. formica*; ob, Oberlippe; k, Kapuze; s, Säcke der Gallertblasenanlage; oik, Oikoplastenepithel; oes, Oesophagus; Nr. 3, Sack von *Frit. pellucida*: Dorsalansicht; Nr. 4, derselbe in Seitenansicht, nur eine Fibrillenschlinge ist gezeichnet; Nr. 5, Sack von *Fr. formica*; Nr. 6, Ein Stück einer Schlinge aus Nr. 5 mit den durchtretenden Fäden; Nr. 7, Seitenansicht des Vorderrumpfes von *Fr. formica*, Bezeichnungen wie in Fig. 2, außerdem en, Endostyl; ke, Kiemengangsöffnung.

lebender, im Glase umherschwimmender Tiere und die Untersuchung der unentfalteten Blasen angewiesen. Im aufgeblasenen Zustande ist die Blase von *Fritillaria megachile*, deren Rumpf über 2 mm lang wird, 8,5—10 mm groß und zunächst wie die Gehäuse völlig glashell durchsichtig. Die unentfalteten Blasen (Fig. 3) zeigen sehr deutlich eine Zusammensetzung aus einer linken und rechten Hälfte, die aber

auch im aufgeblasenen Zustande noch zu erkennen ist (Fig. 2, Nr. 2a). Jede Hälfte wird aus einem von Gallertmasse umhüllten Sacke gebildet, in dessen Hohlraum ein oft sehr kompliziertes System von Fibrillen liegt, das in seiner Zusammensetzung nach den Arten wechselt. So findet man bei *Fr. formica* (Fig. 3, Nr. 2 u. 5) in jedem Sacke vier kräftige Schlingen, die senkrecht auf der Matrix stehen und der Medianebene parallel gerichtet sind. Sie entsprechen wahrscheinlich den Septen im *Kowalevskia*- und *Oikopleura*-Fangapparate. Die Fibrillen sind aber der Länge nach gespalten (Fig. 3, Nr. 6) und durch den Längsspalt treten in regelmäßigen Abständen nebeneinander liegend zahlreiche feine, nicht gespaltene Fäden, die auf diese Weise alle vier Schlingen von der medialen zur lateralen Wand des Sackes hin durchziehend, eine innere fibrilläre Auskleidung des Sackes bilden und den Querfäden im Fangapparate der *Oikopleura* und der *Appendicularia sicula* zu vergleichen sein dürften. Der Abstand der Fäden voneinander betrug in der Anlage nur 4 μ . Zwei, drei oder mehr solcher Sackpaare mit ihrer Gallertdecke liegen hintereinander in der Oikoplastenhöhle (Fig. 3, Nr. 2 u. 7); funktionsfähig ist offenbar nur das vorderste Paar; die hinteren Paare sind jüngere, als Reserve dienende Anlagen. Bei *Fr. pellucida* (Fig. 3, Nr. 3, 4) ist die Gallerthülle außerordentlich dünn, die Schlingen weit zahlreicher (10—11 in jedem Sacke) und die Säcke weit umfangreicher. An der Innenwand der Oikoplastenhöhle münden einzelne Drüsenzellen, die wohl die Aufgabe haben, das Hervorgleiten der Blasen aus der Höhle und das Zurückschnellen zu erleichtern. FOL gibt an, daß die Blase zwei einander gegenüberliegende Öffnungen besitze; an die eine setzt der Mund des Tieres sich an, sie entspricht also der Öffnung des Mundrohres im *Oikopleura*-Gehäuse. Die *Fritillaria* hat also ganz die gleiche Lage zu ihrer Gallertblase wie die *Oikopleura* zu ihrem Fangapparat. Ganz wie bei dieser treibt ferner der Schwanz der *Fritillaria* durch seine Undulationen das Wasser in den Fangapparat hinein und füllt denselben, wodurch eben das Anschwellen und die völlige Entfaltung der Blasen herbeigeführt wird. Da aber der Fangapparat hier nicht an den Wandungen eines Gehäuses befestigt und ausgespannt ist, sondern frei im Wasser schwebt, so muß er, sobald der Wasserstrom ihn nicht mehr durchfließt, in sich zusammensinken. Hierbei wird eine wichtige Aufgabe der Schlingen sein, dies Zusammensinken in ganz bestimmter, zweckmäßiger Weise vor sich gehen zu lassen, damit die Entfaltung stets wieder leicht erfolgen kann. Denn Ruhe und Tätigkeit folgt, wie ich selbst beobachten konnte, ab und an sehr schnell aufeinander. Da der Schwanz das Wasser in den Hohlraum der Blase hineintreibt, muß

notwendigerweise an der Unterfläche der Blase dem Schwanze zugewandt eine Öffnung sich befinden, durch die das Wasser einströmt. Auch hängt die Blase etwas nach unten geneigt vor dem Munde (Fig. 2, Nr. 2a), so daß sie eine große Fläche dem Munde zukehrt. Diese Öffnung haben aber weder FOL noch ich selbst gesehen, was bei der Schwierigkeit der Beobachtung indessen nichts gegen ihr Vorhandensein beweist. Der Abfluß des Wassers aus der Blase erfolgt nach FOL durch eine Öffnung am hinteren Pol. Die voll entfaltete Blase, die vielfach größer ist als das Tier, das nur als kleiner Anhang desselben erscheint, hemmt selbstverständlich jeden Ortswechsel, und erst, wenn der Fangapparat wieder zusammengefallen und in der Oikoplastenhöhle verstaubt ist, schnellt sich die *Fritillaria* durch kräftige und schnelle, nicht mehr undulierende Schwanzschläge durch das Wasser fort. Ortsbewegung und Nahrungsgewinnung sind also bei *Fritillaria* zeitlich getrennt und schließen sich aus; der Schwanz dient nie gleichzeitig beiden Aufgaben wie bei den Oikopleuriden.

Überblicken wir nun noch einmal kurz die verschiedene Ausbildung der Gehäuse und Gallertblasen der Appendicularien, so tritt vor allem hervor, wie die Bildung eines Fangapparates den Ausgangspunkt und zugleich den Kernpunkt derselben bildet. Mit Ausnahme von *Kowalevskia*, wo der Fangapparat radiär und einheitlich um eine zentrale Drüsenzelle herum angelegt wird, fügt er sich bei allen andern Appendicularien aus einer oder mehreren rechten und linken Anlagen zu einem einheitlichen Apparat zusammen. Eine gemeinsame Hülle, die entweder ganz dünn, membranartig, oder aber dick gallertig ist, umschließt das Ganze und kann durch weitere Komplikationen zu einem Gehäuse ausgebildet werden. Der Fangapparat hängt entweder vor dem Tiere wie bei *Fritillaria* und *Oikopleura* oder ist glockenförmig ausgespannt, und umschließt das Tier, das im Mittelpunkt des Glockenbodens befestigt ist, wie bei *Kowalevskia*. Im einfachsten Falle schwebt der Fangapparat frei im Wasser wie bei *Fritillaria*, er sinkt dann bei jeder Schwanzruhe zusammen und bedarf eines besonderen Schutzes in der Oikoplastenhöhle. Bei den übrigen Appendicularien dagegen ist er fest an der Wand einer im Wasser starren Hülle ausgespannt und diese Form ist dann der Ausgangspunkt für eine immer höhere Ausbildung geworden, indem sie zunächst eine Schutzhülle nicht nur für den Fangapparat sondern auch für das Tier wurde (*Kowalevskia*, *Appendicularia*), dann zu einem Fahrzeuge weiter gebildet wurde und schließlich durch Ventilbildungen, elastische Verschlüsse, Stützeinrichtungen für den Schwanz, Schutzgitter über den Einströmungs-

öffnungen, Schleppfäden, bei Berührung aufleuchtende Sekretropfen und eine besondere Fluchtöffnung jene überaus hohe Ausbildungsstufe erreichte, die wir bei *Oikopleura albicans* gefunden haben.

Die einfachsten wie die kompliziertesten Gallertbildungen der Appendicularien sind nur relativ sehr kurze Zeit in Gebrauch; dann werden sie abgeworfen und durch einen neugebildeten Apparat ersetzt. Wie lange die Gallertblasen der Fritillarien verwendet werden, wissen wir bisher nicht; die Reserveanlagen in der Oikoplastenhöhle sprechen aber dafür, daß ein Ersatz sehr häufig eintreten muß. Bei den Gehäuse bildenden Arten wird die Zeit, während der ein Gehäuse benutzt wird, noch dadurch eingeschränkt, daß das Tier bei jeder Gefahr das Gehäuse preisgibt und verläßt und bei den Oikopleuriden muß ferner jede Defäkation früher oder später zur Aufgabe des Gehäuses führen, da die großen Kotballen nicht aus dem Gehäuse entfernt werden können. Aber auch ohne besondere Anlässe werden die Gehäuse und die Blasen mit der Zeit dadurch unbrauchbar, daß die Reusen des Fangapparates sich allmählich verstopfen. In der Gefangenschaft erfolgt der Abwurf gewöhnlich sehr bald und die Neubildungen folgen sich sehr schnell, so daß in wenigen Stunden mehrere Gehäuse gebildet werden. Das beruht aber offenbar auf den unnatürlichen Verhältnissen unter denen solche Tiere stehen. So fand FOL, daß eine *Kowalevskia tenuis* alle 2 Stunden ein neues Gehäuse bildete und ich selbst konnte bei einer *Oikopleura rufescens* in 24 Stunden die Bildung und Benutzung von 6 Gehäusen beobachten. Nur eins von diesen hatte einen dicht gefüllten Fangapparat, bei den 5 andern enthielt derselbe zwar auch Filtrationsrückstände aber nur in sehr geringer Menge. Jedenfalls beweisen aber beide Beobachtungen, daß eine so schnelle und häufige Neubildung vollständig funktionsfähiger Gehäuse möglich ist. Da ferner auch unter den frisch gefangenen und sofort getöteten Oikopleuren sich vielfach Individuen finden die 2 oder selbst 3 Gehäuseanlagen übereinander liegend tragen und in der Regel jedes Tier eine Gehäuseanlage auf dem Oikoplastenepithel trägt, muß auch unter den natürlichen Lebensverhältnissen die Gehäuseneubildung sehr schnell erfolgen und in 24 Stunden ein wiederholter Abwurf stattfinden. Die Zahl der Gallertblasen oder Gehäuse, die ein Individuum während seines ganzen Lebens produziert, muß daher eine recht erhebliche sein, auch wenn die Lebensdauer nur wenige Wochen währen sollte.

Das Eigenartige, wodurch die Cuticula der Appendicularien sich von der aller andern Tiere unterscheidet, ist, daß sie einen Fangapparat für die Nahrung bildet und dieser Apparat durch den

Schwanz in Funktion gesetzt wird. Die typische Bedeutung der Cuticula ist ja zweifellos die einer Schutzhülle und oft zugleich einer Stütze für die Weichteile oder den ganzen Körper; so bildet sie eine Schale, einen Panzer oder auch, wie bei vielen Protozoen ein Gehäuse, das das ganze Tier umschließt. Auch kann sie für die Lokomotion von allergrößter Bedeutung werden, aber eine nutritive Bedeutung erlangt sie, so viel mir bekannt, nur noch bei einer andern Tunicatengruppe, bei den Ascidien, jedoch auf einem ganz andern Wege. Hier dringen nämlich zahlreiche Mesenchymzellen und verzweigte, von Blutgefäßen durchzogene Hautfortsätze in ihre Substanz ein, so daß sie vollständig den Charakter einer Cuticula verliert und zu einer lebendigen, am Stoffwechsel des Tieres lebhaft beteiligten Hülle wird. SEELIGER¹ spricht ihr daher sicher mit Recht eine große Bedeutung für die Respiration und Ernährung der Ascidien zu, indem die Mesenchymzellen die zahlreich in der aus Kohlehydraten bestehenden Cuticula sich ansiedelnden Algenzellen verzehren, vielleicht aber auch die Cuticula selbst als eine Art Reservenernährung vom Tiere aufgespeichert wird, und die Blutgefäße den Gasaustausch vermitteln. Hier verliert also die Cuticula ihren ursprünglichen Charakter vollständig, während sie bei den Appendicularien ihn streng bewahrt, und keine zelligen Elemente in den Bau der Gehäuse und Gallertblasen übergehen.

Es ist aber ferner charakteristisch für die Appendicularien-Cuticula, daß sie ihre Funktion erst auszuüben vermag, nachdem sie sich von der Matrix gelöst hat und Wasser zwischen sie und die Haut getreten ist. Erst nach dem Häutungsprozeß, der hier als Entfaltung der Anlage zum Gehäuse oder zur Blase auftritt, beginnt ihre Arbeitsleistung. Etwas Ähnliches kommt bei den Gehäusebildungen der Protozoen häufiger vor, so vor allem bei den Tintinnen, die in ihrer abgesprengten Cuticula umherschwimmen. Auch darin besteht eine Übereinstimmung, daß die Tintinnen leicht ihr Gehäuse verlassen und daher auch wahrscheinlich imstande sind, wiederholt neue Gehäuse zu bilden. Doch ist ihre Konstruktion, selbst wenn man die feine Wabenstruktur und die Rippenbildung in Betracht zieht, sowie ihre Funktion weit einfacher als die der Copelaten-Cuticula.

Der 2. Punkt betrifft die Ausnutzung der im Meere vorhandenen geformten Nahrung durch die Fangapparate der Appendicularien und die Schlüsse und Untersuchungen, zu denen uns diese Fangergebnisse der Copelaten führen.

¹ BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. III, Supplement. *Tunicata*, 1898, S. 261 ff.

Wir sahen oben, daß zwar die Gehäuse mancher Arten eine ansehnliche Größe erreichen und Durchmesser bis zu 10 cm besitzen, und zweifellos werden die Gehäuse des riesenhaften, von CHUN entdeckten *Bathochordaeus* noch ganz erheblich größer sein. Wollte man aus der Rumpflänge einen Schluß auf die Größe des Gehäuses ziehen, indem man das Verhältnis beider Größen bei andern Oikopleuriden als Ausgangspunkt nähme, so würde man auf ein Gehäuse von 12–35 cm Durchmesser schließen müssen. Aber diese großen Gehäuse, die natürlich auch entsprechend große Fangapparate umschließen, sind in den warmen Gebieten des Meeres sehr selten; nur in den polaren Strömungen und vor allem im arktischen und wahrscheinlich auch im antarktischen Gebiete, wo wenige große *Oikopleura*-Arten zu Zeiten in großer Menge auftreten, werden sie ab und an häufig. Im warmen Gebiete aber sind Gehäuse von 1 $\frac{1}{2}$, 2 oder gar 3 cm Durchmesser die größten, welche zahlreicher auftreten. Überall im Ozean, sowohl in den polaren wie in den warmen Gebieten kommen indessen neben diesen großen und riesenhaften Gehäusen kleine und sehr kleine Gehäuse von wenigen mm Durchmesser vor, die zum Teil den jugendlichen Individuen der großen Arten, zum Teil aber auch den erwachsenen Tieren der kleineren Arten angehören und im ganzen gemäßigten und warmen Gebiete des Weltmeeres bilden diese kleinen Gehäuse die weitaus überwiegende Menge.

Die Wassermasse, welche eine Appendicularie in einem dieser Gehäuse pro Stunde durch den Fangapparat treiben und filtrieren kann, kann naturgemäß nur eine recht kleine sein, um so mehr als das Tier keineswegs andauernd Wasser durch sein Gehäuse treibt, sondern vielfach den Schwanz pausieren läßt und auch nur ein Teil des in das Gehäuse eintretenden Wasser filtriert wird, ein andrer Teil hingegen direkt zur Ausflußpforte getrieben wird und nur der Lokomotion des Gehäuses dient. Für ein Gehäuse von *Oikopleura albicans* von 1,7 cm Länge habe ich versucht eine Schätzung des stündlichen Wasserverbrauches durchzuführen, indem ich annahm, daß der aus dem Gehäuse austretende Wasserstrom eine Durchschnittsgeschwindigkeit von 50 mm in der Sekunde hat¹. Da die Ausflußöffnung im Maximum eine Fläche von 0,15 qmm besaß, würden bei ununterbrochenem Ausstrom stündlich 27 ccm Wasser durch sie aus-

¹ WALLENGREEN (Zur Biologie der Muscheln. I. Die Wasserströmungen, Lund 1905, S. 23) stellte für die Strömung, welche die Mantelhöhle der Muscheln durchströmt, eine Schnelligkeit von 38,5 mm in 1 Sekunde fest. Mein auf bloßer Schätzung beruhender Wert für die Appendicularien wäre also beträchtlich höher.

strömen, oder ein Wasserwürfel von 3 ccm Seitenlänge abfiltriert werden. Im Verhältnis zum Gehäuse erscheint diese Leistung sehr klein, obwohl sie mehr als das 1000fache des Volumen des Tieres beträgt. Der Vorsicht halber wollen wir daher annehmen, daß *Oikopleura albicans* im erwachsenen Zustande tatsächlich stündlich etwa 27 ccm Wasser durch ihren Fangapparat filtriert, trotz der häufigen Arbeitspausen und trotzdem nicht alles das Gehäuse verlassende Wasser filtriert wird. Wir werden dann, da die Mehrzahl der das Meer an irgend einer Stelle bevölkernden Appendicularien erheblich kleiner zu sein pflegt, zu dem Schluß geführt, daß diese Tiere im allgemeinen stündlich nur wenige ccm Wasser, vielleicht 5—10 ccm zu filtrieren vermögen und also aus dieser kleinen Wassermenge ihren stündlichen Bedarf an geformter Nahrung müssen decken können.

Es entsteht nun naturgemäß die Frage: finden die Appendicularien überall im Meere so viel geformte Nahrung, um mittels ihrer Fangapparate erfolgreiche Filtrationen ausführen zu können, oder sind weite Gebiete des Meeres so arm, daß dort die Appendicularien sich ganz oder doch zum Teil auf andre Weise ernähren müssen, oder eben keine Existenzbedingungen mehr finden und ganz fehlen?

Nur die Tiefsee könnte eine derartige Nahrungswüste für die Appendicularien sein; denn überall sonst, im flachen Küstengebiet und auf hoher See in der Mitte der Ozeane, im polaren und im warmen Wasser bilden die Appendicularien ihre Gehäuse und füllen mit Hilfe der Fangapparate ihren Darm mit geformter Nahrung an. In der Tiefsee aber ist die Zahl der Appendicularien eine so geringe im Vergleich zu den oberen durchlichteten Wasserschichten, daß ihre Existenz hier offenbar sehr erschwert sein muß, denn während ein vertikaler Schließnetzfang aus 200—0 m Tiefe im atlantischen Ozean noch 700—9000 Appendicularien enthält, bringt ein ebensolcher Fang aus der Region zwischen 200 und 3000 m nur noch 0—80 Individuen herauf und unterhalb 3000 m ist bisher überhaupt noch kein Copelat erbeutet worden¹. Wir kennen aber trotzdem keine einzige Appendicularienart, die mit Sicherheit als besondere Tiefsee-Art bezeichnet werden könnte, wenn auch einige Spezies wie vor allem *Oikopleura parva* in den Tiefen unterhalb 200 m prävalieren. Alle in der Tiefsee gefundenen Appendicularien haben daher den gleichen Bau der Oikoplasten, des Schwanzes und Kiemkorbes wie die in den oberen Schichten des Meeres lebenden

¹ LOHMANN, Appendicularien der Plankton-Expedition, 1896, S. 123.

Individuen¹ und gewinnen daher zweifellos auch auf die gleiche Weise durch die Fangapparate ihre Nahrung, wenn auch bisher keine direkten Beobachtungen über die Gehäusebildung und den Darminhalt solcher in der Tiefsee gefundenen Appendicularien vorliegen. Derartige Untersuchungen aber würden von sehr großem Interesse sein, da sie uns zeigen würden, welcher Art die Nahrung in der Tiefe ist, wo die Protophyten nicht mehr zu leben vermögen und daher nur Ruhezustände von Pflanzen, dann Protozoen und Detritus, sowie Bakterien in Betracht kommen würden.

Ein reiches Beobachtungsmaterial steht uns dagegen über die Nahrung der Appendicularien in den oberen Wasserschichten zur Verfügung.

Zunächst vermochte ich in der Ostsee und im Mittelmeer direkt den Fangapparat der Gehäuse verschiedener Oikopleuren-Arten zu untersuchen. Hierbei ergab sich, daß derselbe stets eine große Menge kleinster Protophyten und Protozoen, meist auch viel Detritus und in einigen Fällen eine sehr große Zahl von Bakterien enthielt. Unter den Protophyten waren Gymnodinien, nackte Chrysomonadinen und Conolithophoriden, sowie kleinste Diatomeen (Thalassiosiren, Synedren, Naviculaceen) am bemerkenswertesten; von den Protozoen waren kleine nackte Flagellaten am häufigsten und wiederholt kamen Amöben vor. Eine Auswahl der wichtigsten und interessanteren Formen ist in Fig. 4 zusammengestellt. Alle Figuren sind in gleicher Vergrößerung gezeichnet; die größte Form (Nr. 27) ist 27 μ lang. Es fehlen vollständig in den Fangapparaten alle sperrigen Diatomeen, wie *Chaetoceras*, *Skeletonema*, *Bacteriastrium*, *Rhizosolenia* usw., ebenso im allgemeinen alle Tintinnen, Radiolarien, Globigerinen und größeren Peridineen. Man kann im großen und ganzen sagen, daß in den Fangapparaten der Oikopleuren mittlerer Größe sich im wesentlichen nur solche Organismen finden, die das Planktonnetz aus feinsten Müllergaze 20 nicht mehr fängt. Müllergazetze und Fangapparate der Appendicularien ergänzen sich in dieser Weise ausgezeichnet. Natürlich ist es möglich, daß die riesenhaften Gehäuse der polaren Appendicularien und des *Bathochordaeus* auch erheblich größere Organismen erbeuten; doch werden auch sie im Fangapparat die kleinsten Formen zugleich mit zurückhalten, so

¹ *Bathochordaeus abyssorum* hat allerdings einen sehr abweichenden Bau des Kiemenkorbes, der außerordentlich reduziert erscheint, ist aber eine echte Oikopleuride und speziell der Schwanz und das Oikoplastenepithel beweisen, daß auch diese Riesenform die gleiche Art des Nahrungserwerbes hat, wie alle andern Appendicularien.

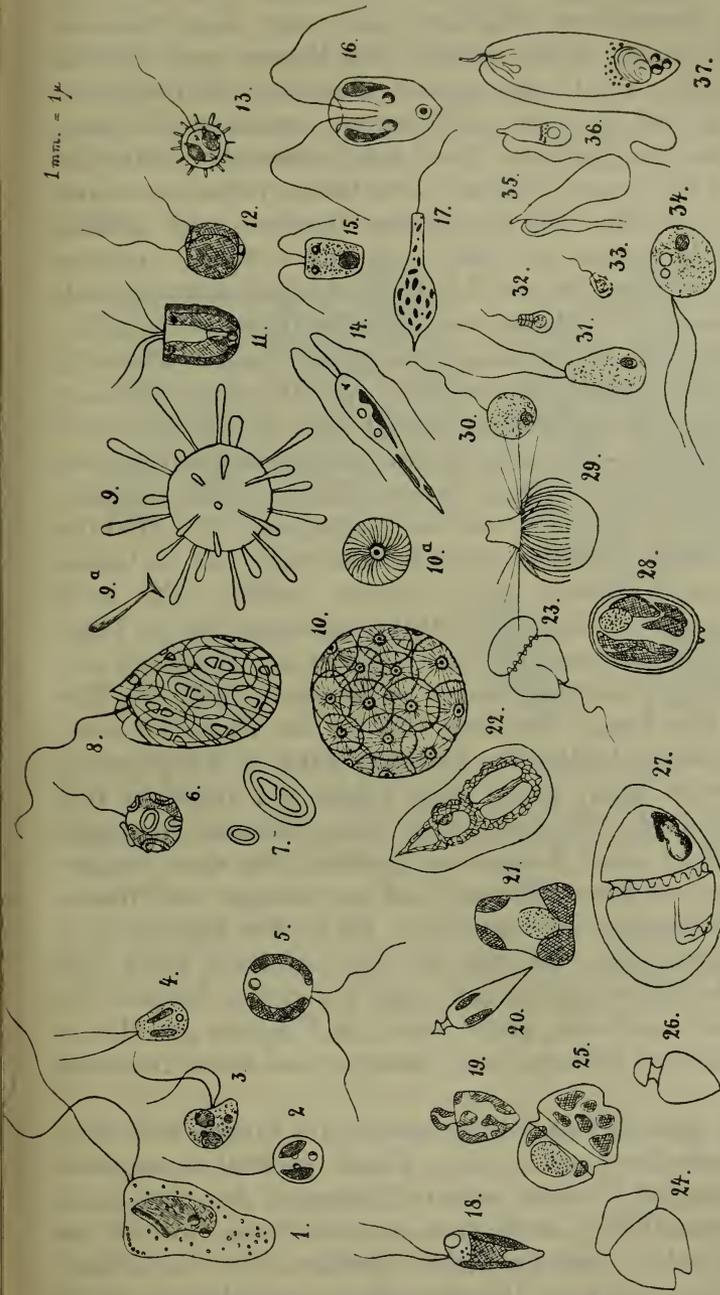


Fig. 4. Auswahl von Nahrungsorganismen der Appendicularien, soweit sie nicht Diatomeen sind. Die Vergrößerung ist überall dieselbe (1000 \times): Nr. 1–5, nackte Chrysomonadinen; Nr. 6–10, Coccolithophoriden und zwar Nr. 6, *Pontosphaera lucleyi*, Nr. 7, einzelne Coccolithen von *P. lucleyi* und *Coccolithophora walliichi*; Nr. 8, *Coccolithophora walliichi*; Nr. 9, *Rhabdosphaera claviger*, Nr. 9a, einzelner Rhabdolith; Nr. 10, *Coccolithophora leptopora*; Nr. 10a, einzelner Coccolith; Nr. 11–12, 14–17, Phytolagellaten mit grünen Chromatophoren und zwar Nr. 11, *Carteria* sp.; Nr. 12, *Phacomonas pelagica*; Nr. 13, Chrysomonadine mit stäbchentragender Schale; Nr. 14, *Eudrepta* sp.; Nr. 15, *Cryptoglena* sp.; Nr. 16, *Cryptomonas pelagica*; Nr. 17, *Euglena* sp.; Nr. 18, *Rhodomonas pelagica*; Nr. 19–28, *Peridinales* und zwar Nr. 19, 20, 21, *Amphidinium*; Nr. 22, *Achradina pilehira*; Nr. 23, 24, 25, *Gymnodinium*; Nr. 26, *Amphidinium*; Nr. 27, *Pouchetia*; Nr. 28, *Excrucella ballica*; Nr. 29, *Halteria rubra*; Nr. 30, 31, nackte Monaden; Nr. 32, 33, *Calycomonas*; Nr. 34, nackte Monadine; Nr. 35, *Oxyrrhís*; Nr. 36, 37, *Rhynchomonas marina*.

daß ihre Speisekarte nur reichhaltiger, nicht aber wesentlich verschieden ist.

Bei Laboe kommt nur *Oikopleura dioica* vor, deren Gehäuse (Fig. 2, Nr. 4), 5 mm Größe erreicht; bei Messina und Syrakus wurden außer den bis 17 mm großen Gehäusen von *Oikopleura albicans* auch die viel kleineren von *Oikopleura cophocerca* (3—4 mm) *dioica* (2—5 mm) und *rufescens* (5—8 mm) untersucht. Selbst zu den Zeiten, wo die Appendicularien nicht häufig vorkamen, waren immer Gehäuse zu finden und stets waren dieselben reich gefüllt. Zur Untersuchung wurden nur frisch vom Tier verlassene Gehäuse ausgewählt, da in alten, längere Zeit treibenden Gehäusen natürlich sich eine Wucherung von Bakterien, gewissen Diatomeen und Monadinen einstellt und die Zusammensetzung des Fanges vollständig ändert. Bei einer Reihe von Gehäusen von *Oikopleura albicans*, deren Fangapparat nur mittelmäßig gefüllt war, so daß der Inhalt unter dem Mikroskop leicht ausgebreitet und durchmustert werden konnte, stellte ich durch Zählung den ungefähren Gehalt von Nahrungsorganismen fest und fand, daß ein Fangapparat 950—2150 Organismen (die Bakterien wurden nicht berücksichtigt) und im Durchschnitt aus fünf Gehäusen 1650 Protisten enthielt. Ein reich gefüllter Fangapparat enthielt aber 40000 Organismen. Da der Fangapparatinhalt stets nur einen Bruchteil des von der *Oikopleura* mittels des Gehäuses gemachten Fanges repräsentiert, weil das Tier ja immer von dem Fange abschlüpft und nur der Rückstand sowie der seit dem letzten Abschlüpfen gemachte Fang im Fangapparate angetroffen werden kann, geben diese Zahlen ein treffendes Bild von dem Reichtum des Mittelmeeres an diesen kleinsten Nahrungsorganismen. Denn diese Menge von Protisten, die eine reichgliederte Fauna und Flora bildeten, muß aus wenigen ccm Wasser von den Appendicularien gewonnen sein. Es ist dies Ergebnis aber um so bemerkenswerter, als man aus der tiefblauen Farbe (der Wüstenfarbe des Meeres nach SCHÜTT) und der großen Klarheit des Mittelmeerwassers auf eine große Armut an Plankton geschlossen hat, ein Schluß, der indessen auch sonst zu mancherlei Bedenken Anlaß gibt.

Laboe liegt ganz im flachen Küstengebiet; vor Syrakus fällt allerdings das Jonische Meer rapide bis zu Tiefen von 1000 m und mehr ab, der Küsteneinfluß ist daher sehr viel geringer, aber doch kaum vollständig auszuschließen, auch wenn man die Fänge, wie ich das vielfach getan habe, über der Tiefsee ausführt. Für den offenen Ozean aber stehen mir keine Untersuchungen von Gehäusen zu Gebote. Ich bin daher hier auf die Untersuchung des Darminhaltes

und der Gehäuseanlagen in konserviertem Material angewiesen, um die Frage nach dem Gehalt des Meeres an Copelaten-Nahrung weiter zu prüfen. Hierfür aber lieferte mir die Deutsche Südpolar-Expedition ein ausgezeichnetes Material, da sie sowohl im Atlantischen und Indischen wie im Antarktischen Ozean in größter Landferne gefischt hat. Bei der Untersuchung dieses Appendicularien-Materials zeigte sich zunächst, daß überall in jenen landfernsten Stationen der Darm der Tiere dicht mit Fäkalmasse gefüllt war; vielfach enthielt nicht nur der Enddarm, sondern auch der Darm einen

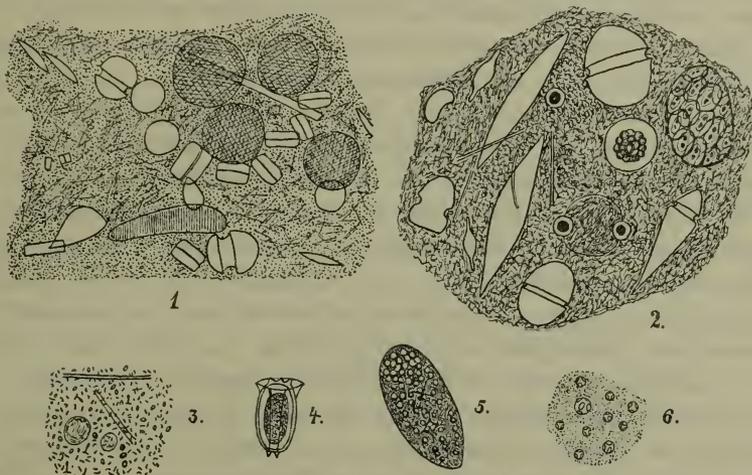


Fig. 5. Darminhalt von Appendicularien: Nr. 1, *Oikopleura longicauda* aus der Mitte des südatlant. Ozeans (5. X. 01; 600 \times , Zeichenprisma); Nr. 2, *Oikopleura albicans* aus dem offenen Indischen Ozean (8. V. 03; 1000 \times , Augenmaß); Nr. 3, *Oikopleura* sp. aus der Mitte des südatlantischen Ozeans (19. X. 01, Augenmaß); körnige Grundmasse des Inhaltes fein verteilt, aus zahllosen Coccolithen und Rhabdolithen, sowie vereinzelt Bruchstücken von Diatomeen bestehend; Nr. 4, Spore aus dem Darm von *Calanus* und *Salpa* aus dem offenen nordatlantischen Ozean (19. VII. 02, 1500 \times); Nr. 5, Fäkalballen von *Oikopleura rufescens* aus dem Roten Meere (11. III. 99) mit ca. 300 Schalen von *Pontosphaera huxleyi*; Nr. 6, ein kleiner Teil des Ballens fein zerteilt.

Ballen, während im rechten Magenlappen eine diffuse Masse Nahrung lag. Meist war die Masse noch grünlichgelb gefärbt mit bräunlichen, schwarzen und grauen Farbtönen. Nach der Herauspräparierung aus dem Darm, die zur genaueren Analyse durchaus notwendig ist, zeigte sich, daß die Grundmasse stets feinkörnig und farblos war, aber in größerer oder geringerer Menge Skeletreste von kleinen Peridineen, Diatomeen und Coccolithophoriden eingelagert enthielt. Oft löste sich bei Anwendung starker Vergrößerung auch fast die ganze Grundmasse in einzelne Coccolithen und Bruchstücke derselben

auf (Fig. 5, Nr. 3). In der Mitte des tropischen Atlantischen Ozeans vom Äquator an bis etwa in die Breite von Kapstadt zwischen dem 21. und 16. Grade W. Länge von Greenwich (28.IX—28.X01) ließen sich vier verschiedene Zusammensetzungen des Darminhaltes unterscheiden, die einen analogen Wechsel in der Planktonzusammensetzung des Meeres andeuten, indem am 28.IX *Peridinales* und Coccolithophoriden vorherrschten, am 5. Oktober kleine Diatomeen (Fig. 5, Nr. 1), am 7. und 11. Oktober die Coccolithophoriden und am 28. Oktober die *Peridinales* allein dominierten und die Hauptmasse der Nahrungsorganismen bildeten. Die wesentlichsten Nahrungsreste rührten von Organismen her, die 3—20 μ groß waren; doch fand sich auch ein Exemplar eines *Tintinnus*, der 36 μ lang und 14,5 μ breit war und eine *Synedra* von 75 μ Länge. Die *Peridinales* waren vor allem Amphidini und Glenodini, die Diatomeen kleine Thalassiosiren (10—12 μ), Naviculaceen und Synedren, sowie kleine Coscinodisken (30 μ). Unter den Coccolithophoriden waren *Pontosphaera huxleyi* (etwa 8 μ), *Coccolithophora leptopora* (etwa 20 μ) und *wallichii* (etwa 23 μ) am häufigsten in ganzen Schalen, während die einzelnen Coccolithen außerdem auch zu *Rhabdosphaera claviger* und *Discosphaera tubifer* gehörten. Das Oikoplastenepithel war zum Teil in sehr starker Tätigkeit begriffen gewesen, auch fanden sich abgesprengte Gehäuseanlagen. Untersucht wurden Individuen von *Oikopleura albicans*, *rufescens*, *cophocerca* und *longicauda*.

Aus dem Indischen Ozean wurden Appendicularien von zwei Stationen (8. und 15.V03) südlich von Mauritius und Rodriguez in etwa 25 und 27° südl. Breite mit dem gleichen Erfolge untersucht. Der Darm war auch bei ihnen dicht gefüllt und es überwogen die kleinen Diatomeen und Peridineen (Fig. 5, Nr. 2), während Coccolithophoriden selten waren. Größere Skelette wurden überhaupt nicht gefunden. Die Gehäusebildung war hier gleichfalls sehr rege gewesen und es fand sich neben mehreren abgesprengten Gehäuseanlagen sogar eine *Oikopleura rufescens*, die noch von der verzerrten Masse des vollständig entfalteten Gehäuses umhüllt war. Unter der Kapuze einer *Fritillaria formica*, deren Darm prall mit Fäkalien angefüllt war, lagen ferner wohlentwickelte Blasensäcke. Außer den vorhergenannten Arten wurde noch *Stegosoma magnum* untersucht.

Endlich wurde noch der Darm von Appendicularien untersucht, die dem Meere zwischen den Kerguelen und der Winterstation entstammten und unter dem 90° östl. Länge in etwa 58° südl. Breite (10.II02) gefangen waren. Eine Bestimmung war unmöglich, doch gehörten sie wahrscheinlich zu *Oikopleura valdiviae*. Der dicht ge-

füllte Darm enthielt fast reines Diatomeenmaterial, das vorwiegend aus Thalassiosiren, Fragillarien, Coscinodisken (36μ) und Naviculaceen (23μ lang) bestand; doch kamen auch Bidulphien, Glenodinen und Gymnodinien vor. Bei allen Exemplaren war die Gehäuseanlage vorhanden.

Bei 6 Fäkalballen führte ich eine Zählung der erkennbaren Organismen aus, die 70—170, im Durchschnitt 100 Organismen pro Ballen ergab. Coccolithen, wie überhaupt alle Bruchstücke sind dabei natürlich fortgelassen. Berücksichtigt man, daß es sich hier nur um die widerstandsfähigen, derbe Hüllen oder Skelette besitzenden Formen handelt, alle nackten und zarteren Organismen aber fehlen, da sie im Darm zugrunde gehen oder wenigstens ohne Teilung nicht mehr nachweisbar sind, so erscheinen auch diese Werte nicht unbedeutend. Scheiden wir nämlich bei den oben angeführten Zahlen für den Inhalt der Gehäuse-Fangapparate bei Syrakus ebenfalls diese Organismen aus, so erhalten wir 5mal kleinere Werte. So sehr überwiegen in den Fangapparaten die skeletlosen, zarten Formen die widerstandsfähigen und skeletbesitzenden Organismen.

Interessant ist auch ein Vergleich des Darminhaltes dieser Appendicularien aus der größten Landferne des offenen Ozeans mit den Copelaten von Syrakus. Kleine Naviculaceen, Synedren, Glenodinen und Gymnodinien, vor allem aber Coccolithophoriden und deren Coccolithen waren die häufigsten Nahrungsreste; nur vereinzelt kam einmal eine Acanthometride (52μ), eine Plectellarie (32μ) eine *Chaetoceras*-Zelle oder ein Tintinnengehäuse vor. Zahlen kann ich nur für die Coccolithophoriden geben, von denen im Maximum rund 100 in 1 Ballen gefunden wurden (0—100; i. D. 20), während auf dem Ozean über 150 konstatiert wurden (0—152; i. D. 60). Auch die Peridinales und Diatomeen waren in den Fäces von Syrakus weit seltener als in denen aus der hohen See (6 im Maximum [!] gegen 70 und 80). Dieser Unterschied findet am einfachsten darin seine Erklärung, daß die Fäkalmassen überall im Küstengebiet Detritus beigemischt enthalten und die Menge desselben sogar so groß werden kann, daß unter ihm alle Organismenreste völlig verschwinden, während der Detritus auf der landfernen Hochsee ganz fehlt oder nur in minimaler Menge vorkommt und daher die Nahrungsorganismen den Darm viel dichter erfüllen. Diese Detritusbeimengung ist aber auch der einzige wesentliche Unterschied, der sich zwischen dem Darminhalt der den Küstenmeeren und der Hochsee entnommenen Copelaten erkennen läßt. Die Menge desselben muß den Appendicularien im allgemeinen sehr lästig fallen; denn er beschleunigt selbstverständlich die Verstopfung der Fangapparatreusen

und erfordert daher eine weit häufigere Gehäuseneubildung; außerdem aber füllt er den Darm des Tieres mit Massen, die einen nur sehr geringen, oft sicherlich gar keinen Nährwert besitzen. An den Darm und an das Oikoplastenepithel werden also mit wachsender Detritus-Menge wachsende Anforderungen gestellt, und darin dürfte es begründet sein, daß nur ganz wenige Arten, wie besonders *Oikopleura dioica* sich in der eigentlichen Flachsee dauernd halten können.

Die Untersuchungen der Gehäuse sowohl wie des Darminhaltes und der Tätigkeit der Oikoplasten haben also mit aller Klarheit ergeben, daß die Appendicularien jedenfalls überall in der gesamten durchlichteten oberen, 200—400 m mächtigen Wasserdecke des Weltmeeres von den Küstenrändern an bis zu den landfernsten Gebieten hin, durch ihren Fangapparat so viel geformte Nahrung dem Meer entziehen, daß sie ihren Darm prall damit anfüllen. Sehr wahrscheinlich gilt das Gleiche auch für die oberen Schichten der Tiefsee, soweit noch lebende Appendicularien dort vorkommen; aber es fehlen direkte Untersuchungen hierüber. Jedenfalls zeigt uns dieses Ergebnis, daß wenige ccm Wasser irgendwo im Ozean den durchlichteten Regionen entnommen überall eine reiche Zahl von Protophyten und Protozoen enthalten, wie sie den Appendicularien als Nahrung dienen. Unsere feinsten Planktonnetze vermögen diese Organismen ihrer Kleinheit wegen nicht zu fangen; wir müssen also andere Apparate anwenden, wenn wir dieselben in ihrem zeitlichen und räumlichen Auftreten und in ihrer allgemeinen Bedeutung für das Leben im Meere verfolgen wollen. Als Prüfstein aber für die Methoden, die wir anwenden, werden wir uns zweckmäßigerweise der Fangapparate der Appendicularien bedienen. Denn so lange wir weniger fangen als die Copelaten in ihren Reusen, sind unsere Methoden noch unvollkommen und verbesserungsbedürftig.

Derjenige Apparat, der nun bisher die besten Resultate liefert, ist die Zentrifuge, die mit Erfolg zuerst von DOLLEY¹ (1896) zur Gewinnung von Plankton angewandt wurde. Jedoch ist die Wirkung der Zentrifuge nicht gleich für alle Planktonorganismen und vor allem leisten die Metazoen der Sedimentierung erheblichen Widerstand, da die Zentrifugierung, wenn es sich um den Nachweis von nackten und kleinsten Protisten handelt, an lebendem Material aus-

¹ Proceed. Academ. Natur. Sci. Philadelphia 1896. p. 276 ff.

geführt werden muß. Ich schlug daher vor¹, sie nur für dieses Kleinplankton anzuwenden und möglichst kleine (20 ccm und weniger) Wassermengen zu nehmen, da der Erhaltungszustand dann besser bleibt. Leider ist es mir bisher nur möglich gewesen, in der Ostsee mit der Zentrifuge zu arbeiten, obwohl es dringend notwendig erscheint, auch in warmen Meeren und vor allem auf offenem Ozean mit ihr Untersuchungen anzustellen.

Für die westliche Ostsee ergaben meine Untersuchungen nun folgendes²: Schon 15 ccm frisch geschöpften Meerwassers genügen auch während der planktonärmsten Zeit des Jahres zur quantitativen und qualitativen Untersuchung des Mikroplanktons, und ab und zu zwingt die Menge der Organismen, sich mit der Zentrifugierung von 10, 5 und selbst 3 ccm Wasser zu begnügen. Im Jahresdurchschnitt ließen sich in 1 ccm Wasser 737 Organismen nachweisen, von denen 722 Protophyten, 15 Protozoen und nur 0,1 Metazoen waren. Während des planktonarmen Februars sank diese Zahl auf rund 100 (94, wovon 82 Pflanzen, 12 Tiere) und stieg im planktonreichen Juni auf nahezu 3000 Organismen (2777, wovon 2760 Pflanzen und 17 Tiere). Hierbei sind die Bakterien, deren Zahl sich nicht durch Zählung ohne weiteres feststellen ließ, unberücksichtigt gelassen.

Von diesen Organismen kommt nun aber nur ein Bruchteil als Nahrung für die Appendicularien in Betracht, da alle größeren und alle sperrigen Formen nicht in die Gehäuse eintreten können oder doch nur so vereinzelt einmal durchschlüpfen, daß sie als Nahrung bedeutungslos sind. Hierher gehören in erster Linie die im Meere so häufigen *Chaetoceras* und *Skeletonema*, ferner die Ceratien und Tintinnen. Scheidet man sorgfältig alle Organismen in Copelatenahrung und unverwertbare Organismen, so bleiben von den 737 Organismen, die im Jahresdurchschnitt 1 ccm bevölkern, nur 165 als Nahrungsorganismen übrig, also etwa $\frac{1}{5}$ der Summe; die Hauptmasse der Nahrung machen, wie auch der Fangapparatinhalt ja zeigte, die kleinen Peridinales (70 Ind.) und andere, nicht zu den Diatomeen gehörende Algen (Chrysomonadinen usw. 68 Ind.) aus, während die Diatomeen (562) fast die ganze Masse der unverwertbaren Individuen liefern und für die Appendicularien also »Unkraut« darstellen. Nimmt man statt der Individuenzahlen die Volumina, welche die lebende Substanz der Organismen repräsentiert, so wird das Verhältnis der Nahrungsorganismen zu der Gesamtmasse der Protisten

¹ Wissenschaftl. Meeresuntersuch. Abt. Kiel. Neue Folge Bd. X, S. 182 ff.

² Ebenda. S. 237 ff.

noch etwas ungünstiger (1:6), da ja gerade alle größeren Formen von den Copelaten nicht gefressen werden können; und zieht man endlich auch die Gewebstiere in Rechnung, indem man größere Wassermassen (100 Liter und mehr) mit dichten Filtern und Netzen untersucht, so stellt sich im Jahresdurchschnitt die Masse der Copelatennahrung auf rund $\frac{1}{10}$ der Masse des Gesamtplanktons.

Am 14. September 1905, zu einer Zeit, als das Meer bei Laboe eine enorme Menge von sperrigen Diatomeen enthielt, die das Netzzeug verlegten und die Netze daher sehr viel mehr Kleinplankton fangen ließen als zu andern Zeiten, kamen nach den Fängen mit Müller-gazenetzen auf 1 ccm Wasser nur 0,1 Nahrungsorganismen, aber 1300 wesentlich durch *Chaetoceras* und *Skeletonema* gebildete unverwertbare Protisten; Filtrationen durch gehärtete Filter lieferten bereits neun Nahrungsorganismen neben 2100 wertlosen Zellen; die Zentrifuge aber ergab für 1 ccm aus der gleichen Wassersäule 150 Nahrungsorganismen, unter denen nackte Monadinen (70), nackte Chrysomonadinen (25), Coccolithophoriden (24) die Hauptrolle spielten. Daneben kamen kleinste Thalassiosiren (8), *Distephanus* (6), *Prorocentrum* (6), *Gymnodiniales* (2), Cryptomonadinen (2), *Rhodomonas* (3), *Exuviaella*, *Calycomonas* und *Rhynchomonas* vor. Man erkennt hieraus deutlich, wie notwendig die Verwendung der Zentrifuge ist, wenn man diese Nahrungsorganismen studieren will. Denn zu jeder anderen Zeit würden die Differenzen noch beträchtlich größer gewesen sein.

Bei Laboe konnte ich an 10 Tagen den Inhalt der Fangapparate von *Oikopleura dioica* direkt mit den Erträgen der Zentrifugierungen vergleichen. Dabei zeigte es sich, daß zwar die Zentrifuge alle jene Formen liefert, die die *Oikopleura* in ihren Reusen fängt, daß aber das Mengenverhältnis, in dem die einzelnen Organismen hier wie dort auftreten, ein ganz verschiedenes zu sein pflegt. So wurden Ruhesporen von *Chaetoceras*, *Thalassiosira nana* und *Rhynchomonas* in den Gehäusen in großer Zahl gefunden an Tagen, wo die Zentrifuge gar keine dieser Organismen ergeben hatte. Umgekehrt konnten *Gymnodiniales* und Coccolithophoriden in den Zentrifugenfängen sehr häufig sein, ohne daß auch nur ein Individuum von ihnen in den Fangapparaten zu sehen war. Die Unterschiede erklären sich sehr leicht aus der ganz verschiedenen Art, wie der Fangapparatinhalt und der Zentrifugenfang zustande kommt. Der erstere würde am besten mit dem Organismengehalt eines unvollkommen abgespülten Papierfilters verglichen, da die Appendicularie ja stets den unter dem Reuseneingange angesammelten Fang aufschlüpft und verzehrt, und der jedesmalige Inhalt des Fangapparates also nur den noch

nicht verzehrten Rest des Fanges und die zwischen den Maschen der Reusen wie zwischen dem Fadenwerk des Papierfilters zurückgehaltenen Organismen aufweisen kann. Der Filtrationsprozeß selbst sowie der Fraß des Tieres greift also modifizierend in die Zusammensetzung des Fangapparatinhalt ein und bewirken, daß die letztere immer verschiedener von derjenigen des im Meerwasser selbst enthaltenen Auftriebes wird. Während die einen Formen sich im Reusenwerk anhäufen, weil sie entweder an den Fäden haften bleiben oder aktiv sich in die Gänge desselben emporarbeiten, um dem Strom des Wassers zu folgen, werden andere sich umgekehrt unter der Reuse ansammeln und bei jedem Aufschlüpfen des Tieres verschlungen werden. Bewegungsfähigkeit, Form und Größe spielen eine große Rolle, außerdem aber auch die Zeit, während welcher der Fangapparat bereits benutzt war, und ob der unter den Reuseneingängen liegende Fang kurz vor dem Verjagen des Tieres aus dem Gehäuse aufgeschlüpft war oder nicht.

Wir dürfen also nicht aus dem Fangapparatinhalt auf eine gleiche Zusammensetzung der Organismenwelt des Meeres schließen, ganz abgesehen davon, daß eine erste Auslese von Formen ja schon bei dem Eintritt des Nahrungswassers in das Gehäuse durch die Gitterfenster erfolgt. Auf alle Fälle aber müssen die Organismen, die sich in den Fangapparaten in großer Zahl finden, auch im freien Wasser häufig gewesen sein. Daraus aber ergibt sich, daß auch die Zentrifuge noch nicht den Gehalt des Meeres an Organismen erschöpft wie die Reuse der Appendicularien, indem ein Teil der Organismen sich nur unvollkommen sedimentiert und ein anderer Teil bei der Zusammendrängung im Sediment schnell zugrunde geht. Letzteres gilt anscheinend besonders für *Rhynchomonas* und andere nackte Monadinen, vielleicht auch für nackte Chrysomonadinen; ersteres kommt wahrscheinlich für kleine Oszillarien in Betracht. Zu beachten ist aber außerdem, daß die Zentrifugierung nur auf Schöpfproben aus bestimmten Wasserschichten angewandt werden kann, während die Appendicularien mit dem Planktonnetz aus der ganzen zusammenhängenden Wassersäule vom Boden bis zur Oberfläche stammen, daher Unterschiede zwischen Gehäuseinhalt und Zentrifugenergebnis auch dadurch entstehen können, daß einzelne Organismen vertikal ungleichmäßig verteilt waren und die Schöpfproben andern Schichten entstammen als der Gehäuseinhalt. So dürfte sich das Vorkommen von *Chaetoceras*-Sporen und *Thalassiosira* in den Gehäusen und ihr Fehlen in den Zentrifugenfängen erklären.

Während des Auftretens der *Oikopleura dioica* in der Ostsee schwankte der Gehalt von 1 ccm Wasser bei Laboe zwischen 19 und

560 Nahrungsorganismen, während im Durchschnitt aus der ganzen 4 Monate langen Periode 84 Nahrungsorganismen in 1 ccm sich fanden. Bedenkt man, daß ja nicht die gesamte Nahrung aufgezehrt werden kann, sondern ein Rest zur Regeneration des Gefressenen erhalten bleiben muß, daß ferner noch zahlreiche andere Plankton- und Bodentiere sich an der Zehrung beteiligen und daß die *Oikopleura dioica* mit ihrem nur 5 mm Durchmesser erreichenden Gehäuse nur wenige Kubikzentimeter Wasser überhaupt wird filtrieren können, so erscheint die Minimalzahl als sehr unwahrscheinlich niedrig und zwingt uns gleichfalls zu der Folgerung, daß damals im Meere tatsächlich noch mehr geformte Nahrung vorhanden gewesen sein muß. In dem flachen Küstenwasser mag der stets in großer Menge vorhandene *Detritus* einen Teil dieser Nahrung liefern, und es wäre daher erwünscht, auf offenem Meere, wo der *Detritus* im Minimum vorhanden ist, das Vorkommen der Appendicularien und die Erträge der Zentrifugierungen miteinander zu vergleichen.

Aus dem Mittelmeere und der Nordsee zwischen dem Kanal und den Azoren, sowie zwischen den Azoren und Newyork liegen mir nur die Ergebnisse von Netzfängen (Müllergaze 20) und von Filtrationen durch dichte Filter (Papier, Seidentaffet) vor, die nur soviel zeigen, daß auch hier überall die skeletlosen und skelettragenden Nahrungsorganismen zahlreich vorkommen, daß aber diese beiden Fangapparate viel zu kleine Werte geben. So fand ich bei Syrakus zur Zeit des Frühjahrsmaximums der sperrigen Diatomeen (30. IV 1901) in 1 ccm Wasser mit dem Netz 0,2, mit dem Filter aus gehärtetem Papier 0,8, mit dem Seidenfilter 2,7 Nahrungsorganismen, neben 21 unverwertbaren anderen Protisten, von denen 11 *Chaetoceras* waren. Im Maximum fand ich durch Taffetfiltration 8 Nahrungsorganismen in 1 ccm. Hiernach würde also eine *Oikopleura albicans*, um 1000 Organismen zu fangen, 125 ccm, für 40000 Organismen aber 5 Liter filtrieren müssen. Selbst diese Maximalzahl von 8 Organismen ist also um ein Vielfaches zu klein, denn 1000—2000 Organismen fanden wir in schwach gefüllten Gehäusen, die sicher nur kurze Zeit in Gebrauch gewesen waren und für die eine Filtration von 30 ccm wahrscheinlich schon zu hoch geschätzt ist. Dann repräsentieren aber die 1000—2000 Protisten den Ertrag aus noch weniger Wasser, da das Tier ja von dem Fange zehrt. Wir werden vielmehr bei dem zahlreichen Vorkommen von Appendicularien aller Größen während des ganzen Jahres auch für das Mittelmeer eine reiche Produktion von Nahrungsorganismen anzunehmen haben und den jeweiligen Bestand vielleicht 10 oder 20 mal höher schätzen müssen, als er nach den Taffetfiltrationen erscheint.

Im offenen Ozean filtrierte ich 10 bzw. 20 Liter Oberflächenwasser durch Müllergaze 20 und Seidentaffet und fand zwischen Azoren und Newyork am 2. VI und 1. VII 1902 (36° W.Lge u. 40° Ndl.Br.; 55° W.Lge u. 40° Ndl.Br.) in 1 ccm Wasser mit dem Netzzeuge 0,01, mit dem Seidentaffet 0,6—1,2 Organismen überhaupt; davon aber waren 0,5—0,8 durch *Chaetoceras* gebildet und also für die Appendicularien unverwertbar. Die frische Untersuchung des über dem Taffetfilter stehenden Wassers zeigte aber sofort, daß noch erhebliche Mengen von Gymnodinien und Coccolithophoriden vorhanden waren, die aber bei der Konservierung und dem Sammeln des Fanges unkenntlich werden oder verloren gehen. Überhaupt waren während der ganzen Fahrt durch den Ozean die Gymnodinien und Coccolithophoriden überall nachweisbar, und die ersteren meist sehr häufig, die letzteren vielfach häufig. Die Gymnodinien erschienen wiederholt in den frisch untersuchten Filterfängen als die häufigsten Organismen, vor allem, wenn die Diatomeen selten waren. Auch kleine nackte grüne Zellen und nackte Monadinen wurden vielfach beobachtet, unter den Flagellaten kam nahezu regelmäßig *Oxyrrhis* vor. Doch kann ich leider keine Zahlen geben.

Während die Netzfänge also völlig ungeeignet sind, uns über das Vorkommen und die Menge der Copelatenahrung im Meere aufzuklären, und auch die Filter aus dichter Seide oder gehärtetem Papier nur geringe Bruchteile derselben uns zu liefern vermögen, gelingt es durch Zentrifugierung kleiner Wasserproben leicht, einen großen Teil dieser kleinen Organismen in gut erhaltenem Zustande zu fangen und qualitativer wie quantitativer Untersuchung zugänglich zu machen. Allerdings liefert auch sie noch nicht alles Plankton, das von den Appendicularien gewonnen wird, aber der Verlust dürfte sich durch weitere Vervollkommnung der Methode mehr und mehr herabdrücken und vielleicht bis auf bedeutungslose Werte verkleinern lassen, da es gelingt, selbst die Bakterien durch Zentrifugieren in größerer Menge als durch Kulturen im Wasser nachzuweisen¹.

Um einen kurzen, bequemen Ausdruck für die Planktonformen zu haben, die uns erst durch die Zentrifuge und die Fangapparate der Appendicularien erschlossen werden, mögen sie Nannoplankton genannt werden. Unter »Mikroplankton« wird nach SCHÜTTS Vorgang bereits die Hauptmasse der die Netzfänge bildenden Protisten zusammengefaßt; damit ist also grade derjenige Teil des Planktons bezeichnet, den die Appendicularien aus ihren Fangapparaten fern

¹ FR. RUTTNER in: Internat. Rev. Hydrob. u. Hydrograph., Bd. II, S. 180 bis 181. 1909.

zu halten suchen und zu dessen Gewinnung die Zentrifuge unnötig ist und Papierfilter vollständig ausreichen. Eine analoge Wortbildung, die etwas noch Kleineres bezeichnen könnte, ist »Nannoplankton«, von *νάνος* Zwerg abgeleitet.

Dieses Nannoplankton hat nun nicht nur für die Appendicularien eine große Bedeutung, sondern dient auch vielen anderen Plaktontieren zur Nahrung. Allerdings macht sie deren Nahrung nicht so ausschließlich aus, sondern je nach der Größe der Tiere und nach der Methode der Nahrungsgewinnung gesellen sich zu diesen kleinsten Formen, die oft die Grundmasse dicht durchsetzen, kleinere oder größere Mengen des Mikroplanktons wie Cytellarien, Plectellarien, Ceratien, Peridinium, Goniodyma, größere Coscinodiscen usw. oder selbst Copepoden, die ich in großer Zahl neben Coccolithophoriden und Glenodinien im Darm einer großen *Salpa confederata* fand. Seit langem bekannt ist das für Salpen und Doliolen; BOAS wies es dann auch für die thecosomen Pteropoden nach¹; RHUMBLER zeigte, daß die pelagischen Pulvinulinen², und HAECKER, daß auch die Radiolarien sich von Nanno- und Mikroplankton ernähren³. Schließlich war durch MIELCK und besonders durch DAKIN⁴ nachgewiesen, daß auch die Copepoden neben *Biddulphia*, *Melosira*, *Peridinium*, *Dinophysis*, *Ebria* und *Distephanus*, *Tintinnopsis* und andere Formen des Mikroplanktons sehr kleine *thalassiosira*-ähnliche Diatomeen (*Thalassiosira nana*?) aufnehmen, und letzterer sprach die Vermutung aus, daß die Hauptmasse des Darminhaltes, die meist grünlich gefärbt, keine deutlichen Organismenreste erkennen ließ, aus dem Zentrifugenplankton gebildet werde, das im Darm seiner Zartheit halber unkenntlich würde. Da DAKIN nur Küstenmaterial untersucht hatte, in dem der Detritus naturgemäß einen erheblichen Teil der Nahrung ausmachte, und ferner den Darminhalt nur nach Schnitten und an Totalpräparaten in Styrax studierte, lag die Vermutung nahe, daß der Detritus die kleineren Organismen nur verdeckt habe und sich daher an Hochseematerial besser die Zusammensetzung der Nahrung dieser wichtigen Tiergruppe feststellen lassen müsse. Hinzu kam, daß der Darminhalt bei den Copepoden durch die kräftige Darmmuskulatur in sehr energischer Weise hin- und herbewegt und durcheinandergearbeitet wird, so daß alle zarteren Organismen und selbst Skelette, wenn die Nahrung viele scharfeckige und harte

¹ BOAS in: Zoolog. Jahrbücher, Bd. I, 1886, S. 333—338.

² RHUMBLER in: Nordisches Plankton, Foraminiferen, S. 2. 1901.

³ HAECKER in: Deutsche Tiefsee-Expedition, Bd. XIV, Liefg. 1, S. 18/19. 1908.

⁴ International. Revue gesamt. Hydrobiologie und Hydrographie. Bd. I. S. 772 ff. 1908.

Detritustrümmer enthält, geradezu zerrieben werden müssen. Ich präparierte ferner stets den Darm frei und drückte den Inhalt heraus, so daß derselbe frei im Wasser oder Glycerin sich zerteilte, was unumgänglich nötig ist, wenn man klare Bilder von der Zusammensetzung erhalten will. 2—3 mm lange Exemplare von *Calanus gracilis* und *tenuicornis*, die ich zwischen dem Kanal und den Azoren sowie zwischen Newyork und den Azoren auf offenem Meere gefangen hatte, lieferten ein sehr bequemes Material, zumal der Darm stets gefüllt war (Fig. 6). Wie bei den Appendicularien der Nordsee bestand auch hier der Inhalt aus einer feinkörnigen Grundmasse, die zahlreiche Organismenreste eingelagert enthielt. Dabei war sehr be-

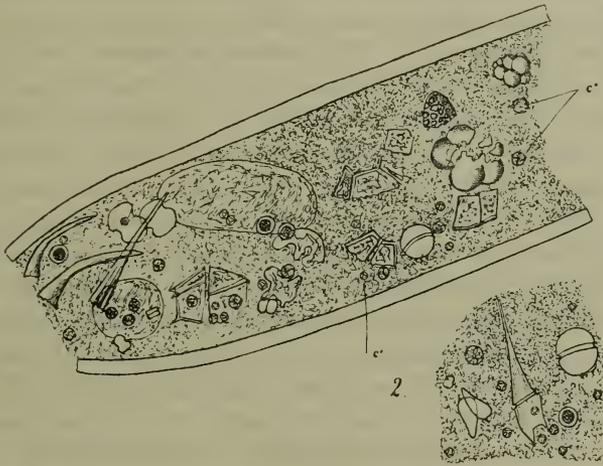


Fig. 6. Darminhalt von *Calanus tenuicornis* Dan. aus d. offenen Nordatlantischen Ozean 15. VII. 0,2, Zeichenprisma; 200 \times); Nr. 1, Stück des Darmrohres mit Inhalt; Nr. 2, Teil des Inhaltes fein verteilt; c' *Pontosphaera luxleyi*, c'' *Coccolithophora leptopora*.

merkwürdig, daß die sperrigen Diatomeen, wie *Chaetoceras*, *Bacteriastrium* u. a. vollständig fehlten, dagegen die kleinen Synedren, *Navicula* und *Coscinodiscen* wiederholt gefunden wurden; in einem Falle war ferner eine dickwandige Spore von 8,5 μ Länge sehr häufig (Fig. 5, Nr. 4), deren Herkunft mir unbekannt ist, die aber auch zahlreich im Darm der gleichzeitig gefangenen Salpen vorkam und daher zweifellos dem Meere entstammt. Von den Peridineen wurden neben größeren Formen auch die kleinen Glenodiniin und Gymnodiniin wiedergefunden wie im Copelatendarme; außerdem aber kamen *Prorocentrum*, *Peridinium*, *Achradina* und vor allem *Goniodoma* und *Cera-*

tium vor. Diese großen Formen waren stets zertrümmert. Ferner war eine zweite dickschalige, aber einfach kugelige Spore (vielleicht von Peridineen) von 18 μ Dicke zum Teil recht häufig. Von Coccolithophoriden wurden *Coccolithophora leptopora* und *Pontosphaera huxleyi* und *pulchra* gefunden, die beiden ersteren einmal in großer Menge. Im Gegensatz zu den Copelaten traten hier häufiger Reste von Globigerinen, Acanthometren und vor allem Tintinnen auf, aber gewöhnlich wie die Ceratien zertrümmert oder zerfetzt. Unter den Tintinnen war *Tintinnus bulbosus* Brandt nicht selten. Endlich kamen auch Eihüllen und Häute von Copepoden vor.

Es zeigt sich also, daß die großen Calaniden, wie zu erwarten war, imstande sind, erheblich größere Organismen aufzunehmen als die Copelaten; trotzdem ist aber ein sehr großer Teil ihrer Nahrung aus ähnlich kleinen Organismen gebildet, wie sie die Appendiculariennahrung zusammensetzen. Das beweist zusammen mit der großen Menge Detritus, den die Küstencopepoden verschlucken, daß die Copepoden keine Räuber sind, die ihre Beute ergreifen, sondern daß sie in ähnlicher Weise wie die Tunicaten und thecosomen Pteropoden das von ihnen durchschwommene Wasser abfiltrieren und den Filterrückstand aufschlüpfen. Es ist auch leicht zu verstehen, wie die Copepoden diese Filtration ausführen. Um die Mundöffnung bilden nämlich die Mandibeln, Maxillen und Maxillarfüße einen Hof, der seitlich und hinten von den Borsten dieser Extremitäten umstellt ist; diese Borsten sind sehr lang, fächerartig angeordnet und oft noch mit zahlreichen feinen Seitenästchen ausgestattet, so daß ein feines Gitterwerk aus Borsten entsteht. Bei dem Durchschwimmen der Wassermasse wird das Wasser durch den Mundhof hindurchgetrieben, und es müssen daher alle im Wasser suspendierten Teilchen, die größer als die Zwischenräume der Borstenumzäunung sind, im Hofe zurückbleiben, wo sie vom Munde unter kräftigen Schluckbewegungen der sehr erweiterungsfähigen Speiseröhre aufgenommen werden, wenn sie nicht vorher, wie etwa Ceratien, zerbrochen werden müssen.

So bildet also das Nannoplankton für eine Reihe der wichtigsten Tiergruppen des Planktons eine Nahrungsquelle von ganz hervorragender Bedeutung, und zwar nicht nur in den Küstenmeeren, sondern ganz besonders auf dem offenen, landfernen Ozean, wo der Darm der Küstentiere so reichlich füllende Detritus fehlt. Die Copelaten sind nur dadurch in ihrer Ernährung ausgezeichnet, daß sie zum Teil durch einen besonderen Schutzapparat alle größeren und sperrigen Organismen fernhalten können und sich daher ausschließlich von Nannoplankton ernähren, während die Copepoden,

Thaliaceen und Pteropoden neben diesem auch größere Formen aufnehmen und zum Teil sogar durch Kieferapparate und Muskelkontraktionen der Darmwand zerkleinern können. Sehr auffällig aber ist, daß auch im Darne dieser Tiere, obwohl besondere Schutzapparate zu fehlen scheinen, die sperrigen Diatomeen, die im Meere nach Masse und Individuenzahl unter den Protophyten eine so große Rolle spielen, nur sehr selten vorzukommen scheinen. Selbst die 8 cm große *Salpa confederata* enthielt kein einziges *Chaetoceras*, *Bacteriastrum* oder eine *Rhizosolenia*. Es würde interessant sein, die Ursache hiervon aufzusuchen und überhaupt festzustellen, ob diese kieselstarrenden und große Ketten bildenden Diatomeen überhaupt als Nahrung für Planktontiere eine größere Rolle spielen.

Wir sahen oben, daß das Nannoplankton nach Individuenzahl wie nach Masse nur einen kleinen Teil der Protisten ausmacht und daß speziell unter den Pflanzen die größeren Formen bei weitem überwiegen. Es ist zwar sicher, daß mit der Zentrifuge noch nicht alles Nannoplankton gefangen worden ist, und die Individuenzahl kann sicher in Wirklichkeit vielfach größer sein, wenn die Bakterien ebenfalls mitgezählt werden. Für die Masse aber ist eine erhebliche Steigerung kaum wahrscheinlich, da es sich bei den noch fehlenden Formen nur um sehr kleine Arten handelt. Es entsteht daher die Frage, wie ist es möglich, daß dieser relativ kleine Bestandteil der im Meere nachweisbaren Planktonmenge eine solche Bedeutung als Nahrung der Planktontiere gewinnt? Die einzige Erklärung scheint mir zu sein, daß sowohl die Vernichtung durch Tierfraß wie die Neubildung von Individuen zum Ersatz dieses Verlustes bei dem Nannoplankton durchschnittlich sehr viel größer sind als bei dem übrigen Plankton. Schon HENSEN hat darauf hingewiesen, daß die im Meere vorhandene Menge an und für sich kein Bild von der Produktion gibt und daß es vor allem notwendig ist, zu erforschen, wie oft diese Menge in der Zeiteinheit sich erneuert und wie schnell sie durch die Zehrung der Tiere zerstört wird. NATHANSOHN¹ hat den Gedanken dann aufgenommen und weitergeführt. Leider liegen aber erst sehr wenig Untersuchungen vor, die eine experimentelle Feststellung dieser beiden Faktoren versuchen, und aus ihnen ergeben sich noch keine Anhaltspunkte für die vorliegende Frage.

Überblicken wir zum Schluß noch einmal sowohl die außerordentliche Komplikation der Fangapparate der Appendicularien wie

¹ Internationale Revue gesamt. Hydrobiologie und Hydrographie. Bd. J. S. 37 ff. 1908.

die durch dieselben erreichte hohe Ausnutzung des Gehaltes des Meerwassers an geformter Nahrung, bedenken wir ferner, welche enorme Arbeitsleistung dieser Nahrungserwerb von den Appendicularien dauernd verlangt, nicht nur durch die wasserbewegende Kraft des Schwanzes, sondern vor allem auch durch die stetige Neubildung frischer Gehäuse und Gallertblasen, und erwägen wir endlich, daß der Darm der Appendicularien sich fast stets dicht mit Fäkalmasse erfüllt erweist, so werden wir nicht umhin können, anzuerkennen, daß jedenfalls für diese im Plankton des Meeres eine große Rolle spielende Tiergruppe diese geformte Nahrung von einer sehr großen Bedeutung sein muß. Das ist aber um so wichtiger, als die Appendicularien durch die Zartheit ihrer Körperbedeckung außerordentlich günstige Bedingungen für eine ausgiebige Aufnahme gelöster Nährstoffe aus dem Meerwasser bieten würden; denn nur das relativ sehr kleine Gebiet am Vorderrumpfe, das die Cuticularbildungen abscheidet, ist aus dicken Epithelzellen gebildet und von gallertiger Cuticula bedeckt; der ganze übrige Kumpf aber und vor allem die mächtige Oberfläche des Ruderschwanzes wird von äußerst zartem Pflasterepithel gebildet; hier sowie in der Auskleidung der Kiemenhöhle würde eine geradezu riesige Fläche für die Resorption gelöster Stoffe gegeben sein, die außerdem in innigster Beziehung zu der Leibeshöhlenflüssigkeit steht. Selbstverständlich läßt sich nicht ausschließen, daß eine solche Aufnahme auch tatsächlich stattfindet und für eine Reihe von Arten, deren Darmtraktus sehr reduziert ist, wie z. B. für *Althoffia* erscheint dies sogar sehr wahrscheinlich. Aber wenn PÜTTER¹ in den gelösten Nährstoffen des Meeres die Hauptnahrung der wirbellosen Meerestiere sieht und der geformten Nahrung nur untergeordnete Bedeutung zuschreibt, so trifft dies jedenfalls für die Copelaten nicht zu. Und zu dem gleichen Resultat gelangen wir bei einem sorgfältigen Studium des Baues, der Lebensweise und des Darm- oder Zellinhaltes der übrigen wichtigeren Planktontiere wie der Radiolarien, Foraminiferen, Thaliaceen, Pteropoden und besonders der Copepoden. Auf negative Darm- und Zellinhaltsbefunde ist nur unter ganz besonderen Umständen Gewicht zu legen; Tiere aus detritusreichem Küstenwasser sind für solche Untersuchungen überhaupt sehr wenig geeignet; man nimmt besser Formen, die im offenen Ozean erbeutet sind. Vor allem aber muß der Darminhalt frei präpariert, fein verteilt und auf das sorgfältigste unter dem Mikroskop durchmustert werden. Außerdem ist stets, ehe man an die Untersuchung des Darmes geht, der Nahrungserwerb

¹ Zeitschrift für allgemeine Physiologie. Bd. 7. 1907. S. 321 ff.

des betreffenden Tieres genau zu studieren, da hieraus allein schon in vielen Fällen sich ergeben wird, ob man Nahrungsreste im Darm erwarten kann oder nicht. Außerdem aber wird uns das genaue Studium der Apparate, mittels deren die Planktontiere ihr Wohnelement auf geformte Nahrung hin auswirtschaften, zweifellos am sichersten vor falschen Vorstellungen über die Existenzbedingungen derselben behüten und zu einer steten Kontrolle unserer eignen Fangmethoden führen. Schließlich genügt es auch nicht, die im Meerwasser zu irgendeiner Zeit nachweisbare Menge geformter Nahrung zu kennen; erst die Kenntnis der Schnelligkeit ihrer Neubildung, des »Vermehrungsfußes«, gibt uns einen Maßstab für die Nahrungsmenge, die sie repräsentiert. Es kann daher eine bestimmte Menge Nannoplankton in einem kalten Meeresgebiete oder im Winter bei herabgesetzter Vermehrungsschnelligkeit dieselbe Nahrungsmenge liefern, wie $\frac{1}{2}$ oder $\frac{1}{4}$ oder $\frac{1}{10}$ dieser Menge in einem warmen oder gar tropischen Meeresteile bei gesteigerter Produktionskraft.

Vortrag des Herrn H. SIMROTH (Leipzig):

Über den Ursprung des Liebespfeiles.

(Mit 9 Figuren.)

Das merkwürdige Organ, das bei vielen Pulmonaten im Vorspiel der Begattung auf eine grobe Weise die Partner dadurch reizt, daß es in eine beliebige Hautstelle eingestoßen wird und gelegentlich tief zwischen und in die Eingeweide eindringt, wie uns MEISENHEIMER vorm Jahre in mustergültiger Weise auseinandersetzte, ist seiner Herkunft nach anscheinend noch durchaus dunkel. Ist der Liebespfeil auf ein Spiculum, wie wir es bei vielen niederen Würmern antreffen, oder auf vergrößerte Reizpapillen, die oft genug die Endwege der Genitalien auskleiden, zurückzuführen? Mir scheint keine der beiden Hypothesen, so nahe sie liegen mögen, berechtigt. Vielmehr drängen mich vergleichende Betrachtungen zu dem Schluß, daß der Pfeilsack durch Funktionswechsel aus einer Drüse hervorgegangen ist, die ursprünglich bei der Nahrungsaufnahme zur Bewältigung der Beute in Verwendung kam.

Dabei dürfte von Anfang an ein Unterschied zu machen sein zwischen dem Pfeilsack selbst und den sog. fingerförmigen Drüsen, die bei den Heliciden an seiner Basis einmünden. Sie scheinen einen andern Ursprung zu haben und zu einer Gruppe von Drüsen zu gehören, die, in sehr wechselnder Ausbildung, durchaus zu den Genitalenden selber zu rechnen sind.

Die Drüsen, aus denen der Pfeilsack hervorging, sind am klarsten

ausgeprägt unter den Soleoliferen bei der Gattung *Atopos* s. *Rathouisia* (Fig. 1), wo ich sie zuerst auffand und wo sie SARASINS nachher als SIMROTHSche Drüsen bezeichnete. Nach den verschiedenen Untersuchungen, die von BABOR und COLLINGE noch auf andre Arten ausgedehnt wurden, handelt sich's um zwei Schläuche, die distal mit einem ziemlich weiten Ausführungsgang beginnen. Der Gang verengert sich nach innen zu rasch und führt nach verschieden langem, oft sehr

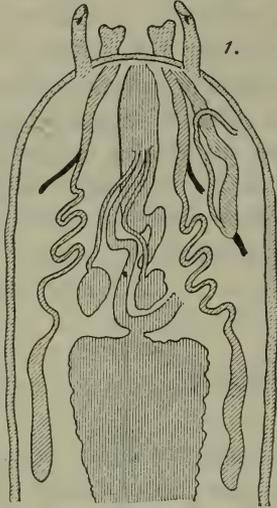


Fig. 1.

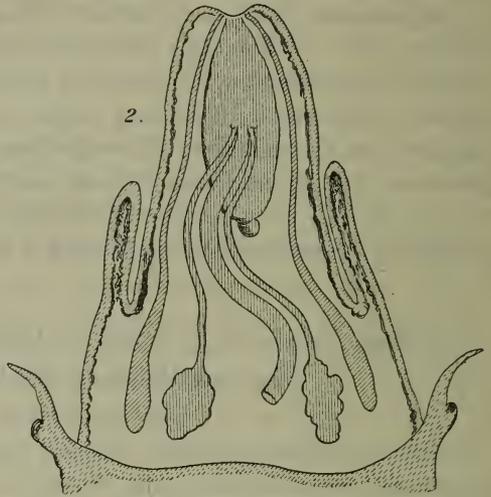


Fig. 2.

Fig. 1. Vorderende von *Atopos* mit dem Darm, den SIMROTHSchen Drüsen und dem Penis.

Fig. 2. Vorderende eines rhachiglossen Vorderkiemers.

Für alle Figuren gelten folgende Zeichen:

▨: Das Integument.

▧: Die Pfeildrüse und ihre Homologa.

▩: Bursa copulatrix.

▪: Die hermaphroditischen und die weiblichen Teile der Geschlechtswege.

▫: Die männlichen Geschlechtswege.

▬: Der Darm und seine Annexa, Speicheldrüsen usw.

▮: Die fingerförmigen Drüsen und ihre mutmaßlichen Homologa.

beträchtlichem Verlaufe in einen Drüsenkörper über, der sich nach Form und Umfang zu ihm verhält wie ein Uhrgewicht zu seinem Faden. Der Drüsenkörper ist nach SARASINS aus einer starken Ringmuskulatur gebildet, außen liegen die Drüsenzellen, die mit ihren langen Hülsen die Muskulatur durchbrechen und in radiärer Anordnung dem von den Ringmuskeln umgebenen Lumen zustreben. Es ist derselbe Bau, den u. a. SEMPER von den Pfeildrüsen verschiedener

Zonitiden beschrieb. Ich glaubte die Drüsen nach ihrem Bau entweder als Gift- oder als Spinnwerkzeuge deuten zu sollen, die bei der Bewältigung der Beute oder bei der Abwehr eines Angreifers in Verwendung kommen möchten, ähnlich wie bei *Peripatus*. Biologische Beobachtungen fehlen leider. Eine gewisse Begründung erhält aber der Vergleich mit den Organen des *Peripatus* durch den abergläubischen Gebrauch der hinterindischen Malayen, welche *Peripatus* und *Atopos* für gleich giftig halten und mit ihrem Saft die Hörnerspitzen ihrer Kampfstiere bestreichen, um sie zu vergiften.

Solche Drüsen stehen aber in der Reihe der Gastropoden durchaus nicht vereinzelt, wie wohl bisher angenommen wurde. Sie finden sich vielmehr ebenso bei vielen Rhachiglossen unter den Vorderkiemen (Fig. 2), bei *Halia* u. a. Hier wurden sie bisher als ein vorderes Paar von Speicheldrüsen bezeichnet; ich wies jedoch bereits darauf hin, daß die echten Speicheldrüsen neben dem Ösophagus in den Schlundkopf münden, die überzähligen aber vorn an der Mundöffnung, also vor dem Pharynx. Auffallend ist ihr sprungweises Auftreten bei den Rhachiglossen, *Buccinum* z. B. hat sie nicht, verwandte, z. B. *Halia*, besitzen sie. Ihre Ausführgänge verschmelzen bisweilen zu einem. Wenn ich glaubte, sie als Bohrdrüsen nehmen zu sollen, deren Sekret zum Erweichen der Schale des Beutetieres dienen würde, so dürfte das nicht in allen Fällen zutreffen, denn COLTON hat neuerdings gezeigt, daß *Fulgur* und *Sycotypus* die Muscheln auf ganz andre Weise öffnen als durch Bohren¹. Sie brechen ein Stück vom Schalenrande der Bivalve heraus, um ihren Rüssel hineinzuschieben. Kürzlich hat TESCH² solche Drüsen auch bei den Atlantiden unter den Heteropoden gefunden und die kleinen Schläuche als Lippendrüsen bezeichnet.

Bei den Rhachiglossen freilich wird die Beziehung dieser Lippendrüsen zu den SIMROTHschen Drüsen von *Atopos* dadurch verwischt, daß der Mund sich zu Schnauze und Rüssel auszieht, womit die Mündung der Drüsen sich weit von den Fühlern entfernt. Die Verhältnisse bei *Atopos* (Fig. 1) stellen sicherlich den ursprünglicheren Situs dar. Die Mündungen liegen neben den unteren Tentakeln, und was wichtiger ist, die rechte Drüse öffnet sich mit dem Penis zusammen (Fig. 1).

Atopos aber und die Vaginuliden, d. h. die andren echt terrestrische Gruppe der *Soleoliferia*, stellen sich in mehrfacher Hinsicht als außer-

¹ H. S. COLTON, How *Fulgur* and *Sycotypus* eat oysters mussels and clams, Proc. Soc. nat. hist. Philadelphia, LX. 1908.

² J. J. TESCH, Die Heteropoden der Siboga-Expedition. Siboga-Expeditie. LI. Leyden 1906.

ordentlich primitive Gastropoden dar, ja es gibt wohl keine andre Form, die so genau das hypothetische Prochippidoglossum repräsentiert. Denn nach SARASINS' Untersuchungen entspricht das embryonale Schalenplättchen vollständig der ersten Sekreterhärtung auf dem Rücken eines Plattwurms, der, mit der Bauchseite der Unterlage angeschmiegt, den ersten Trockenschutz erhält. Wenn die Mantelwülste, von den Seiten her vordringend, das Plättchen abwarfen, so trafen sie in der Medianlinie schließlich zusammen und erzeugten entweder die helle Rückenlinie der meisten Vaginulidenarten oder den Kiel von *Atopos*. Dazu kommt der sehr primitive Zug, den PELSENER behauptet, daß die Vaginuliden eines besonderen Respirationsorgans, einer Lunge, entbehren und trotz ihrer oft stattlichen Größe sich mit Hautatmung begnügen. Nehmen wir dazu noch die Tatsache, daß von den verschiedensten Familien der Gastropoden, mindestens der Pulmonaten, Schnecken mit Raubtiergebiß geliefert wurden und durch Convergenz die große Gruppe der Testacelliden bildeten, uralten Raubtiergelüsten zufolge, dann erhält *Atopos*, so gut wie durch die vordere Lage der Leibesöffnungen, ein besonders altertümliches Gepräge, und wir können seinen anatomischen Bau in mehr als einer Hinsicht zum Ausgangspunkt nehmen. *Atopos* also dürfte meiner Meinung nach noch beide Drüsen bei der Bewältigung der Beute verwenden, die rechte aber außerdem bei dem Vorspiel der Copula zur Reizung des Partners. Es ist das schließlich nichts andres, als wenn sich die Tiere bei demselben Vorgange gegenseitig heftig mit ihrer Radula, die doch auch für das Ergreifen der Nahrung da ist, belecken und, wie man's gerade bei Nacktschnecken, namentlich Limaciden findet, ganze Stücke aus der Haut, besonders aus der Mantelkappe herausreißen, gerade als wenn der Partner ein Beutetier wäre.

Die nächste Stufe ist die, daß die Drüse nur noch beim Vorspiel, gar nicht mehr bei der Ernährung gebraucht wird, was vielleicht, bei den Soleoliferen wenigstens, mit dem Übergang zu reiner Herbivorie Hand in Hand geht. Damit schwindet aber, und zwar in plötzlicher Mutation, die linke Drüse, gerade wie wir bei den Rhachiglossen die Organe bald voll entwickelt, bald fehlen sehen, ohne Übergänge. Es erhält sich nur die rechte Drüse, weil sie, eben wegen ihrer Verbindung mit dem Genitalorgan, noch gebraucht wird. So haben wir bei den Oncidiiden nur noch die lange Pfeildrüse, gewöhnlich als Penisdrüse bezeichnet, als einen ganz ähnlichen Schlauch, wie bei *Atopos*, aber ohne Partner. Bei der dritten Gruppe der Soleoliferen, den Vaginuliden, tritt gleich eine Verdunkelung ein; die Drüse fehlt links, rechts haben wir die Pfeil- oder Penisdrüse

in gleich vorderer Lage wie bei *Atopos*. Aber statt des einen langen Schlauches sind viele kürzere Schläuche vorhanden, die in einer gemeinsamen Papille münden. Nur *Vaginulopsis* hat den einfachen Schlauch. Die Schläuche aber der übrigen weisen durch ihre eigenartige Konsistenz auf einen andern Ursprung hin, vermutlich aus den Genitalenden der Landplanarien, worauf hier nicht weiter eingegangen werden soll.

Von den übrigen Stylommatophoren, die ich als lissopode zusammengefaßt habe, möchte ich hier zunächst die Amalien anschließen. Es will bis jetzt noch nicht recht gelingen, sie im System unterzubringen. Ihre weite Verbreitung deutet auf hohes Alter, ihre außerordentliche Differenzierung in den Mittelmeerländern bis zu uns auf die Herkunft aus diesem Gebiet. Sie unterscheiden sich zumeist durch geringe Unterschiede in den Geschlechtswegen, einen fleischigen Reizkörper in der Wand des Atriums und kleine röhrenförmige oder lappige Drüsen ebendasselbst. Auch wo die Drüsenmasse ein einheitliches Flächenorgan darstellt, geschieht doch die Entleerung durch eine Anzahl gesonderter Ausführgänge, daher man die kurzen Gebilde wohl den fingerförmigen Drüsen an die Seite zu stellen hat. Von den vielen Arten, die in diese Kategorie fallen, unterscheidet sich allein die kleine *Amalia cypria* auf's aller-schärfste. Ich wollte die unbedeutende Form von Cypern, da sie sich im Äußeren nur ganz unwesentlich von der kleinasiatischen unterscheidet, zuerst dieser einfach zuzählen, bis mich die Anatomie (Fig. 3) eines besseren belehrte. Hier finden wir nämlich außer den geschilderten Anhängen des Atriums, den lappigen Drüsen und dem fleischigen Reizkörper noch eine derbe Drüse mit außerordentlich langem Gange, der die gesamten Geschlechtswerkzeuge an Ausdehnung weit hinter sich läßt. Das Organ kommt den Drüsen von *Atopos* am nächsten. Bei einer andern *Amalia* — ich habe künftig noch eine ganze Reihe zu beschreiben — findet sich auch nicht die geringste Spur davon, wir haben dasselbe sprunghafte Auftreten und zwar diesmal innerhalb

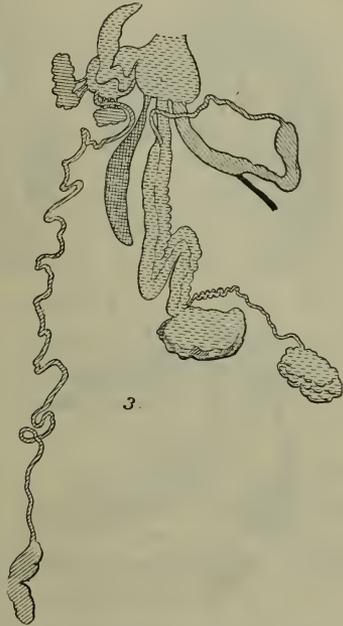


Fig. 3. Genitalien von *Amalia cypria*.

einer im übrigen scharf umschriebenen Gattung, wie wir's vorhin bei den Vorderkiemern fanden. Das Vorkommen erhält aber deshalb erhöhte Bedeutung, weil der Besitzer, die *Amalia cyprina*, den südöstlichsten Vorposten des Genus darstellt, wenn man von dem unbedeutenden weiteren Vordringen der gewöhnlichen Arten auf dem Landwege bis Syrien absieht. Daraus ergibt sich im Sinne der Pendulationstheorie, daß die Drüse der *A. cyprina* ein altes Erbteil ist, bei uns unter dem Schwingungskreis entstanden, bei den Nachkommen im ursprünglichen Schöpfungsgebiet verloren und nur bei der Form erhalten, die im späteren Tertiär und Diluvium bei der

Verlagerung dieses Gebietes nach Norden am weitesten nach dem Ostpol zu ausgewichen ist.

Stärker als innerhalb des Genus *Amalia* wechselt die Pfeildrüse innerhalb des Genus *Vitrina* (Fig. 4). Der Form nach zwar ist sie vereinfacht, wo sie vorkommt, insofern als der Ausführgang kürzer wird als die Drüse selbst, die ihre typische Gestalt und Struktur behält wie bei *Atopos* und durch eine Papille ihr Sekret ergießt, die schon cuticular erhärten und zu einem verjüngten Conchinrohr werden kann (Fig. 4a); sie kann aber ebenso fehlen (Fig. 4b),

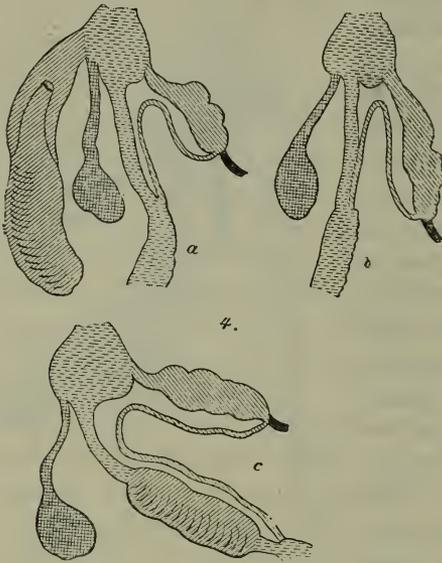


Fig. 4. Genitalenden von drei verschiedenen Vitrinen.

und sie kann sich drittens mit den Geschlechtswegen so verbinden, daß sie als ein Teil derselben erscheint, durch den die Geschlechtsprodukte ihren Weg nehmen (Fig. 4c). Dann hat der Eileiter auf eine Strecke hin, die der freien Drüse an Länge gleicht, deren Gestalt und Struktur angenommen, mit dem äußeren Beleg der Drüsenzellen und der von ihren Hülsen durchbohrten Ringmuskulatur darunter. Ja die Umwandlung der Leitungswege kann noch weiter gehen in dem Fall einer atlantischen Vitrine, bei welcher der Penis verkümmert. Dann mündet auch der bereits abgespaltene Samenleiter mit dem Oviduct zusammen in die spindelförmige Anschwellung, aus welcher nach unten nur ein einfacher Geschlechtsgang herauskommt und nach dem Atrium zieht. Wie freilich in solchen Fällen die

Fortpflanzung sich vollzieht, ob noch Begattung möglich ist oder Parthenogenese eintritt, das ist schwer zu entscheiden.

Die Verschiedenheiten im Bau der Endorgane sind bei den Vitrinen so groß, daß man die Gattung weiter spalten möchte, wenn sie nicht durch die übrigen Merkmale — oxygnathen Kiefer, Radula, aulacopode Sohle, Mangel der Schwanzdrüse, Schalenlappen und die ganze Ausbildung der Verdauungs-, Abscheidungs- und Atmungsorgane — eng zusammengehalten würde. Die anatomischen Tatsachen, die ich vor 20 Jahren an einem durch die Frankfurter Herren KOCH und HEYNEMANN in langer Sammelarbeit zusammengebrachten Material feststellen konnte¹, haben inzwischen meines Wissens keine Änderung oder Zurückweisung erfahren.

Ganz ähnlich wie die Vitrinen, scheinen sich die Formen zu verhalten, welche den großen Formenkreis von *Helicarion* bilden, so wenig wir auch davon wissen. Jedenfalls finden sich Arten mit und solche ohne Pfeildrüse, und man hat neue Gattungen darauf gegründet.

In anderer Richtung könnte man hier die amerikanischen *Prophysaon* einfügen. Wie es bei Vitrinen vorkommt, daß das Vas deferens durch die Pfeildrüse tritt, so findet sich bei *Prophysaon*² der spindelförmige Muskelzylinder am distalen Ende eines langen dünnen Epiphallus, der eine ebenso schlanke feine Spermatophore erzeugt. Der Muskelzylinder hat also mit der Spermatophorenbildung nichts zu tun und wird wohl am einfachsten auf eine Pfeildrüse bezogen.

Bei *Prophysaon* verliert die Pfeildrüse, wenn ich sie richtig deute, ihre sekretorische Funktion; es bleibt bloß neben der Form die charakteristische Muskulatur. Ähnlich ist's, nur mit noch stärkerer Änderung, bei *Parmacella*, wo andererseits die morphologische Bedeutung um so klarer hervortritt, denn das Organ bleibt frei und behält die ursprüngliche Lagebeziehung zum Atrium genitale bei (Fig. 5). *Parmacella* aber ist eine altertümliche Form, bei der nach WEBB und BERTHELOT der Embryo noch ein Operculum auf dem Fußrücken trägt. Die Drüse aber ist zu einer muskulösen Tasche geworden, in der sich eine seitliche Längsfalte ausgebildet hat, von der sich ein muskulöser Reizkörper abgliedern kann. Er hat dem Organ die Bezeichnung als Clitoristasche verschafft. Hier sehen wir zum ersten Male, daß die abweichende Wucherung das Hervorsprossen einer

¹ H. SIMROTH, Beiträge zur Kenntnis der Nacktschnecken. Nova Acta Leopoldina. LIV. 1889.

² H. SIMROTH, Die Nacktschnecken der portugiesisch-azorischen Fauna usw. Nova Acta Leopoldina. LVI. 1891. Taf. XV, Fig. 8.

zweiten kleineren Tasche veranlassen kann (Fig. 5b); sie entbehrt noch der Retraktorbündel, welche das Hauptorgan an den Boden der Leibeshöhle heften, und scheint daher niemals funktionsfähig zu werden. *Parmacella* zeigt noch eine andre Eigentümlichkeit, einen dichten Belag von einzelligen Drüsen mit langen Hälsen am Atrium. Er bildet bei der östlichsten Form von Turkestan (Fig. 5a) einen geschlossenen Ring, der somit wohl als der Ausgangspunkt für eine Verbreiterung zu nehmen ist, die über das ganze Atrium hinwegzieht. Es ist ein ähnlicher Ring, wie wir ihn bei *Arion* antreffen. Und da bei beiden Formen fingerförmige Drüsen fehlen, so ist nicht aus-

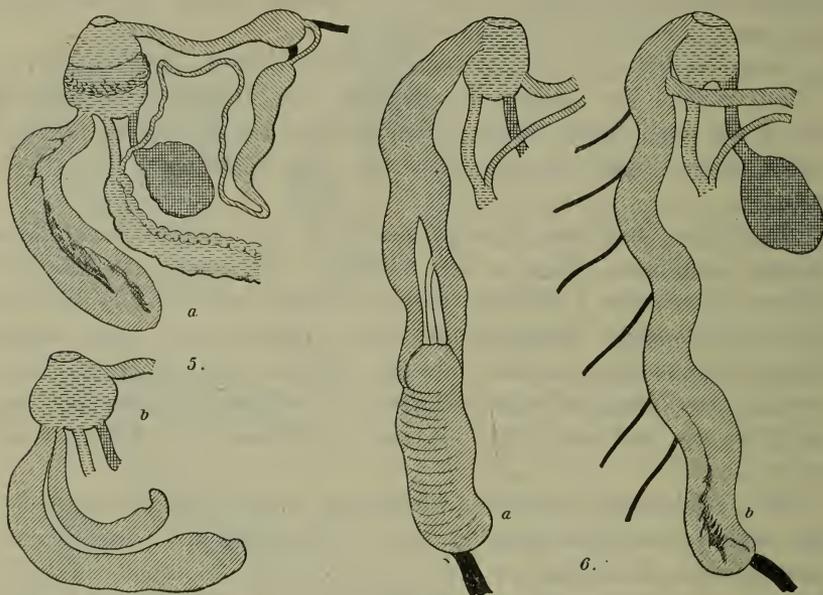


Fig. 5. Genitalenden von *Parmacella*; a, die turkestanische Art, b, eine Form mit doppelter Pfeildrüse (Clitoristasche).

Fig. 6. Genitalenden von a, *Parmarion*, b, *Urocyclus*.

geschlossen, daß diese von einem solchen Ringwulst aus sich differenziert habe. Die Verdoppelung der Pfeildrüse kommt öfters vor, ja unter den Heliciden hat JACOBI die japanische Gattung *Trishoplites* auf den dreifachen Pfeilsack gegründet.

Vitrina und *Parmacella* führen weiter zu *Parmarion* und *Urocyclus* (Fig. 6). *Parmarion* hat noch ganz die Drüse, wie wir sie bei *Vitrina* fanden, in der Form, wo als Mündungsstück ein Conchinnrohr dient. Nur ist bei der südlichen Schnecke, welcher die Kalkablagerung erleichtert wird, ein durchbohrter Kalkpfeil an die Stelle des Rohrs getreten (Fig. 6a). Dabei hat der Pfeil über der Mündung

eine Spitze erhalten, welche ein wirksames Reizorgan gewährleistet. *Urocyclus* schließt sich mehr an *Parmacella* an, die Drüse sezerniert nicht mehr, sie ist ein langer Schlauch geworden mit einer Längsfalte im Innern. Dazu hat sie starke und lange Retraktoren bekommen, einen endständigen, die übrigen an der konvexen linken Seite. Sie scheinen anzudeuten, daß der Schlauch ausgestülpt werden kann. Das wird noch wahrscheinlicher bei Formen, bei denen der Penis nicht, wie gewöhnlich, in das Atrium mündet, sondern in das untere Ende des Pfeildrüsenschlauches (Fig. 6b). Hier ist es selbstverständlich, daß der Schlauch ausgestülpt wird, zum mindesten teilweise, und man kann, auch ohne daß direkte Beobachtungen vorlägen, mit einiger Sicherheit schließen, daß der Schlauch als ein Hilfsorgan zur gegenseitigen Befestigung der Tiere dient während der Copula.

Die verschiedenen Umwandlungen der Pfeldrüse, die wir bis jetzt kennen lernten, machen das Verständnis des eigentlichen Liebespfeiles leicht genug (Fig. 7). Die Drüse verschwindet, der Pfeil, auf der Papille aufsitzend, bleibt, er verliert aber seine Durchbohrung und wird zum Reizorgan, das beim Gebrauch abgeworfen und wieder erneuert wird. Bei den Heliciden verbindet sich der Pfeilsack stets sekundär mit den fingerförmigen Drüsen (Fig. 7a), deren Bedeutung für die Schlüpfrigmachung der Wege MEISENHEIMER dargelegt hat. Bezeichnend aber ist es wieder, wie der Pfeilsack, sprungweise mutierend, entweder fehlt oder da ist, ohne Übergänge. Die Endodontiden haben ihn nicht, und die eigentlichen Heliciden hat PILSBRY in fünf Tribus eingeteilt, von denen vier ganz ohne Pfeilsack sind und nur die fünfte, allerdings auch die stärkste, damit ausgerüstet ist. Daß der Pfeilsack sich verdoppeln, ja verdreifachen kann, wurde vorhin angedeutet. Anders bei der Urocyclidengruppe *Trichotoxon* (Fig. 7b). Die fingerförmigen Drüsen fehlen. Der Pfeilsack bleibt nach seinem Umriß immer einheitlich. Im Innern aber enthält er

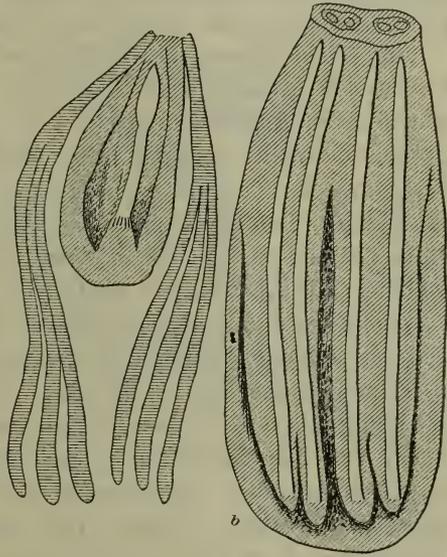


Fig. 7. Pfeilsäcke von a, *Helix*; b, *Trichotoxon* (*Polytoxon*).

entweder nur einen schraubig gedrehten, dicken Pfeil — *Spirotaxon*,

oder deren ein Paar — *Diplotoxon*, oder viele Paare, bis zehn und mehr — *Polytoxon*. Der einfache dicke Pfeil von *Spirotoxon* bleibt glatt, die schlanken der andern Gruppen erhalten einen behaarten Conchinüberzug, der nur die kantige Spitze freiläßt; er wirkt auch nach Abbrechen der Spitze noch als Reizorgan. Denn diese Pfeile werden vermutlich nicht ausgestoßen und erneuert. Jeder von ihnen wird am Grunde von einer Hülle aus Längsmuskeln umfaßt, und für jeden ist am distalen Ende eine besondere Öffnung vorhanden. Hier haben wir wohl die stärkste Umwandlung vor uns, die in gerader Linie aus der ursprünglichen Drüse im Dienste der Nahrungsaufnahme entstanden ist, nachdem sie durch Funktionswechsel zu den Geschlechtswerkzeugen übergetreten war.

Am schwierigsten ist vielleicht schließlich die Linie zu beurteilen, die zu den Limaciden hinüberführt. Hier fehlt uns bei der vorgeschrittensten Ausbildung, welche der *Limax maximus* in seinen Genitalien darstellt, beinahe jedes Kriterium für die morphologische Herleitung der Teile, das Vas deferens macht sein Ende nicht durch Ausbildung eines Epiphallus kenntlich, denn das Sperma wird ohne Hülle übertragen, der Penis, ohne Flagellum, bildet den einfachen Schlauch mit Längskamm im Innern, wie wir ihn bei *Urocyclus* und *Parmacella* als die typische Form der Pfeildrüse erkannten. Alle weiteren Anhänge fehlen, die fingerförmigen Drüsen, der Pfeilsack, ja jeder Drüsenbelag am Atrium. Vielleicht könnte man eine Entscheidung über die wahre Abgrenzung und Herkunft des Penis erhoffen von der Entwicklungsgeschichte oder noch mehr von einem so ungewöhnlichen Vorkommnis, wie es ASHWORTH von einer *Helix pomatia* beschrieb¹. Dieses Tier hatte außer den normalen Genitalien noch einen Penis auf der linken Seite, ohne allen Zusammenhang mit der Gonade oder den Genitalwegen; das Gebilde bestand lediglich aus dem eigentlichen Penis und der distalen Hälfte des Samenleiters, so weit er an der Rute entlang zieht von der Einmündung ins proximale Ende bis zur Geschlechtsöffnung; das isolierte Organ beweist wohl durch die vollkommene Loslösung aus dem übrigen Zusammenhange, wie weit der Penis als Neuerwerbung zu dem altererbten Genitalschlauch zu rechnen ist². Ein derartiger Fall ist meines Wissens bisher von einem Limaciden nicht beschrieben, kann also auch nicht zur Aufklärung herangezogen werden. Mir

¹ J. H. ASHWORTH, A specimen of *Helix pomatia* with paired male organs. Proceed. R. Soc. Edinburgh. XXVII. 1907.

² Es liegt nahe, auch im Penis ein anfangs paariges Organ zu vermuten, das erst nachträglich durch Funktionswechsel in den Dienst der Begattung getreten ist. Doch fehlt mir dafür der Schlüssel.

scheint, daß da wieder die vergleichende Morphologie sich mit der geographischen Verbreitung verbinden muß, um wenigstens einige Aufklärung zu schaffen.

Da ist zunächst jene blasse Form von Limaciden, die von Südosten her gerade die Grenzen unsres Vaterlandes überschreitet, der *Limax coeruleans*, den ich glaubte als *Limacopsis* abtrennen zu sollen. Wenn er bis Siebenbürgen und Kreta reicht, so schließt sich in derselben Richtung, vom Kaukasus bis Turkestan und Persien, jene stärker gekielte Gattung an, die BÖTTGER eben auf dieses Merkmal hin als *Gigantomilax* bezeichnete. Beide zeigen in den Genitalenden nur geringe Unterschiede. Da sehen wir bei *Limacopsis* (Fig. 8) den Spermovidukt sich in einen kurzen Ei- und einen ebenso kurzen und weiten Samenleiter spalten, die unmittelbar nebeneinander zum Atrium ziehen und sich in dieses öffnen, ohne daß der Samenleiter eine weitere Biegung beschriebe wie sonst üblich. Neben seiner Mündung ins Atrium sitzt ein muskulöser Blindschlauch an, den ich als Pfeildrüse auffaßte. KOSTAL zeigte, daß die Wand des Blindsacks sich von der Mündung her nach innen verdoppelt und einfaltet, und daß diese Einfaltung bei der Copula nach außen vorgestülpt wird, daher das Organ bei der Begattung mitwirken und Penis heißen müsse. Die Mitwirkung zur Vereinigung der Geschlechter ist zuzugeben, nicht aber die morphologische Bezeichnung, so wenig als bei der Pfeildrüse mancher Urocycliden (Fig. 6b).

Es fragt sich aber, ob die Pfeildrüse etwa zum Penis wird, dadurch daß das Vas deferens sich verlängert und in ihr Blindende mündet. Für die Beantwortung dieser Frage müssen wieder die östlichen Limaciden herangezogen werden. Da ergeben einmal die *Limax*-Arten, die vom Kaukasus bis Turkestan reichen, daß der einfache Samenleiter unsrer deutschen Arten auf nachträglicher Vereinfachung beruht, denn das Vas deferens schwillt unmittelbar vor seiner

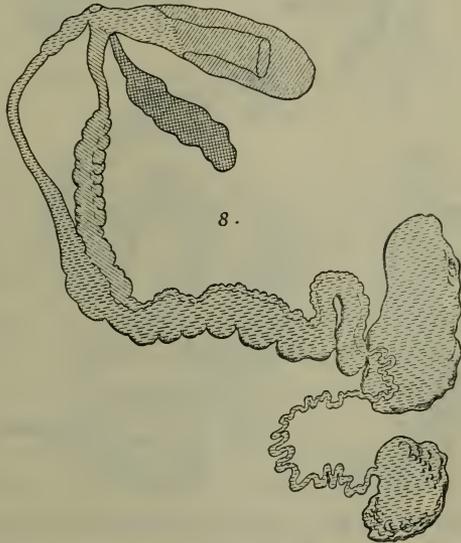


Fig. 8. Genitalien von *Limax* (*Limacopsis*) *coeruleans*.

Vereinigung mit dem Penis über dem Penisretraktor zu einer kurzen Erweiterung an, die nur als Epiphallusrest zu deuten sein dürfte (Fig. 9a). Diese Bildung findet sich bei keinem *Limax* westlich vom Kaukasus. Andererseits kommt bei *Limax*-Formen aus Montenegro, dem altertümlichen Winkel, eine neue Komplikation (Fig. 9b). Während die Tiere äußerlich sich nicht von einem *Limax maximus cinereoniger* unterscheiden und auch denselben einfachen, noch kurzen Penis mit der inneren Längsfalte haben, so trägt dieser Penis an seinem proximalen Ende nach Art eines Flagellums einen derben

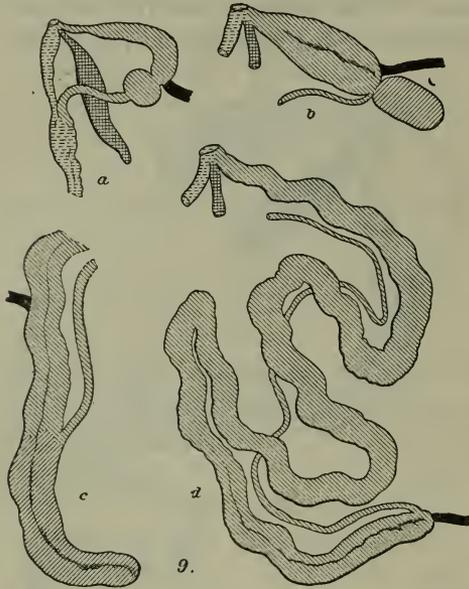


Fig. 9. Aus den Genitalien von *Limax*. a, Endwege einer turkestanischen; b, einer montenegrinischen Art; c, Proximales Penisende von *Limax graecus*; d, Sehr langer Penis eines *Limax maximus*.

Blindsack, der dem von *Limacopsis* (Fig. 8) gleicht und ebenso als Pfeildrüse gelten muß. Die Aussackung des Atriums, welcher bei *Limacopsis* dem Blindsack anhaftet, stellt somit den Rest eines verkürzten Penis dar.

Von hier führt nun ein weiterer Schritt zu einem *Limax*, bei dem sich der Penis außerordentlich verlängert hat, zum *L. graecus* (Fig. 9c). Hier haben wir einen langen Penis Schlauch mit Längsfalte wie beim *L. maximus*, nur daß das Vas deferens erst ein Stück oberhalb des Retraktoransatzes heraustritt und daß über seiner Mündung der Schlauch noch zu einem Blindsack sich verlängert.

Die innere Längsfalte reicht bis in seinen Fundus hinauf. Wenn ich früher diese Bildung aus der scheinbar einfacheren des *Limax maximus* durch verstärkten Blutdruck bei der Ausstülpung während der Copula glaubte erklären zu sollen, so scheint mir diese Auffassung jetzt nach erweiterter Kenntnis einer Modifikation zu bedürfen. Der Blindsack ist nichts anderes als die Pfeildrüse, die aber in ihrer Struktur sich dem Penis angepaßt hat, ähnlich wie bei *Urocyclus*, aber zum Unterschied von diesem mit dem Penis verschmilzt. Und diese Verschmelzung führt endlich zu dem so verbreiteten einfachen Penis der echten *Limax*-Arten, mit der Längsfalte im Innern und mit dem

hien

Berichtigung und Ergänzung.

In dem Vortrag des Herrn Simroth über den Ursprung des Liebespfeils muß es heißen:

S. 249, Z. 4 von oben, statt »blasse« »blaue«.

Auf S. 348 ist vor dem Schluß der Versammlung nachzutragen, daß am Nachmittag des 3. Juni unter der freundlichen Leitung des Herrn Direktor Dr. Priemel eine Besichtigung des Zoologischen Gartens stattfand, dessen Verwaltung den Teilnehmern der Versammlung während deren Dauer in höchst entgegenkommender Weise freien Eintritt gewährt hatte. Von den vielen interessanten Objekten des Tierbestandes erregte das neu eingerichtete Warmhaus für Reptilien und tropische Fische ganz besonderes Interesse.

Eintritt des Samenleiters unmittelbar neben dem Retraktor ohne proximalen Blindsack. Dieser einfache Schlauch, der in seiner Länge außerordentlich wechseln kann von einem Viertel der Körperlänge bis zu ihrem dreifachen Maß (Fig. 9d), also im Verhältnis von 1:12, und der damit zu einer reichen Gliederung der Arten in Zentral-europa und den Mittelmeerländern geführt hat, die noch weiterer Untersuchung bedarf, ist demnach kein ursprüngliches Gebilde, sondern er ist entstanden durch morphologische und funktionelle Verschmelzung gewiß ganz verschiedener Anlagen, des Penis und der Pfeildrüse, die anfangs eine Drüse war im Dienste der Nahrungsaufnahme. Die Aufklärung der verwickelten Verhältnisse aber schien mir nur möglich an der Hand der Pendulationstheorie.

Herr HAECKER (Stuttgart) erläutert seine Wandtafeln zur allgemeinen Biologie.

Herr M. HASPER (Marburg):

Polzellen und Keimdrüse bei *Chironomus*.

Die Demonstration sollte einige Stadien in der Entwicklung der Polzellen von *Chironomus* zum Geschlechtsorgan vorführen. Die ausgestellten Schnitte zeigten zunächst den Austritt einiger Furchungskerne unter gleichzeitiger Vorbuchtung und Abschnürung eines Teils des Keimhautblastems mit charakteristischen, stark färbbaren Einlagerungen am hinteren Ende des Eies. Die so entstandenen Polzellen verbleiben, sich durch Teilung vermehrend, zwischen Keimhautblasten und Chorion, bis die Bildung des Blastoderms durch Einrücken der Furchungskerne in das Blastem vollendet ist, um sich sodann durch die zylindrischen Zellen der Keimhaut am Ort ihrer Entstehungen wieder in das Innere des Eies einzudrängen. Hier rücken sie mit dem dorsal wachsenden Schwanzwulst zwischen diesem und dem Dotter kopfwärts bis an das hakenförmig eingekrümmte Ende des Keimstreifs, wo sie an das caudale Ende des Mesoderms zu liegen kommen. Bei der nun erfolgenden Zusammenziehung des Embryo gelangen sie, ventro-lateral vom Enddarm in zwei Gruppen angeordnet, in das neunte Segment, wo wir sie bei der ausgegeschlüpften Larve als junge Keimdrüse wiederfinden.

Herr JOSEPH ASSMUTH S. J. (St. Xaviers College, Bombay, z. Z. Berlin): Termitophile Dipteren, speziell physogastre und stenogastre Exemplare von *Termitoxenia assmuthi* Wasm.

Schon der äußere Bau zeigt unverkennbar, daß *Termitoxenia* hermaphroditisch ist: die Lage der letzten Abdominalsegmente macht eine Begattung zur absoluten Unmöglichkeit. Die stenogastren In-

dividuen lassen die Verwandtschaft mit den Phoriden besonders deutlich erkennen durch den Bau der Thorakalanhänge, des Kopfes usw. — Eine ausführliche Arbeit über die Anatomie von *Termitox. assm.* ist in Vorbereitung.

Herr SIMROTH (Leipzig): *Planctonemia*.

Herr MEISENHEIMER (Marburg): a) Zur Ovarialtransplantation bei Schmetterlingen. b) Zur Flügelregeneration bei Schmetterlingen als Erläuterung zu dem gehaltenen Vortrag.

Herr Prof. RICHTERS (Frankfurt a. M.) demonstrierte drei *Makrobiotus*-Arten von Victoria-Land, 77° s. Br. Das Untersuchungsmaterial stammte von der »Discovery«-Expedition und war ihm von Herrn CARDOT-Charleville überlassen worden. Von der einen Art wurden auch die Eier gefunden; sie wird als *M. meridionalis* beschrieben werden.

Vierte Sitzung.

Mittwoch, nachmittags 3—5 Uhr.

Es wurde zunächst eine Reihe von Demonstrationen abgehalten

Zuerst gab Herr KOBELT (Schwanheim) Erläuterungen zu seiner Demonstration:

Über das vergleichende Studium der mitteleuropäischen Flußfaunen und seine Bedeutung für die Entwicklungsgeschichte der Flüsse.

Herr KOBELT hat eine größere Anzahl Süßwassermuscheln der Gattungen *Unio* und *Anodonta* ausgestellt, um an denselben zu demonstrieren, in welcher Weise eine gründliche vergleichende Erforschung der Faunen der verschiedenen mitteleuropäischen Flußsysteme für die Feststellung der Veränderungen verwendet werden kann, welche der Lauf unsrer Flüsse seit dem Beginn der Diluvialperiode oder auch schon seit der letzten Tertiärperiode erlitten hat. Er geht von dem Grundgedanken aus, daß in dieser ganzen Zeit die physikalischen Bedingungen besonders in den kleineren Gewässern keine Veränderungen erlitten haben, welche eine Unterbrechung des regelmäßigen Fortbestandes der Fauna zur Folge hätten haben müssen, daß somit die heutige Fauna uns ein getreues Abbild derjenigen Verhältnisse geben müsse, welche am Beginn der Diluvialperiode bestanden haben; — und daß also Verwandtschaften und Verschiedenheiten sichere Grundlagen für wichtige Schlüsse abgeben können. K. ging von den Verhältnissen des Rheins aus und zeigte an den ausgestellten Formenreihen, wie sich noch ganz genau die ursprüng-